

| | | | |
|---------------------|-----|---------|-----------|
| Linzer biol. Beitr. | 9/2 | 237-258 | 31.3.1978 |
|---------------------|-----|---------|-----------|

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

UND ULTRASTRUKTUR VON POLLENKLEBSTOFFEN VERSCHIEDENER

ANGIOSPERMEN

von Michael HESSE, Wien

Summary

Pollenkitt in Hamamelis, Epilobium, Oenothera, Fuchsia, Castanea, Plantago and Juglans.

The following problems related to "Pollenkitt" are studied in Hamamelis vernalis, H. virginiana, Epilobium angustifolium, Oenothera biennis, Fuchsia sp., Castanea sativa, Plantago lanceolata and Juglans regia: locality, point of time and period of synthesis, and furthermore development and ultrastructure of pollen adhesives.

Einleitung

Die Entwicklung der lipiden Pollenklebstoffe vom Zeitpunkt ihrer Entstehung an bis zum Aufbringen auf die Exine ist nur unzureichend bekannt; vor allem entwicklungs-geschichtlich späte Stadien wurden elektronenmikroskopisch noch kaum untersucht, aber auch die früheren Abschnitte sind bislang nur beispielhaft dokumentiert; Zweck der Publikation ist unter anderem zu zeigen, daß die erhaltenen Ergebnisse nicht vorschnell verallgemeinert werden dürfen.

Im vorliegenden Teil der Publikationsreihe, die sich mit verschiedenen Aspekten des "Pollenkitts" befaßt, wird an Hand einiger ausgewählter Beispiele das breite Spektrum der entwicklungs-geschichtlichen Möglichkeiten in der Entstehungsweise des Pollenkitts dargestellt; die Fülle seiner verschiedenen Erscheinungsformen soll in einem späteren Teil zusammengefaßt und an Hand eines umfangreichen Untersuchungsmaterials eine Gliederung der Mannigfaltigkeit versucht werden.

Als Untersuchungsmaterial wurden aus verschiedenen Angiospermengruppen Pflanzen mit unterschiedlicher Bestäubungsart herangezogen; sie stehen stellvertretend für Pflanzen mit einer bestimmten Bestäubungsart (Entomo- und Anemophilie, Synonyma sind Entomogamie und Anemogamie), da Menge, Zustand, Ausbildungsform und ganz besonders die Verteilung des Pollenkitts offensichtlich mit den verschiedenen Bestäubungsarten im Zusammenhang stehen. Der Bogen spannt sich von entomogamen Sippen (Hamamelis einerseits, Epilobium, Fuchsia und Oenothera andererseits; wegen der bei den Onagraceae neben dem Pollenkitt auftretenden, ebenso der Pollenvermittlung dienenden Viscinfäden sind die Vertreter dieser Familie in gewisser Beziehung als Sonderfälle aufzufassen) über Vertreter solcher Gruppen, die trotz Ambogamie mehr der Entomogamie (Castanea) bzw. der Anemogamie (Plantago) zuneigen, bis zu rein anemogamen Sippen (Juglans).

Es wurden bewußt auch solche Pflanzen untersucht, bei denen sowohl Insekten als auch Luftströmungen die Bestäubung vollziehen können (diese "ambivalente", gar nicht seltene Bestäubungsart bezeichnet man mit GRONEMEYER, 1968, als Ambophilie, und mit WODEHOUSE, 1971, als amphiphily; KNUTH, 1898, nannte solche Pflanzen "Windblumen". Von Ambogamen nimmt man aus verschiedenen Gründen an, daß sie sich in einer phylogenetischen Übergangsphase zwischen Entomo- und Anemogamie befänden). In solchen Fällen konnte man nämlich noch am ehesten - wenn überhaupt - erwarten, daß sich strukturelle, entwicklungsgeschichtliche oder quantitative Unterschiede im Vergleich zu rein entomo- oder anemogamen Sippen zeigen würden.

Material und Methode

Das untersuchte Pflanzenmaterial (Hemamelis vernalis SARG., H. virginiana L., Epilobium angustifolium L., Fuchsia L. sp., Oenothera biennis L., Castanea sativa MILL., Plantago lanceolata L. und Juglans regia L.) entstammt teils eigenen Freilandaufsammlungen, teils Beständen des Botanischen Gartens der Universität Wien.

Bei der Analyse der Pollenkittentstehung wurde stets die gesamte Tapetumentwicklung berücksichtigt, insbesondere die syntheseaktiven Perioden ab der Tetradenbildung und die Stadien der Tapetumdegeneration bis zum Aufreißen der Anthere. Als Fixans wurde ausschließlich Glutaraldehyd verwendet, da das lipophile Alkohol-Eisessig-Gemisch (für lichtmikroskopische Untersuchungen) die lipiden Pollenkittstoffe zumindest teilweise oder sogar vollständig löst.

Für lichtmikroskopische Untersuchungen wurden Antherenausstriche entweder mit Karmin-Essigsäure, mit SUDAN III (zur exakteren Feststellung von Menge und Verteilung der Klebstoffe als im unfixierten, ungefärbten Material) oder mit Coomassie-Blue (zur Darstellung der Proteine unter den auf

der Exine aufgebrachten Tapetumderivaten) gefärbt, oder sie blieben zu Kontrollzwecken unfixiert und ungefärbt.

Zur lichtoptischen Lokalisierung der Pollenklebstoffe auf dem Tectum bzw. sogar in den interbaculären Räumen der Exine von frischen, lebenden Pollen wurde das Differential-Interferenz-Kontrastverfahren nach NOMARSKI mit großem Erfolg herangezogen. Danach unterscheidet sich gut fixiertes Material in Bezug auf Menge und Verteilung der Kittstoffe nicht von unfixiertem Material im wässrigen Medium.

Für elektronenoptische Untersuchungen wurde in 6%-Glutaraldehyd (SÖRENSEN-PUFFER, pH=7,2) fixiert bzw. kontrastiert. Die weitere Präparation erfolgte stets unter möglicher Beachtung auf eine optimale Lipiderhaltung: entwässert wurde über Hexylenglykol oder über eine Äthanolreihe, deren einzelne Stufen so kurz als möglich gehalten wurden; dem folgte die Einbettung im Epoxyd-Gemisch nach SPURR (1969).

Generell ist zu bemerken, daß durch den ständigen kritischen Vergleich von unfixiertem Material mit fixierten, licht- und elektronenmikroskopischen Präparaten die präparativ unvermeidliche (wässriges Fixierungsmedium!) Artefaktbildung genau bekannt, kontrollierbar und als gering zu bezeichnen ist. Ihr Einfluß auf die untersuchten Ultrastrukturen ist daher zu vernachlässigen. Eine ausführliche Auseinandersetzung mit dieser Problematik erfolgt an anderer Stelle (HESSE, 1977).

Hamamelis vernalis-Hamamelis virginiana

Der Pollen der Gattung Hamamelis weist beträchtliche Mengen an Pollenkitt auf; irgendwelche Untersuchungen wurden darüber noch nicht angestellt.

Hamamelis vernalis: In den sich entwickelnden Tapetumzellen und - nach deren Degeneration - im Loculus bzw. auf der Exine sind Massen an Kittstoffen zu finden, die lichtoptisch keine, elektronenmikroskopisch dagegen sehr wohl Differen-

zierungen aufweisen. Die Substanzen, die man als Pollenkitt-Vorstufen ansehen kann, entstehen offenbar in den Plastiden der Tapetumzellen. Die produzierten Mengen sind außergewöhnlich groß, da ein Großteil der Zellen von ihnen eingenommen wird; vergleichsweise wird wesentlich mehr als bei anderen Pflanzen (z.B. Lilium) produziert, die wegen ihres Reichtums an Pollenkitt bekannt sind! In den Frühstadien der Entwicklung weisen die Pollenkitt-Vorstufen eine sehr hohe Elektronendichte auf und erscheinen vollkommen homogen, ohne erkennbare Differenzierung (Abb.1). In den Tapetumzellen sind diese Körper stellenweise so dicht gepackt, daß sie sich gegenseitig abflachen und somit fallweise die "Tropfenform" verlieren, obwohl es sich zweifellos um flüssige, allerdings offensichtlich hoch viskose Gebilde handelt.

