

Naturk. Jahrb. Stadt Linz	23	1977	9—16	12. 11. 1978
---------------------------	----	------	------	--------------

MICHAEL HESSE

ZWEIERLEI FORMEN DER POLLENVERKITTUNG BEI DEN ONAGRACEAE

Mit 5 Abbildungen auf 4 Fototafeln

SUMMARY

Different modes of pollen adhesives in Onagraceae

Cementing of angiosperm pollen grains is achieved either by Pollenkitt or by viscin threads. The degree of pollen cementing depends on the different modes of pollen transfer (entomo-, ambo- and anemophily) in pollination ecology. Pollenkitt is to be found nearly in all angiosperm plants, but the family of the Onagraceae is one of the few, which show viscin threads. Here, for the first time, both types of pollen adhesives were observed in members of the Onagraceae. Because of their different origin, ultrastructure, chemical structure and function Pollenkitt in no case coincide with viscin threads.

I. EINLEITUNG

Bekanntlich sind die Pollenklebstoffe für die erfolgreiche Übertragung des Angiospermenpollens von ausschlaggebender Bedeutung, da sie speziell bei insektenblütigen Sippen einen wesentlichen Faktor für die notwendige Pollenverkittung darstellen. Für ein vertieftes Verständnis der Fortpflanzungseinrichtungen der Insektenblütler, aber auch der Windblütler unter den Angiospermen ist ihre detaillierte Kenntnis also von eminenter Bedeutung. Seit den „klassischen“ Publikationen von POHL (1930) bzw. KNOLL (1930, 1936) wurden sie

jedoch trotz ihrer Bedeutung für die Fortpflanzungsbiologie kaum mehr untersucht.

Unter der Bezeichnung „Pollenklebstoffe“ werden heute etliche zum Teil inkongruente Begriffe wie „Pollenkitt“, „pollen coat“, „tryphine“, „Viscinfäden“ usw. zusammengefaßt. Die Berechtigung beziehungsweise die gegenseitige Abgrenzung dieser verschiedenen Termini untersucht HESSE (1977): danach sind ganz allgemein nur zwei Begriffe sinnvoll: „Pollenkitt“ bzw. „Viscinfäden“.

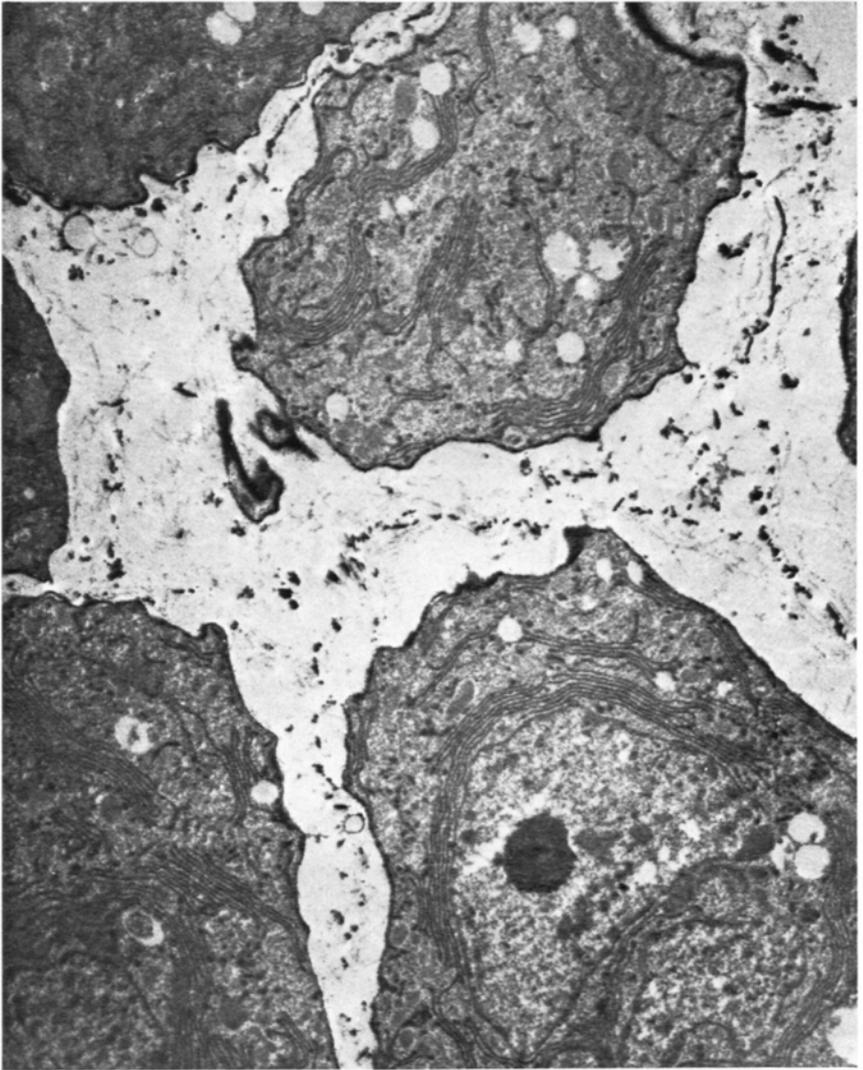
Im Zuge umfangreicher Untersuchungen über Entstehung, Struktur und Funktion der Pollenklebstoffe bei entomo-, ambo- und anemophilen Angiospermen wurde auch das Problem des *simultanen* Auftretens von „Pollenkitt“ und „Viscinfäden“ bei bestimmten Angiospermen aktuell. Die vorliegende Publikation soll zeigen, daß die beiden Sorten von Pollenklebstoffen einander wesensfremd sind: „Pollenkitt“ und „Viscinfäden“ sind also aus verschiedenen triftigen, nicht nur theoretischen, sondern vor allem praktischen Gründen streng voneinander zu trennen.