Nach der Degeneration des Tapetums treiben die Pollenkitt-Substanzen frei im Loculus und weisen im Gegensatz zu ihren entwicklungsgeschichtlichen Frühstadien sehr wohl eine gewisse Differenzierung auf. Auch in diesem Stadium ist die Herkunft des Pollenkitts an Hand der stellenweise erhalten gebliebenen Membranen erkennbar, doch in den meisten Fällen fließen die einzelnen Tropfen zu \pm großen Aggregaten zusammen. Die verschiedenen, im Loculus flottierenden Gebilde sind in mehrfacher Hinsicht inhomogen: 1) Trotz allgemeiner Reduktion der Elektronendichte weisen die in sich einheitlichen Klumpen unterschiedliche (meist mittlere) Elektronendichte auf. 2) Größere Klumpen sind oft schaumig; in den Hohlräumen finden sich keine lipiden Substanzen. 3) Nur selten sind sie zoniert gebaut: die Klumpen bestehen in solchen Fällen aus Lipidschichten verschiedener Elektronendichte.

Neben den lipiden Substanzen finden sich verschiedene andere Tapetumderivate: einerseits cytoplasmatische Reste und andererseits geringe Mengen granulärer Aggregate, die von den lipiden Substanzen stets getrennt sind. Beide Stoffgruppen beteiligen sich nicht an dem Zustandekommen des Pollenkitts.

Kurz vor der Antherenöffnung sind die Exinevertiefungen vollständig mit Pollenkitt angefüllt; trotzdem verbleibt an der

Loculuswand eine ganz beträchtliche Restmenge, die - wenn man den Zweck des Pollenkitts nur in der Erhöhung der Haftfähigkeit der Pollenkörner aneinander bzw. am Tierkörper sieht - überhaupt nicht "zum Einsatz" kommt.

Hamamelis virginiana: Der Pollen dieser Art weist wie der von H. vernalis eine ähnlich große, sehr gut klebende Kittmenge auf, die lichtmikroskopisch keinerlei Differenzen zu H. vernalis - im Gegensatz zum Elektronenmikroskop - erkennen läßt. Schon während der Produktion, aber besonders nach dem Freiwerden der Kittstoffe aus dem Tapetum ist ohne weiters erkennbar, daß sowohl die Menge gegenüber H. vernalis deutlich geringer - allerdings immer noch sehr beträchtlich -, als auch die Ausbildungsart deutlich verschieden ist. Der intragenerische Unterschied ist besonders groß, ähnlich wie bei der Gattung Tilia (vgl. HESSE, 1978). Vor allem sind die einzelnen Komponenten der Pollenkitt-Vorstufen besonders unterschiedlich ausgebildet. Zwar ist ein beträchtlicher Teil dieser Substanzen, solange sie sich noch im Tapetum befinden, ebenso homogen und elektronendicht wie bei Hamamelis vernalis während der gesamten Entwicklung; in den Tapetumzellen tritt jedoch bereits frühzeitig eine deutliche Zonierung der Pollenkitt-Vorstufen auf (Abb.2). Dabei handelt es sich nicht um "leere" Stellen innerhalb der einzelnen Tropfen, sondern um eine Schichtung abwechselnd elektronendichter und elektronentransparenter Lipidstoffe, während man Hohlräume vergeblich sucht. Wesentlich häufiger als bei H. vernalis finden sich neben den Lipidtropfen granuläre Gebilde, deren Funktion ungewiß ist. Keinesfalls jedoch setzen sie sich mit den Pollenkitt-Vorstufen auf der Exine ab, sondern verbleiben ebenso wie die cytoplasmatischen Tapetumreste im Loculus.

Große Mengen hoch viskosen, sehr elektronendichten Pollenkitts füllen die Vertiefungen der Exine, also die Räume zwischen den Bacula, ganz aus. Es wird eine dicke Pollenkitt-Kruste gebildet. Diese Kruste ist allerdings nicht so dick, daß die Baculahöhe erreicht oder gar überschritten wird; daher ragen die Spitzen der Bacula als kleine Kegelchen aus der zähflüssigen Pollenkitt-Kruste heraus (Abb.2). Der Pol-

sige" Strukturen auf. Während der weiteren Entwicklung steigern sich jedenfalls die erwähnten Inhomogenitäten, bis schließlich zum Zeitpunkt ihrer Entlassung in das Tapetumcytoplasma die nun sehr voluminösen Gebilde etliche Räume geringerer Elektronendichte aufweisen! Nach Freisetzen aus dem Tapetum fusionieren die Pollenkitt-Vorstufen im Cytoplasma zu Klumpen beachtlicher Größe (Abb.3).

Auffallenderweise setzt sich nur ein Teil des im Loculus flottierenden Pollenkitts auf der Exine ab (Abb.3). Da der Onagraceen-Exine interbaculäre Räume üblicher Art fehlen, vermag der Pollenkitt nicht "unterzutauchen" und ist nur auf der Oberfläche der Sexine zu finden. Trotz der Homogenität der Kittsubstanzen kommt es wegen der hohen Viskosität zu Einrissen in den Klebstoffaggregaten; eine fallweise auftretende Vakuolisierung hängt damit aber nicht zusammen. Eine Eigentümlichkeit darf nicht unerwähnt bleiben: zumindest bei Fuchsia hat es den Anschein, als diene der Pollenkitt auch zur Befestigung der Viscinfäden an der Sexine (Abb.4).

Castanea sativa

Die von verschiedenen älteren Autoren (z.B. KNUTH, 1898) als rein entomogam angesehene Edelkastanie wird wegen der Angaben PORSCHs (1950), der vorerst klebrige Pollen werde im weiteren Verlauf trocken, verliere seine frühere Haftfähigkeit und werde leicht durch den Wind vertragen, in der neueren blütenbiologischen Literatur (vgl. KUGLER, 1970) als eines der Paradebeispiele für den "soeben" erfolgenden Übergang von der Entomo- zur Anemophilie angesehen.

Nach eigenen Beobachtungen nimmt - wie bei allen (noch) nicht anemogamen Pflanzen - die Haftfähigkeit des Pollens tatsächlich nach erfolgter Antherenöffnung mit der Zeit ab. Diese Reduktion erfolgt nun bei Castanea sativa sicherlich rascher und in größerem Ausmaß, als es bei entomogamen Sippen der Fall ist, aber von einem wirklich schlechten Haften, wie wir es von Anemophilen gewohnt sind, kann selbst zehn Stunden

lenkitt ist meist vollkommen homogen; nur selten erkennt man eine Inhomogenität in Form einer Zonierung (eine elektronentransparente Lage liegt zwischen dichten Lagen eingebettet). Der im Überschuß produzierte, nicht auf der Exine abgesetzte Pollenkitt verbleibt an der Loculuswand.

Epilobium angustifolium, Oenothera biennis, Fuchsia sp.

Eine Untersuchung über die Situation bei Onagraceen ist deswegen von besonderem theoretischen Interesse, weil in dieser Familie neben den für Onagraceen kennzeichnenden Viscinfäden im Tapetum Pollenkitt gebildet wird; damit wird die Vermutung hinfällig, Viscin vertrete den Pollenkitt in seiner Aufgabe, bei gewissen Familien für die nötige Klebrigkeit des Pollens zu sorgen. Eine entsprechende Untersuchung ist auch deshalb wichtig, weil die Onagraceen in bezug auf Pollenkitt bislang nicht bearbeitet worden sind; dies ist insoferne vielleicht verständlich, da mit den in der Palynologie üblichen Methoden (Acetolyse etc.) zwar das Viscin, nicht aber der Pollenkitt erhalten bleibt.

Bei allen drei untersuchten Onagraceen werden auffallenderweise die Pollenkitt-Vorstufen in einem vergleichsweise sehr späten Entwicklungsstadium des Pollenkorns gebildet, nämlich lange nach dem Tetradenstadium, nach dem Aufbringen der Sexine (siehe Diskussion). Zwar ist das Tapetum nach dem Ende der Meiose am Beginn des Tetradenstadiums (also vor dem Einsetzen der Pollenkittsynthese!) insofern aktiv, als Golgi-Apparat und ER elektronentransparente Globuli bilden, die jedoch weder Pollenkitt- noch Viscin-Vorstufen darstellen! Ihr Schicksal ist unbekannt. Die Pollenkitt-Vorstufen entstehen dagegen erst später in Organellen des Tapetums, die sich durch eine Doppelmembran und durch Stärkekörner eindeutig als Plastiden legitimieren (Abb.6). Das Erscheinungsbild der lipidhaltigen Substanzen innerhalb des sie produzierenden Organells schwankt beträchtlich: einerseits findet man sehr homogene, elektronendichte Gebilde, andererseits treten "schaumig-bla-

nach erfolgter Antherenöffnung keine Rede sein (zu diesem Zeitpunkt ist der Pollensack vollkommen ausgestäubt). Schon daraus erhellt, daß "trockener Pollen" bezüglich seiner Haftfähigkeit einen sehr großen Spielraum aufweisen kann.

Die Pollenkittstoffe entwickeln sich in den Plastiden des Tapetums, doch im Vergleich zu entomogamen Sippen in einer deutlich geringeren Menge. Sie sind bis zur Degeneration des Tapetums vollkommen homogen, doch von unterschiedlicher Elektronendichte (Abb.5). Auch nach Degeneration des Tapetums und erfolgter Freisetzung sind die Lipidmassen unverändert homogen, weisen aber eine sich verstärkende Tendenz zur Hohlraumbildung auf. Nach vollständiger Tapetumdegeneration flottieren die Kittmassen frei im Loculus. Vorerst wandert nur ein bestimmter - geringfügiger - Anteil zur Exine, während die Hauptmenge an der Loculuswand verbleibt; erst kurz vor der Antherenöffnung setzt sich von diesem "Residual-Kitt" ein großer Prozentsatz auf der Exine ab; trotzdem bleiben restliche Mengen an der Loculuswand liegen, ohne jemals "aktiv" zu werden. Diese Pollenkittmengen werden offensichtlich so ihrem primären Zweck entzogen und tragen zur verringerten Haftfähigkeit des Pollens von Castanea bei.

Bei den Hohlräumen in den großen Lipidtropfen handelt es sich nicht um Zonen lipider Substanzen geringer Elektronendichte, sondern um Gebiete, die mit hydrophilen, z.T. fibrillär-granulären Substanzen zumindest zum Teil erfüllt sind. Die Viskosität des Pollenkitts nimmt mit der fortschreitenden Absetzung auf der Exine ständig zu, was sich schon bald an der Rissbildung an der Peripherie der Lipidtropfen zeigt" dagegen ist von einer "Kristallisation" im Sinne eines Übergangs in einen anderen Aggregatzustand nichts zu bemerken.

Während bei Tilia sp. (vgl. HESSE, 1978) die Pollenkittklumpen in ihrer Gesamtheit kurz vor dem Aufbringen auf die Exine in eine kleinvolumige Transportform übergehen, bleiben im deutlichen Gegensatz dazu bei Castanea sativa und anderen untersuchten Arten (unveröff.) große Klumpen lange Zeit an der Loculuswand liegen, während dessen schon das Aufbringen des

Kitts auf die Exine einsetzt; die überwiegende Menge wandert - was für viele "nicht mehr" entomogame Sippen anscheinend kennzeichnend ist - erst sozusagen "im letzten Moment", also erst unmittelbar vor Öffnung der Anthere, zur Exine, und zwar in klumpiger, großvolumiger Form.

Der Prozeß der Viskositätssteigerung läuft während des Aufbringens der Kittsubstanzen ständig weiter, es nehmen nämlich Rissbildungen in den Klumpen ständig zu. Ähnliches gilt auch für die Kittmengen, die die interbaculären Räume vollständig ausfüllen, und die eher geringfügigen Mengen an der Tectumoberfläche; die letzteren büßen bei fortschreitender Austrocknung ihre Klebkraft offenbar komplett ein.

Plantago lanceolata

POHL (1930) stellte nach Messung der Klebstoffmenge auf den Pollenkörnern fest, daß Plantago media eine Mittelstellung zwischen Insekten- und Windblütigkeit einnimmt, während P. lanceolata besser an die Windblütigkeit angepaßt ist und deshalb als + anemogam anzusehen ist; ein ausführlicher Vergleich der Plantago-Arten soll jedoch einer anderen Publikation vorbehalten sein.

Die Entwicklung des Pollenkitts setzt bei P. lanceolata mit der Bildung relativ weniger und kleiner, aber sehr elektronendichter, stets homogener Lipidtropfen in den Tapetumplastiden während des Tetradenstadiums ein (Abb.9). Nach Auflösung des Tapetums flottieren die Pollenkitt-Vorstufen, die vorerst noch von der Plastidenhülle umschlossen sind, mit den übrigen Überresten des degenerierenden Tapetums zwischen den Pollenkörnern. Zu diesem Zeitpunkt setzt die Differenzierung der Lipidtropfen ein: 1) Es tritt eine - sicher nicht zufällige - Sonderung in Größenklassen auf, 2) Vereinzelt treten zu den homogenen, sehr elektronendichten Lipidtropfen größere elektronentransparente Gebilde, 3) Einzelne Lipidtropfen sind aus einer elektronendichten und einer elektronentransparenten Hälfte aufgebaut.

In den darauffolgenden Phasen des freien Flottierens im Loculus und des Aufbringens der Klebstoffe auf die Exine weisen die Pollenkitt-Vorläufer keinerlei Einheitlichkeit im Aufbau mehr auf. Es fehlt die weitgehende Homogenität, wie sie für den Klebstoff Entomogamer charakteristisch ist. Ungemein charakteristisch für Pl. lanceolata sind große Pollenkitt-Klumpen, bei denen eine zarte Haut einen auffallend strukturierten Komplex umgibt (Abb.10). Manche Partien dieses Gebildes sind bei unterschiedlicher Elektronendichte homogen, während andere wiederum in charakteristischer Weise Rissbildungen aufweisen, und schließlich bestehen meist peripher gelegene, aber auch manche zentral gelegene Teile praktisch sozusagen nur aus einer Lipid-"Haut" und erinnern so an das Muster der Zellwände toter Pflanzenzellen.

Nach vollzogener Ablagerung der Substanzen resultiert schließlich trotzdem ein im wesentlichen homogener Stoff. Die erwähnten Modifikationen sind verschwunden, es bleiben nur wenige kleine Risse und Hohlräume in dem ansonsten sehr gleichmäßig dichten Material über. Auffallender-, doch nicht unerwarteterweise "verkriecht" sich die Masse des Pollenkitts beinahe in ihrer Gesamtheit in den Vertiefungen der Exine bzw. in den interbaculären Räumen, während auf dem Tectum nur wenig abgesetzt wird.

Juglans regia

Obwohl die Walnuß als rein anemogam gilt, ist seit CARNIEL (1964) bekannt, daß eine für Windblütler beträchtliche Pollenkittmenge vorhanden ist; CARNIEL (1964) stellte die Frage, ob unter diesen Umständen Juglans als echter Windblütler anzusehen ist. An sich überrascht das Auftreten nicht unwesentlicher Kittstoffreste bei Anemogamen nicht, worauf schon POHL (1930) an Hand von Beispielen aus den Familien der Cyperaceen und Poaceen hinwies. Aus diesem Grund besteht großes Interesse an der Klärung der Frage, warum und auf welche Weise trotz einer gewissen Kittmenge es zu einer so schlechten Haftfähigkeit des

Pollens kommt, wie es etwa bei Juglans regia der Fall ist.