II. MATERIAL UND METHODE

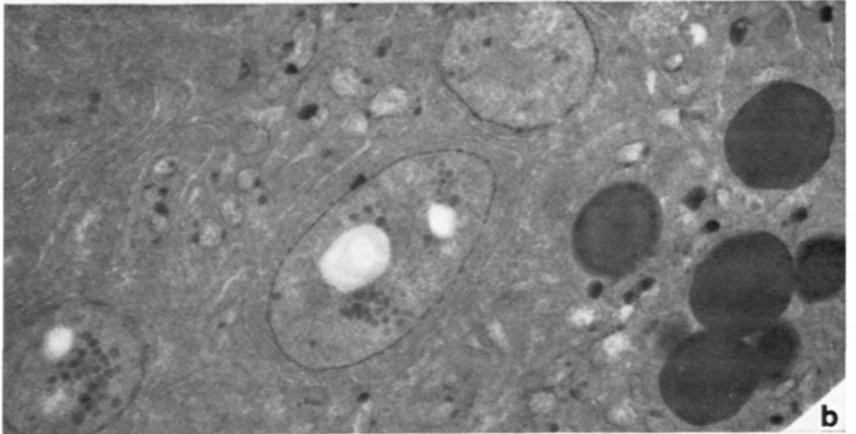
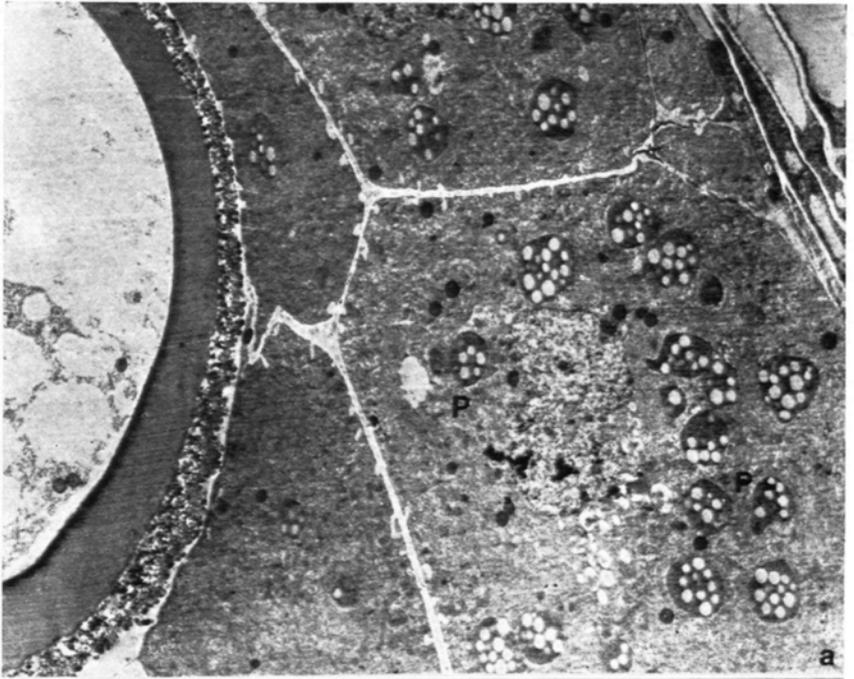
In verschiedenen Entwicklungsstadien befindliche Antheren von *Oenothera biennis* L., *Fuchsia* L. sp. und *Epilobium angustifolium* L. wurden ausschließlich in Glutaraldehyd fixiert, da alkoholhaltige Fixiergemische (für lichtoptische Vergleichsuntersuchungen) wegen der durch sie bewirkten so gut wie vollständigen Lösung des Pollenkitts ungeeignet sind. Für elektronenmikroskopische Untersuchungen wurde mit OsO_4 nachfixiert, über Hexylenglykol entwässert und in dem Epoxyd-Gemisch nach SPURR (1969) eingebettet. Die landläufige Ansicht, durch Verwendung von Alkoholen als Entwässerungsmedium bzw. von Epoxyden als Einbettungsmedium werde eine unzulässig hohe Extraktion von Lipiden erreicht, ist für den Pollenkitt nicht zutreffend: Im wesentlichen bleibt der aus lipiden Stoffen bestehende Pollenkitt in seiner Menge und seiner Verteilung auf dem lebenden Pollen unverändert. Die Viscinfäden sind wegen ihres andersartigen Aufbaues durch die verwendeten Präparationstechniken nicht in ihrem Bestand gefährdet.