Im Antherentapetum wird wahrscheinlich von den Plastiden eine Kittmenge produziert, die verglichen mit Entomogamen geringfügig, verglichen mit gewissen Anemogamen jedoch, z.B. Betula sp., beachtlich ist. Nach der Tapetumdegeneration gelangen die Pollenkitt-Vorstufen zusammen mit cytoplasmatischen Tapetumderivaten, die die ganz überwiegende Hauptmasse dabei stellen, in den Loculus: zwischen den Cytoplasmaresten treten vereinzelt die Pollenkitt-Vorstufen als stark vakuolisierte und aufgefaserte und nicht als tropfenförmige Gebilde auf (Abb.7). Die Pollenkitt-Tropfen sammeln sich just in den interbaculären Räumen, die durch den eine homogene Masse bildenden Pollenkitt vielfach ausgefüllt werden; dagegen weist das Tectum keinerlei Kittauflagerungen auf (Abb.8).

Diskussion

Der Ursprung und die Entwicklungsgeschichte der Pollenkitt-Substanzen waren lange Zeit hindurch ungeklärt oder zumindest strittig, und sind auch neuerdings wieder zum Gegenstand einer Kontroverse geworden, nachdem das Problem bereits gelöst schien. Zwar erkannte schon RICHTER (1929), daß alle Pollenklebstoffe - also nicht nur die lipiden Substanzen, sondern auch das Viscin - aus dem Tapetum stammen; diese Publikation blieb weitgehend unbeachtet, wenn auch seit langem verschiedene Autoren (vgl. dazu CARNIEL, 1963) von der tapetalen Herkunft des Pollenkitts überzeugt waren.

Nach HESLOP-HARRISON (1968) und HESLOP-HARRISON & DICKINSON (1969) bilden sich im Tapetum vorerst unpigmentierte Globuli, denen erst später Carotinoide akkumuliert werden; in dieser Form wird Pollenkitt auf die Exine transportiert. Sowohl MEFHAM & LANE (1969) als auch GARAGATY-FEISSLY (1970) bezeichnen zwar die Tapetumplastiden als Produktionsstätten der Lipidglobuli bzw. der Carotinoide, stellen jedoch nicht die naheliegende gedankliche Verbindung zum Pollenkitt her. Erst CARNIEL (1971) bewies elektronenmikroskopisch die Herkunft des Pollenkitts aus dem Tapetum, und DICKINSON (1973) bzw. DICKINSON & LEWIS

(1973) zeigten Genese und frühe Entwicklungsstadien. Der Entstehungsort dieser Substanzen ist nach diesen beiden Autoren das Proplastid bzw. der Elaioplast; genauer gesagt unterscheiden sie insofern zwischen "Pollenkitt" und der "lipiden Komponente des tryphine", indem ersterer vom Plastidenstroma, letztere jedoch von der inneren Plastidenmembran gebildet wird; die Autoren geben allerdings zu, daß eine so deutliche Trennung des Entstehungsortes wahrscheinlich überspitzt ist. Diese beiden Autoren, aber auch MEPHAM & LANE (1969) beobachteten nur unit-membranes um die sich entwickelnden Lipidkörper. Die letzteren geben auch eine plausible Erklärung für die fehlende Doppelmembran um die Plastidenderivate; sie unterscheiden übrigens ungesättigte Lipide von den wegen ihrer Größe schon lichtoptisch erkennbaren "neutralen" (gemeint sind offenbar gesättigte) Lipiden und Phospholipiden (die letzteren sind nicht in allen Fällen Plastidenprodukte: HIGGINS, 1976, zeigte ihre Herkunft auch aus dem ER).

DUNBAR (1973), LOMBARDO & CARRARO (1976a,b) und CARRARO & LOMBARDO (1976), haben andere Ansichten zur Herkunft des Pollenkitts. DUNBARs membranlose "Tapetosomen" stehen nicht mit Plastiden im Zusammenhang, sondern sind von ER umgeben und wohl daraus entstanden zu denken. LOMBARDO & CARRARO beschreiben ebenfalls membranlose lipide "grey bodies" in oftmals unmittelbarer Nachbarschaft der Tapetoplastiden, ohne allerdings näher darauf einzugehen.

Nach umfangreichen, z.T. unveröffentlichten Beobachtungen ist durch das Auftreten von Doppelmembranen, Stärkekörnern und Thylakoidstapeln die Plastidennatur des produzierenden Organells erwiesen; ein Urteil über den jeweiligen Ort der Genese innerhalb des Plastids - Stroma oder Innere Membran, vgl. DICKINSON & LEWIS (1973) - ist jedoch nicht möglich. Bezeichnenderweise waren die Doppelmembranen einwandfrei nur in sehr frühen Entwicklungsstadien - sozusagen im Moment des "Anlaufens" der Produktion erkennbar, späterhin nicht mehr; dies konnte im Zuge sehr umfangreicher Untersuchungen bei folgenden Pflanzen festgestellt werden: Epilobium angustifolium, Fuchsia sp., Oenothera biennis, Juglans regia, Plantago lance-

olata (vorliegende Publikation), Platanus orientalis L., Luzula nivea (L.) (unveröff.). In anderen Fällen konnten trotz Beobachtung auch sehr junger Stadien jeweils nur eine einzige Membran als Umhüllung festgestellt werden. Es erscheint allerdings unzulässig, in solchen Fällen Plastiden als Entstehungsort nur deswegen auszuschließen und eine Herkunft des Pollenkitts aus anderen Organellen als zwingend anzunehmen, da gegen ein solches vorschnelles Urteil mehrere Gründe sprechen: 1. In entwicklungsgeschichtlichen Spätphasen von Geweben, wie es das degenerierende Tapetum mit seinen ebenso degenerierenden Plastiden ist, ist die "Hülle", also die Doppelmembran, oft nicht mehr "auflösbar". 2. Wie schon MEPHAM & LANE (1969) argumentierten, treten fallweise von einer unit-membrane umgebene Lipidgemische aus den Plastiden in das Cytoplasma aus. Falls also nicht auch ganz junge Stadien untersucht werden, kann dies Anlaß zu Mißverständnissen geben.

Zwar werden osmiophile Globuli von verschiedenen Organellen gebildet (vgl. HIGGINS, 1976), für die Produktion von Carotinoiden kommen jedoch nur Plastiden in Betracht; die nur in eben solchen Organellen hergestellten Carotinoide sind seit STEFFEN (1953) und PANKOW (1958) in dem Lipidgemisch des Pollenkitts mikrochemisch nachgewiesen. Da es aber bislang weitgehend ungeklärt ist, welche anderen Stoffe neben diesen Carotinoiden in dem "Pollenkitt" genannten Lipidgemisch auftreten, kann ein fallweiser oder auch obligater Beitrag weiterer Tapetumorganellen nicht ausgeschlossen werden. Vor allem der mächtig entwickelte Golgi-Apparat in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Aggregaten der Lipidtropfen, wie er bei Epilobium angustifolium und auch bei Tilia platyphyllos SCOP. (HESSE, 1978) zu beobachten ist, legt den Verdacht nahe, daß gewisse Komponenten nicht von den Plastiden gebildet werden. Fuchsia sp. bildet zwar elektronentransparente globuläre Gebilde einwandfrei im Golgi-Apparat der Tapetums v o r dem Beginn der Pollenkitt-Synthese aus, doch entsteht daraus offensichtlich weder Pollenkitt noch Viscin oder gar Ubisch-Körper; es fehlt also auch hier ein schlüssiger Beweis, zu-

mal im Gegensatz zu Tilia platyphyllos der sezernierende Golgi-Apparat bei Fuchsia sp. nicht von Membran-umschlossenen Lipidtropfen umgeben ist, was vielleicht als Indiz für obige These anzusehen wäre.