Die Entstehung der pollenverkittenden Substanzen wurde stets während der gesamten Tapetumentwicklung verfolgt; besonderes Augenmerk wurde jedoch auf die syntheseaktiven Perioden des Tape-tums und auf die Stadien seiner Degeneration gelegt.

Tafel I, Abb. 1



Tafel II, Abb. 2 a u. 2 b



Tafel III

Abb. 3

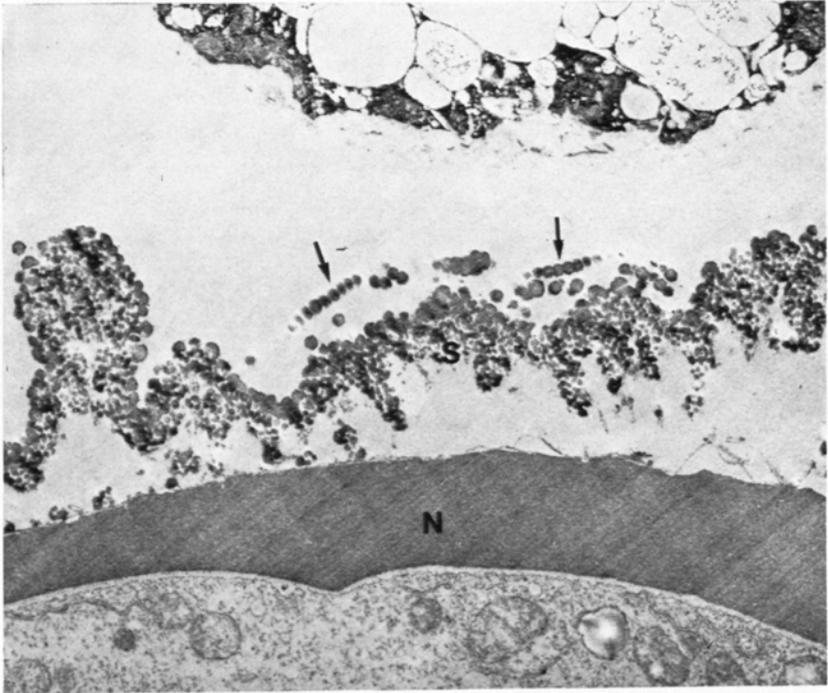
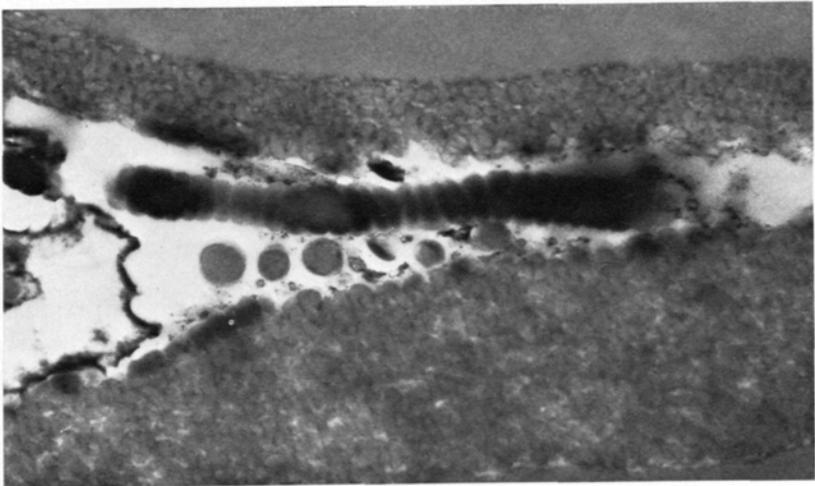
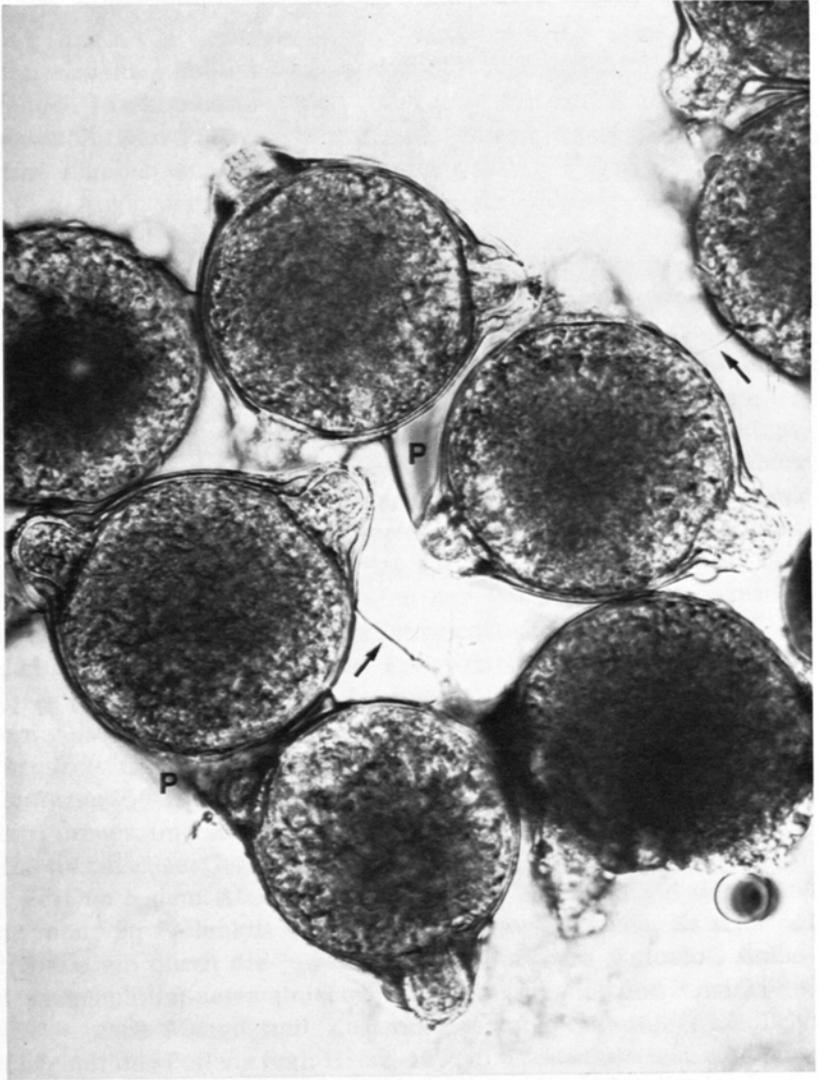