Somit ist bislang kein einziges Beispiel bekannt, bei dem sich eine Komponente des lipiden Pollenkitts zweifelsfrei aus einem anderen Organell als den Plastiden des Tapetums herleiten ließe, denn die aus dem ER stammende Protein-Fraktion des "tryphine" ist ja nicht lipider Natur! (siehe dazu DICKINSON & LEWIS, 1973, und ECHLIN, 1971).

Die Frage nach dem Zeitraum, innerhalb dem die Pollenkitt-Vorstufen produziert werden, wurde bislang noch nicht gestellt.

In der Literatur besteht bezüglich des Zeitpunktes, ab dem in der Tapetumentwicklung Pollenkitt gebildet wird, keine einheitliche Auffassung. Die verschiedenen Ansichten können in zwei Gruppen eingeteilt werden:

1. Beginn während der Meiose (Prophase I: DUNBARs Tapetosomen; CARNIEL, 1971; MEPHAM & LANE, 1969, "am Ende der Meiose")
2. Beginn erst nach der Meiose: diese Periode ist lang, dementsprechend lassen sich nach den divergierenden Ansichten der Autoren Untergruppen bilden.
 - a) während des Tetradenstadiums (GARAGATY-FEISSLY, 1970; DICKINSON, 1973, "vor der Pollenmitose"; HESLOP-HARRISON & DICKINSON, 1969, "nach Vollendung der Sexine").
 - b) kurz vor bzw. während des Aufbrechens der Tetrade (HESLOP-HARRISON, 1968).
 - c) nach dem Tetradenstadium (LOMBARDO & CARRARO, 1976a).

Die Frage ist nur mit Hilfe des Elektronenmikroskops zu klären, da die ersten Stadien begrifflicherweise lichtoptisch nicht erkennbar sind. Einer exakten Feststellung steht allerdings ein Hindernis entgegen. In Plastiden pflegen ja sowohl

osmiophile Globuli als auch Plastoglobuli aufzutreten (SIMPSON & LEE, 1976); beide lassen sich in den ersten Stadien mikromorphologisch nicht von ersten kleinen elektrodichten oder -transparenten Pollenkitt-Vorläufern unterscheiden. "Pollenkitt" ist erst bei entsprechender Massenentwicklung lipophiler Globuli in den Plastiden diagnostizierbar (Carotinoide treten nach HESLOP-HARRISON & DICKINSON, 1969, erst in einem späteren Entwicklungsstadium hinzu). Die Aufklärung der chemischen Zusammensetzung der Pollenkittes steckt erst in ihren Anfängen, die einzige diesbezügliche Publikation stammt von HESLOP-HARRISON (1968). Unter der (unbewiesenen) Annahme eines gruppen- oder sippenspezifischen Carotinoïd- bzw. Lipid-"musters" erklärt sich zwanglos die beobachtete Mannigfaltigkeit der Klebstoffe trotz verschiedener stereotyper Eigenschaften.

Nach eigenen, z.T. unveröffentlichten Beobachtungen variiert der Zeitpunkt des Synthesebeginns ganz sicherlich: Bei Alisma plantago-aquatica L. setzt sie schon während, und bei Tilia platyphyllos kurz nach der Meiose ein, wogegen es bei Juglans regia, Castanea sativa (vorliegende Publikation) und Fraxinus ornus L. erst im Tetradenstadium soweit ist, und die drei untersuchten Onagraceen-Arten (vorliegende Publikation) gar erst lange nach dem Tetradenstadium mit der Produktion beginnen.

In Analogie zum Beginn des Syntheszeitraums ist auch die Synthesedauer und damit ihr Ende bei verschiedenen Sippen offensichtlich ungleich. Bei Tilia platyphyllos und T. tomentosa MOENCH läuft die Synthese bis kurz vor Beginn der Tapetumdegeneration; Ähnliches scheint für die drei untersuchten Onagraceen zu gelten, ist also wesentlich kürzer als bei den beiden Tilia-Arten! Bei Hamamelis vernalis und H. virginiana und auch bei Plantago lanceolata (vorliegende Publikation) kommt es nur kurzfristig zu einer Pollenkitt-Synthetisierung, während Juglans und Castanea deutlich vor Beginn der Tapetumdegeneration die Produktion einstellen und diesbezüglich etwa eine vermittelnde Stellung einnehmen.

Ähnlich wie Beginn und Dauer der Pollenkittsynthese ist auch - wie schon lange bekannt - die produzierte absolute Menge offensichtlich nicht überall gleich. Selbst wenn man von den bekannten Mengenunterschieden zwischen Entomo- und Anemogamen absieht, die nach der Abklatschmethode von KNOLL (1930) bzw. POHL (1930) leicht feststellbar sind, unterscheidet sich die erfaßbare Menge zwischen Insektenblütlern aus verschiedenen Angiospermengruppen schon lichtoptisch stark (man vergleiche etwa die Vertreter der Hamamelidaceae und der Onagraceae in der vorliegenden Publikation). Auch ambo-game und anemogame Sippen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen zeigen ähnliches, worauf jedoch ausführlich an anderer Stelle eingegangen werden soll. Festgehalten sei, daß weder Beginn noch Dauer der Pollenkittsynthese mit der produzierten Menge im Zusammenhang stehen.

Es bestehen ebenso wie bei Beginn und Dauer der Lipidsynthese bei verschiedenen Sippen auch Unterschiede in Bezug auf den Zeitpunkt der Entlassung der Pollenkitt-Vorstufen aus den Plastiden: entweder löst sich die Hülle um diese Substanzen schon lange vor dem Beginn der Tapetumdegeneration auf (z.B. bei Tilia platyphyllos, HESSE, 1978), oder sie bleibt viel länger bestehen und löst sich erst nach der Degeneration des Tapetums auf (in der vorliegenden Publikation z.B. bei Plantago lanceolata). Beide Möglichkeiten sind etwa gleich häufig verbreitet und offensichtlich nicht systematisch korreliert.

Wie alle bisher untersuchten Objekte zeigen, ist zum Aufbringen des Pollenkitts auf die Exine kein Vehikel nötig. Die lipiden Substanzen driften im Loculus zu den Pollenkörnern und werden an ihrer Oberfläche in allen Fällen sehr gezielt abgesetzt.

Bei allen untersuchten Beispielen ist Ausbildungsweise und Entwicklungsgeschichte des Pollenkitts bzw. dessen Vorstufen in großen Zügen weitgehend gleich: Produktion im Tapetum unter Haupt- oder sogar alleiniger Beteiligung der Plastiden ab etwa dem Ende der Meiose bis zur Tapetumdegeneration und freies Flottieren bis zum Aufbringen auf die Exine. Dieses

Resultat war nicht unbedingt vorauszusehen und bietet bei Vergleich von Menge, Qualität und Ort der Anbringung in mehr systematisch orientierten Fragestellungen eine brauchbare, weil weitgehend einheitliche Basis, worauf in später zu veröffentlichenden Teilen der Publikationsreihe zurückgegriffen werden soll.

Die geringen Mengen granulären Materials (z.B. bei Hamamelis) sind kaum mit der Protein-Komponente des "tryphine" (vgl. dazu HESSE, 1977) gleichzusetzen. Das granuläre Material wird nämlich 1) nicht auf die Exine aufgebracht, sondern verbleibt im Loculus, und 2) ist es weder in der beschriebenen Menge noch Qualität (kristalline Massen in Vakuolen bzw. fibröse Massen auf der Exine, vgl. Raphanus, DICKINSON & LEWIS, 1973) vorhanden.

Als erstes Ergebnis einer vergleichenden Untersuchung ist folgende Tendenz unverkennbar: Entsprechend der jeweiligen Bestäubungsart wird der produzierte Pollenkitt möglichst vollständig "aktiviert" (insektenblütige Sippen: Hamamelis vernalis, H. virginiana, Oenothera biennis, Fuchsia sp., Epilobium angustifolium) oder teilweise (ambophile Sippen: Castanea sativa, Plantago lanceolata) oder so gut wie vollständig "inaktiviert" (anemophile Sippen: Juglans regia).