Abb. 4



Tafel IV, Abb. 5



III. ERGEBNISSE

Die bestäubungsökologisch so bedeutsame **Pollenverkit-tung** durch die verschiedenen „Pollenklebstoffe“ (also das Aggregieren einzelner Pollenkörner aneinander bzw. auf dem sie transportierenden Insektenkörper) darf keinesfalls mit der **Klebrigkeit** insektenblütigen Pollens gleichgesetzt werden. Die Pollenverkitung beruht nämlich auf zwei grundverschiedenen Prinzipien. Bei den meisten Angiospermenfamilien mit insektenblütigen Vertretern ist dafür der „Pollenkitt“ maßgebend, aber nur ganz wenige, miteinander noch dazu nicht verwandte Angiospermenfamilien (Onagraceae, Ericaceae) verwenden ein vom Pollenkitt vollständig abweichendes Prinzip, die „Viscinfäden“.

Pollenkitt und Viscinfäden unterscheiden sich in allen wesentlichen Punkten der Entstehung, der Struktur und der Funktion. Der Pollenkitt wird ganz allgemein in den Plastiden des Antherentapetums gebildet und nach der Degeneration des Tapetums auf die Exine angebracht (DICKINSON, 1973; HESSE, 1978 a). Im speziellen Fall bilden bei den drei untersuchten Onagraceae vorerst, d. h. kurz nach der Meiose, der Golgi-Apparat und das ER elektronentransparente Globuli, die jedoch nicht als Vorstufen der Pollenklebstoffe anzusprechen sind (Abb. 1). Erst nach dem Tetradenstadium (vgl. HESSE, 1978 b) bilden die Plastiden die lipiden Pollenkitt-Vorstufen (Abb. 2 a, b). Während ihres Flottierens im Loculus und teilweise auch noch nach ihrem Absetzen auf der Exine bilden diese Vorstufen unregelmäßig geformte, vielfach homogene, also unstrukturierte Klumpen unterschiedlicher Elektronendichte (Abb. 3). Im wesentlichen besteht Pollenkitt immer, und so auch bei den Onagraceae, aus einem möglicherweise spezifischen Gemisch von Lipiden und Carotinoiden.

Erst nach dem Absetzen dieser lipiden Klumpen auf der Exine kann man von Pollenkitt im eigentlichen Sinn sprechen. Er zeigt auf der Exine ein durch die jeweilige Bestäubungsart (Entomo-, Ambo- und Anemophilie) determiniertes Verteilungsmuster und bewirkt dadurch je nach Menge und Zusammensetzung die unterschiedliche Klebrigkeit des Pollens (vgl. Hesse, 1978 c). Die Onagraceae sind ausgeprägt tierblütig: *Epilobium* und *Oenothera* sind insektenblütig; die an sich ornithophilen *Fuchsia*-Arten werden jedoch in unseren Glashäusern bzw. Freilandkulturen erfolgreich von Insekten bestäubt. Daher sammelt sich im gegenständlichen Fall die verhältnismäßig

große Pollenkittmenge auf der Oberfläche des Sporoderms an und bewirkt so die ausgezeichnete Klebrigkeit des Onagraceen-Pollens.

Die Viscinfäden entstehen (etwa bei *Fuchsia*) dagegen bald nach der Meiose höchstwahrscheinlich aus dem Material der Mittellamelle der degenerierenden Tapetumzellen (Abb. 1) bzw. möglicherweise auch aus dem Material der Mittellamelle der Pollenmutterzellen (BOWERS, 1931), jedoch ohne eigentlicher Mitwirkung des Antherentapetums. Zum Zeitpunkt der beginnenden Tapetumdegeneration setzen sie sich unmittelbar nach dem sporopolleninhaltigen Material, das die Exine aufbaut, auf den sich entwickelnden Mikrosporen ab. Sie sind stets strukturiert: Bei *Oenothera* und *Epilobium* bauen sie sich aus annähernd kugeligen, bei *Fuchsia* dagegen aus ellipsoidischen, jedoch stets sehr kleinen Einzelementen auf (Abb. 3, 4; vergleiche SKVARLA et al., 1975).

Diese Einzelemente sind unstrukturiert, jedoch unterschiedlich elektronendicht. Sie bestehen aus höchstwahrscheinlich sporopolleninhaltigen Substanzen, ihre exakte Zusammensetzung ist jedoch noch unbekannt. – Ein bislang weitgehend übersehenes Detail betrifft die Funktion der Viscinfäden. Sie bewirken nämlich auffallenderweise keineswegs ein Kleben der einzelnen Pollenkörner aneinander oder an anderen Gegenständen! Sie verbinden bloß wie mit einem Seil die einzelnen Pollenkörner bzw. Tetraden, so daß die Blütenbesucher sich in den Fäden verfangen und den Pollen aufnehmen.

Bei den Onagraceae werden also stets die reifen Pollenkörner nicht nur durch Pollenkitt, sondern auch durch die Viscinfäden miteinander verbunden (Abb. 5). Dies steht in deutlichem Gegensatz zu den Ericaceae: Diesen fehlt offensichtlich Pollenkitt generell, und auch Viscinfäden treten nicht bei allen Vertretern auf.

IV. BESPRECHUNG

Bislang war man der Meinung, die beiden wichtigsten Sorten von Pollenklebstoffen („Pollenkitt“ und ähnliche Substanzen einerseits, „Viscinfäden“ andererseits) schlossen einander aus. Da durch die üblichen palynologischen Präparationsmethoden (intensive Anwendung extrem lipidlösender Substanzen, wie es etwa in der Acetolyse der Fall ist) der Pollenkitt weitgehend oder vollständig aufgelöst wird,

ist in solchen Fällen ein Beobachten des gemeinsamen Auftretens von Pollenkitt und Viscinfäden nicht möglich. An diese negative Erfahrung schloß sich die nun leicht zu widerlegende Vermutung an, für die nötige Verklumpung des Pollens reiche eine einzige Sorte einer pollenverkittenden Substanz aus. Als Beweis würde ohne weiteres die *L e b e n d b e o b a c h t u n g* entsprechender Entwicklungsstadien genügen. Durch das detaillierte Verfolgen der Tapetum- bzw. der Mikrosporenentwicklung wurde jedoch bewiesen, daß das simultane Auftreten beider Sorten pollenverkittender Substanzen bei verschiedenen Vertretern der Onagraceae kein Zufallsprodukt ist. Da sich Pollenkitt und Viscinfäden noch dazu fundamental in Entstehung, Struktur, Chemismus und Funktion unterscheiden, ist die durch die Sammelbezeichnung „Pollenklebstoffe“ suggerierte (Funktions-) Gleichheit nicht vorhanden und nur der Tradition wegen aufrechtzuhalten.

Pollenkitt und Viscinfäden müssen daher streng voneinander unterschieden werden. Sie sind nämlich zweifellos nicht nur wesensungleich, sondern – wegen der fehlenden „Klebrigkeit“ des Viscins – sogar kaum als analoge Bildungen zu bezeichnen. So wie es kürzlich für den Pollenkitt geschehen ist (vgl. HESSE, 1978 a, b, c), wären daher auch die Viscinfäden und die durch sie bewirkte Form der Pollenverkittung im Hinblick auf bestäubungsbiologische Aspekte genauer zu untersuchen.

ZUSAMMENFASSUNG

Unter Pollenverkittung versteht man das von der Bestäubungsart (Entomo-, Ambo- und Anemophilie) abhängige Ausmaß des Aggregierens der einzelnen Pollenkörner zu \pm großen Pollenklumpen. Sie erfolgt bei den meisten Angiospermen durch den Pollenkitt, bei einzelnen Familien (etwa bei den Onagraceae) aber auch durch die Viscinfäden. Bislang war man der Auffassung, Pollenkitt und Viscinfäden schlossen als pollenverkittende Agentien einander aus. Nun wurde erstmals bei Vertretern der Onagraceae (*Epilobium angustifolium*, *Oenothera biennis*, *Fuchsia* sp.) das simultane Auftreten beider pollenverkittender Prinzipien beobachtet. Wegen ihrer unterschiedlichen Entstehungsweise, Struktur und Funktion sind Pollenkitt und Viscinfäden voneinander streng zu unterscheiden.