Zusammenfassung

Verschiedene Fragen im Zusammenhang mit pollenverkittenden Substanzen werden an Hand der Tapetumentwicklung von Hamamelis vernalis, H. virginiana, Epilobium angustifolium, Oenothera biennis, Fuchsia sp., Castanea sativa, Plantago lanceolata und Juglans regia behandelt: Ort, Modalität und Zeitraum der Entstehung, weitere Entwicklungsstadien und schließlich die Feinstruktur des Pollenkitts.

Entstehungsort und Entstehungsweise sind sehr einheitlich: in den Plastiden des Tapetums entwickeln sich laufend als Pollenkitt-Vorstufen anzusprechende Lipidtropfen; in manchen Fällen

kommen jedoch als Produktionsort mancher Komponenten des stofflich heterogenen Lipidgemisches, das letztlich als Pollenkitt auf die Exine aufgebracht wird, auch andere Tapetumorganellen, wie etwa ER und Golgi-Apparat, in Frage. Im Gegensatz dazu sind Beginn, Ende und Zeitraum der Synthese keineswegs uniform, sondern sehr variabel, aber offensichtlich gattungsspezifisch festgelegt: Die Produktion setzt bei manchen im Tetradenstadium oder bei anderen sogar erst nach der Auflösung der Tetrade ein. Ebenfalls gattungsspezifisch dauert sie entweder nur kurze Zeit oder reicht bis zum Beginn der Tapetumdegeneration. Die absolut produzierte Klebstoffmenge darf keinesfalls mit der am Ende auf der Exine aufbrachten Menge verwechselt werden; beide Merkmale hängen weder von dem Beginn, der Dauer noch dem Ende der Lipidsynthese ab. Entscheidend dafür ist die Bestäubungsart der jeweiligen Sippe: bei Insektenblütlern wird der Pollenkitt bevorzugt auf der Oberfläche der Exine abgesetzt, während er bei ambophilen und ganz besonders bei windblütigen Sippen bevorzugt in Exinehohlräumen deponiert wird.

Literaturverzeichnis

- CARNIEL, K., 1963: Das Antherentapetum. Österr.Bot.Z. 110, 145-176.
- CARNIEL, K., 1964: Beiträge zur Morphologie der Pollenkörner von Juglans regia und J. nigra. Österr.Bot.Z. 111, 555-560.
- CARNIEL, K., 1971: Über die lamelläre Struktur und die Herkunft des Pollenkitts bei Heleocharis palustris. Österr. Bot.Z. 119, 464-474.
- CARRARO, L., and LOMBARDO, G., 1976: Tapetal ultrastructural changes during pollen development. II. Studies on Pelargonium zonale and Kalanchoe obtusa. Caryologia 29, 339-344.
- DICKINSON, H.G., 1973: The role of plastids in the formation of pollen grain coatings. Cytobios 8, 25-40.
- DICKINSON, H.G. 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.
- DUNBAR, A., 1973: Pollen development in the Eleocharis palustris group (Cyperaceae) I. Ultrastructure and ontogeny. Bot.Notiser 126, 197-254.

- ECHLIN, P., 1971: The role of the tapetum during microsporogenesis of angiosperms. In HESLOP-HARRISON, J., (Ed.): Pollen: development and physiology, 41-61. London: Butterworths.
- GARAGATY-FEISSLY, C., 1970: Sur les modifications de l'ultrastructure des cellules tapetales du genre Daphne au cours du développement des grains de pollen. Bull.Soc.bot.Suisse 79, 221-228.
- 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 Phytol. 67, 779-786.
- HESLOP-HARRISON, S., and DICKINSON, H.G., 1969: Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in Lilium. Planta 84, 199-214.
- HESSE, M., 1977: Der Feinbau der Pollenklebstoffe: Präparative Probleme bei der Strukturhaltung, Grundfragen zur Nomenklatur und Begriffsabgrenzung. Linzer biol.Beiträge 9, 181-201.
- HESSE, M., 1978: Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur des Pollenkitts bei Tilia (Tiliaceae). Plant Syst.Evol. (im Druck).
- HIGGINS, J.A., 1976: Heterogeneity of phospholipid synthesis in rat liver endoplasmatic reticulum during proliferation of smooth membranes. J.Cell Sci. 22, 173-197.
- KNUTH, P., 1898: Handbuch der Blütenbiologie, 2.Band. Leipzig: Engelmann.
- KNOLL, F., 1930: Über Pollenkitt und Bestäubungsart. Z.Botanik 22, 610-675.
- KUGLER, H., 1970: Blütenökologie, 2. Aufl., Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- LOMBARDO, G., and CARRARO, L., 1976a: Tapetal ultrastructural changes during pollen development. I. Studies on Anthirrhinum majus. Caryologia 29, 113-125.
- LOMBARDO, G., and CARRARO, L., 1976b: Tapetal ultrastructural changes during pollen development. III. Studies on Gentiana acaulis. Caryologia 29, 345-349.
- MEPHAM, R.H., and LANE, G.R., 1969: Formation and development of the tapetal periplasmodium in Tradescantia bracteata. Protoplasma 68, 175-192.
- PANKOW, H., 1958: Über den Pollenkitt bei Galanthus nivalis L. Flora 146, 240-253.
- POHL, F., 1930: Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens. II. Beih.bot.Cbl. 46, 286-305.
- PORSCH, O., 1950: Geschichtliche Lebenswertung der Kastanienblüte. Österr.Bot.Z. 97, 269-321.

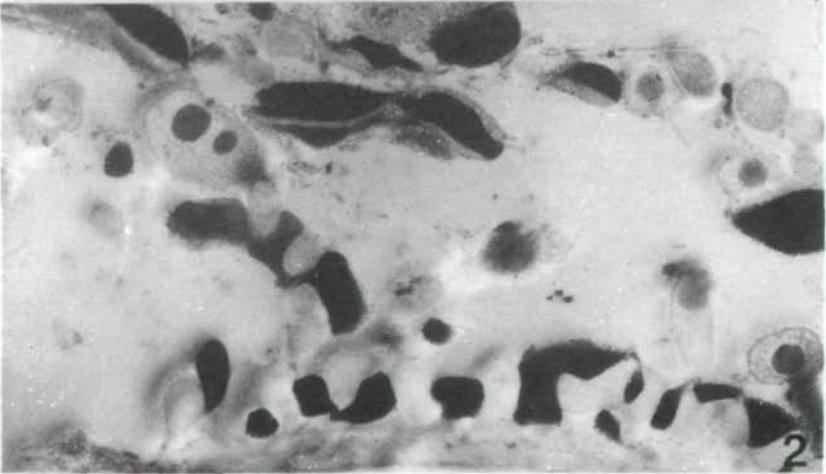
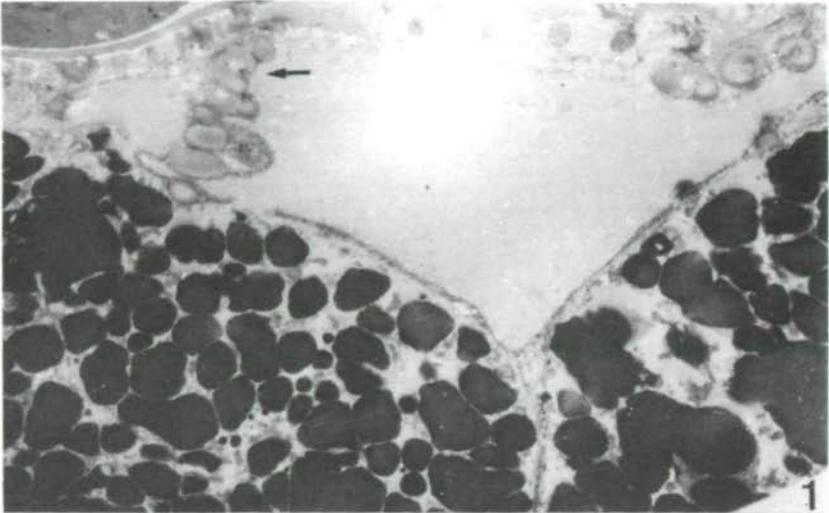
- RICHTER, S., 1929: Über den Öffnungsmechanismus der Antheren bei einigen Vertretern der Angiospermen. *Planta* 8, 154-184.
- SIMPSON, D.J., and LEE, T.H., 1976: Plastoglobules of leaf chromoplasts of two cultivars of Capsicum annuum. *Cytobios* 15, 139-147.
- SPURR, A.R., 1969: A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastr. Res.* 26, 31-43.
- STEFFEN, K., 1953: Zytologische Untersuchungen an Pollenkorn und Pollenschlauch. *Flora* 140, 140-174.
- WODEHOUSE, R.P., 1971: Hayfever plants, 2. Auflage. New York.