LITERATURVERZEICHNIS

- Bowers, C. G. (1931): The development of pollen and viscin strands in *Rhododendron catawbiense*. Bull. Torrey Bot. Club **57**, 285–313.
- Dickinson, H. G. (1973): The role of plastids in the formation of pollen grain coatings. Cytobios **8**, 25–40.
- Hesse, M. (1977): Der Feinbau der Pollenklebstoffe: präparative Probleme bei der Strukturhaltung, Grundfragen zur Nomenklatur und zur Begriffsabgrenzung. Linzer biol. Beiträge **9/2**, 181–201.
- Hesse, M. (1978 a): Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur des Pollenkitts bei *Tilia* (Tiliaceae). Plant Syst. Evol. **129**, 13–30.
- Hesse, M. (1978 b): Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenklebstoffen bei verschiedenen Angiospermen. Linzer biol. Beiträge (im Druck).
- Hesse, M. (1978 c): Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Sippen: Ranunculaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae und Fagaceae. Plant Syst. Evol. (im Druck).
- Knoll, F. (1930): Über Pollenkitt und Bestäubungsart. Z. Botanik **23**, 610–675.
- Knoll, F. (1936): Eine Streuvorrichtung zur Untersuchung der Pollenvermittlung. Österr. Bot. Z. **85**, 161–182.
- Pohl, F. (1930): Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. Beih. bot. Cbl. Abt. I., **46**, 286–305.
- Skvarla, J. J., Raven, P. H., and Praglowsky, J. (1975): The evolution of pollen tetrads in Onagraceae. Amer. J. Bot. **62**, 6–35.
- Spurr, A. R. (1969): A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastr. Res. **26**, 31–43.
- Zusatz bei der Korrektur: Die jüngst erschienene umfangreiche Publikation von Skvarla et al. (An ultrastructural study of viscin threads in Onagraceae pollen. Pollen et Spores **20**, 5–145, 1978) geht nicht auf die Entstehungsweise der Viscinfäden ein.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Michael Hesse, Institut für Botanik und Botanischer Garten
der Universität Wien
A - 1030 Wien, Rennweg 14.

ABBILDUNGSTEXTE

- Abb. 1: *Fuchsia sp.*: Zellen des amöboiden Tapetums zum Zeitpunkt des Tetradenstadiums: Golgi-Apparat und ER bilden pollenkittfremde Substanzen, die Synthese des Pollenkitts selbst hat noch nicht eingesetzt; aus dem Material der Mittellamelle der Tapetumzellen scheinen sich die Viscinfäden (bzw. deren Vorstufen) zu formieren (5500 \times).
- Abb. 2: *Epilobium angustifolium*, a: Die Plastiden des Antherentapetums produzieren blasige Pollenkitt-Vorstufen (P) (3800 \times); b: Tapetumplastid mit Lipidtropfen und Stärkekörnern, rechts im Bild aus Plastiden entlassene große Tropfen von Pollenkitt-Vorstufen (16000 \times).
- Abb. 3: *Oenothera biennis*; obere Bildhälfte: Degenerierende Zelle des Antherentapetums mit großen Mengen unstrukturierter, blasiger Pollenkitt-Vorstufen; untere Bildhälfte: Auf der Nexine (N) setzen sich einerseits Material, das die Sexine (S) aufbaut, und andererseits Viscinfäden (Pfeile) ab (5100 \times).
- Abb. 4: *Fuchsia sp.*: Zwischen zwei Pollenkörnern ist ein Teil eines Viscinfadens angeschnitten (21000 \times).
- Abb. 5: *Epilobium angustifolium*: Reife Pollenkörner werden durch Pollenkitt (P) und durch Viscinfäden (Pfeil) verbunden (1450 \times).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz \(Linz\)](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [23](#)

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

Artikel/Article: [ZWEIERLEI FORMEN DER POLLENVERKITTUNG BEI DEN ONAGRACEAE 9-15](#)