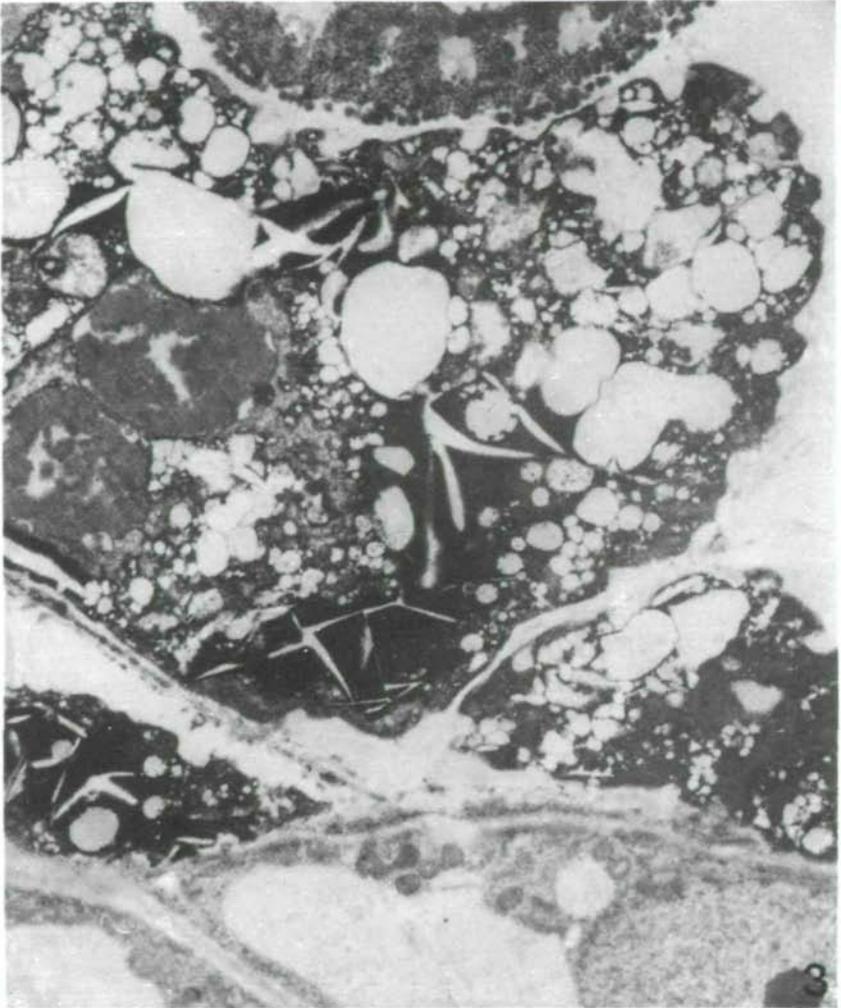
Anschrift des Verfassers: Dr. Michael HESSE
Institut für Botanik
der Universität Wien

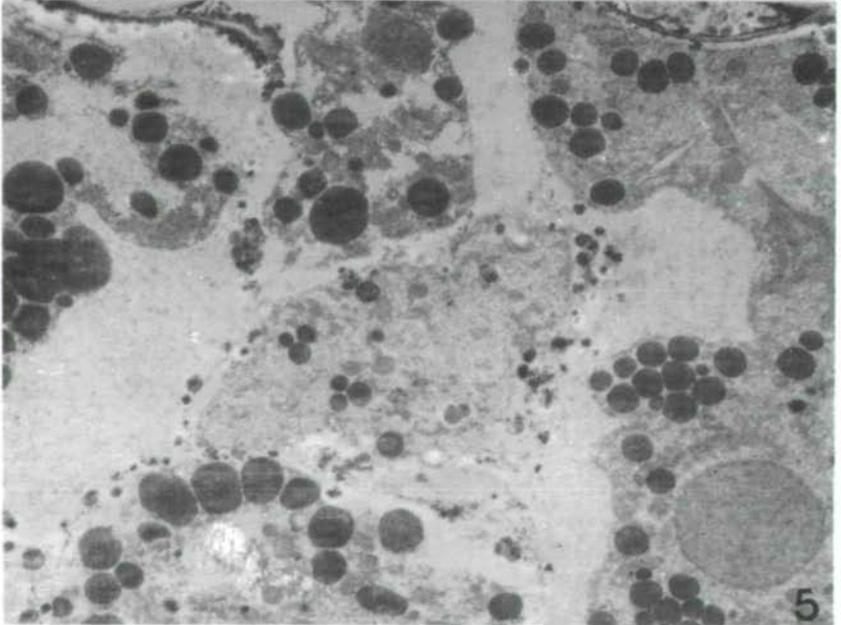
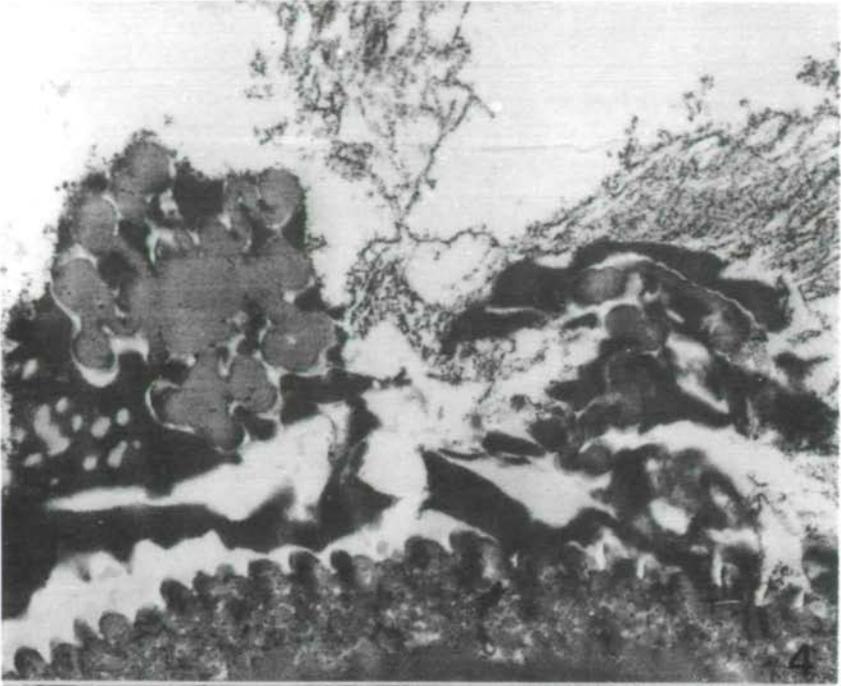
Rennweg 14
A-1030 W i e n
Austria

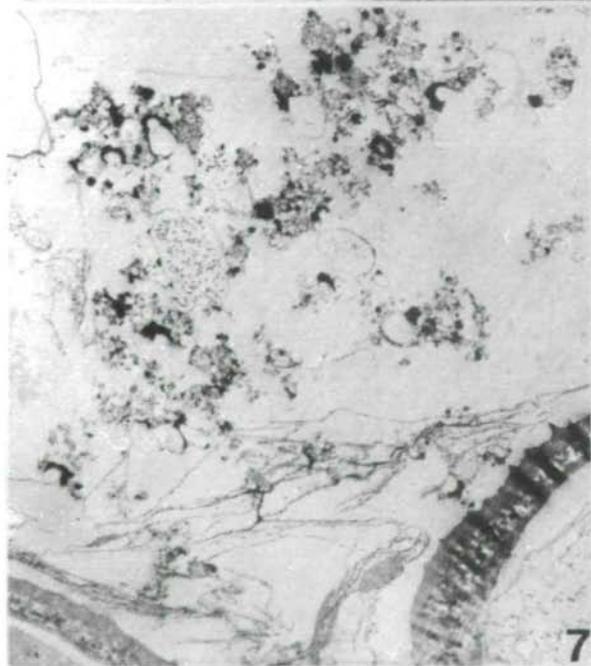
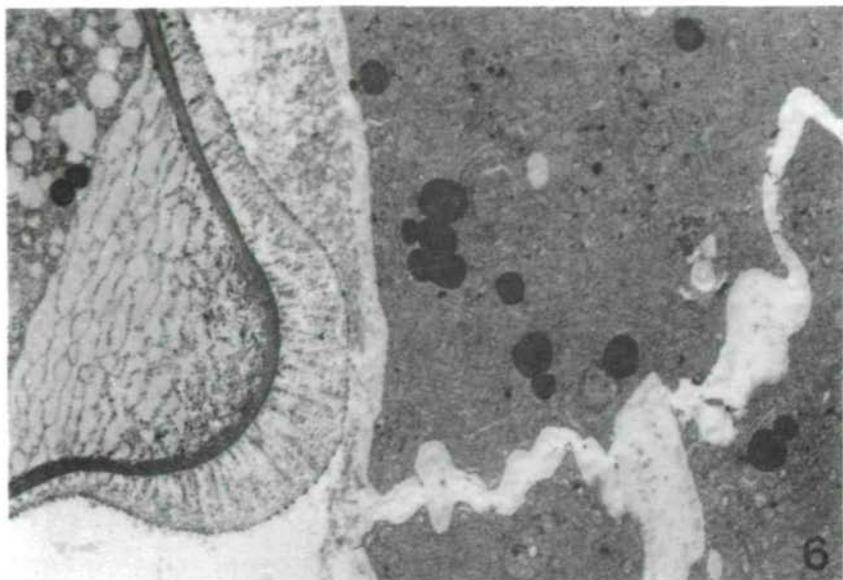
Abbildungstexte

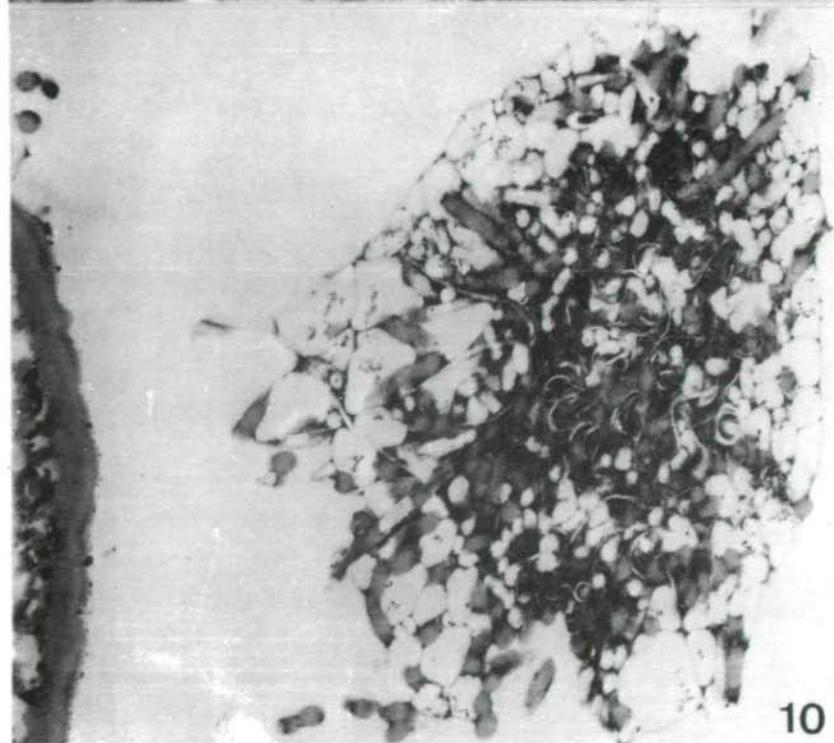
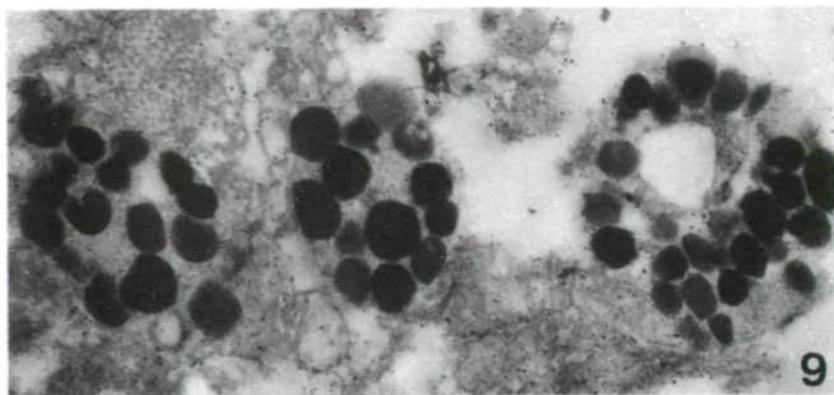
- Abb. 1: Hamamelis vernalis: homogene, strukturlose, sehr elektronendichte Lipidtropfen im Tapetum; Ubisch-Körper (Pfeil) nahe den Pollenkörnern (4 000x).
- Abb. 2: Hamamelis virginiana: aus verschiedenen Komponenten bestehende, z.T. deutlich geschichtete Pollenkitt-Vorstufen, die teils im Loculus flottieren, teils sich bereits als dicke Kruste auf der Exine abgesetzt haben (11 000x).
- Abb. 3: Oenothera biennis: degenerierende Tapetumzelle mit heterogenen Lipidmassen (= Pollenkitt-Vorstufen) (5 100x).
- Abb. 4: Fuchsia sp.: Viscinfäden mit Substruktur in unmittelbarer Nähe des Sporoderms, umgeben von sehr elektronendichten, z.T. schaumigen Pollenkitt (23 000x).
- Abb. 5: Castanea sativa: degenerierende Tapetumzellen mit homogenen Lipidtropfen (= Pollenkitt-Vorstufen) (4 200x).
- Abb. 6: Epilobium angustifolium: die Plastiden des Antherentapetums (rechts) produzieren homogene, elektronendichte Lipidtropfen (= Pollenkitt-Vorstufen) (4 000x).
- Abb. 7: Plantago lanceolata: Tapetumzelle mit Pollenkitt-Vorstufen, die in Plastiden als Lipidtropfen gebildet werden (21 000x).
- Abb. 8: Plantago lanceolata: frei im Loculus flottierendes Pollenkitt-Aggregat mit Substruktur; die interbaculären Räume der Exine sind bereits zum Teil mit Pollenkitt gefüllt (12 700x).
- Abb. 9: Juglans regia: nach Degeneration des Tapetums flottieren nur geringe, aberrant ausgebildete Pollenkittmengen neben cytoplasmatischen Tapetumresten frei im Loculus (4 100x).
- Abb. 10: Juglans regia: interbaculäre Räume sind weitgehend mit Pollenkitt erfüllt, das Tectum ist dagegen vollkommen frei von Pollenkitt (15 500x).











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: [Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenklebstoffen verschiedener Angiospermen. 237-258](#)