

Lehrstuhl für Zellenlehre der Universität Heidelberg

**Zur Skulptur der Pollen-Exine bei drei Centrospermen  
(*Gisekia*, *Limeum*, *Hectorella*), bei Gyrostemonaceen  
und Rhabdodendraceen**

Von

**H.-Dietmar Behnke**, Heidelberg

(Eingegangen am 16. Mai 1977)

**Pollen-exine Sculpturing in Three *Centrospermae* (*Gisekia*, *Limeum*,  
*Hectorella*), in *Gyrostemonaceae* and *Rhabdodendraceae***

**Key Words:** *Centrospermae*, *Gyrostemonaceae*, *Rhabdodendron*.—Pollen-exine sculpturing, ultrastructure and systematics.

**Abstract:** The exine-sculpturing of pollen from *Gisekia africana* (*Gisekiaceae*), *Limeum argute-carinatum* (*Molluginaceae*) and *Hectorella caespitosa* (*Hectorellaceae*) with suprategate spinulae and an anulopunctate tectum is in accordance with the many *Centrospermae* investigated so far with the SEM. Pollen of *Rhabdodendron macrophyllum* and three species from *Gyrostemonaceae* do not exhibit these surface details. While *Rhabdodendron* with a finely reticulate exine probably fits into *Rutaceae*, the unique columellaless exine of *Gyrostemonaceae* has no direct counterpart, neither in *Centrospermae* nor in *Capparales*, the two orders to which this family was allied. The genera of *Gyrostemonaceae* can be distinguished by different arrangements of minute pollen surface details.

Die Centrospermen lassen sich durch eine ganze Reihe von eigenständigen Merkmalen deutlich gegen benachbarte höhere Taxa abgrenzen. Zu den klassischen morphologischen Merkmalen vor allem aus dem Blütenbereich (insbesondere Placentation, Bau von Samenanlagen und Samen, Pollenbau, Blütenaufbau; vgl. ECKARDT 1976) haben sich in den letzten beiden Jahrzehnten phytochemische, karyologische und mikromorphologische Merkmale gesellt, deren intensive Erforschung die Centrospermen zu einem besonders weitgehend und vielseitig untersuchten und damit ausgezeichnet umschriebenen Angiospermen-Taxa macht (vgl. MABRY & BEHNKE 1976).

Innerhalb des weiten Feldes elektronenmikroskopisch-mikromorphologischer Untersuchungen hat die Analyse der Pollenkörner mit dem Transmissions- wie dem Rasterelektronenmikroskop (REM) die Aussagemöglichkeiten der Palynologie erweitert. Für die Abgrenzung der Centrospermen lieferten u. a. die REM-Untersuchungen über die Exine-Skulpturierung wichtige Hinweise (vgl. BEHNKE 1976a): Insbesondere NOWICKE (1975, in einem Überblick über 190 Arten) erkannte in einer mit kleinen Stacheln versehenen („spinulosen“) und durch röhrenförmig begrenzte Perforationen gekennzeichneten („tubuliferous/punktaten“) Ektexine die charakteristische Skulptur des Centrospermen-Pollens. In einer monographischen Bearbeitung des Cactaceen-Pollens bestätigte und ergänzte LEUENBERGER (1976) diese Exine-Skulpturierung, belegte die Perforationen jedoch mit dem neuvorge-schlagenen (und m. E. treffenden) Terminus „anulopunktat“.

Gestützt auf die übereinstimmenden Ergebnisse dieser Arbeiten wurde der Pollen der zu den Centrospermen gezählten Gattungen *Gisekia*, *Limeum* und *Hectorella* sowie der in der Vergangenheit häufig assoziierten *Gyrostemonaceae* und *Rhabdodendraceae* mit dem REM untersucht.

### Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangte Pollenmaterial von *Gisekia africana* (LOUR.) O. KUNTZE (leg. W. GIESS 13703, Beleg im Herbarium Windhoek, SWA), *Limeum argute-carinatum* WAWRA & PEYR. (leg. W. GIESS 13704, Herb. Windhoek, SWA), *Hectorella caespitosa* HOOK. f. (leg. D. G. LLOYD 1967, Lake Mike, Fiordland, New Zealand, CANU 67133), *Rhabdodendron macrophyllum* (SPR. ex BTH.) J. HUB. (leg. K. KUBITZKI 71–55, HBG, M), *Gyrostemon ramulosus* DESF. (leg. R. MACONCHIE, 1974–05–25, 6 km east of Ayers Rock, N.T., Australia), *Didymotheca tepperi* F. MUELL et WALTER (leg. R. MACONCHIE 1974–05–25, 20 km east of Ayers' Rock, N.T., Australia), *Codonocarpus cotinifolius* (leg. R. MACONCHIE, 1974–05–09, Alice Springs, N.T. Australia).

Vor der Analyse der Pollenexine im Raster-Elektronenmikroskop wurden die Pollenkörner nach der Uhrglasmethode (siehe LEUENBERGER 1976) acetolysiert und mit Gold bedampft (Sputtering-Methode: BARZ 1973). Die Aufnahmen wurden von Doz. Dr. R. SCHILL (Institut für System. Botanik, Univ. Heidelberg) mit einem Cambridge Stereoscan 600 gemacht.

### Ergebnisse

***Gisekia*, *Limeum*** (Abb. 1–3). Beide Arten enthalten mittelgroßen 3-colpaten Pollen, dessen Skulpturierung mit dem generellen Muster der Centrospermen übereinstimmt. Die Exine ist übersät mit kleinen ( $\varnothing$  ca. 0,2  $\mu\text{m}$ ) (Micro-)Spinulae, ihr Tectum unregelmäßig perforiert (Puncta 0,2  $\mu\text{m}$  bis 0,5  $\mu\text{m}$ : vgl. Abb. 1–3). Es bestehen keine Ab-

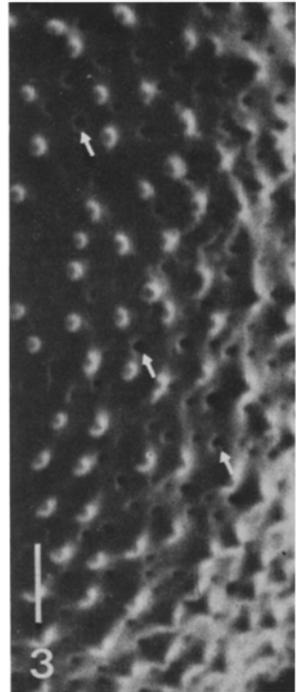
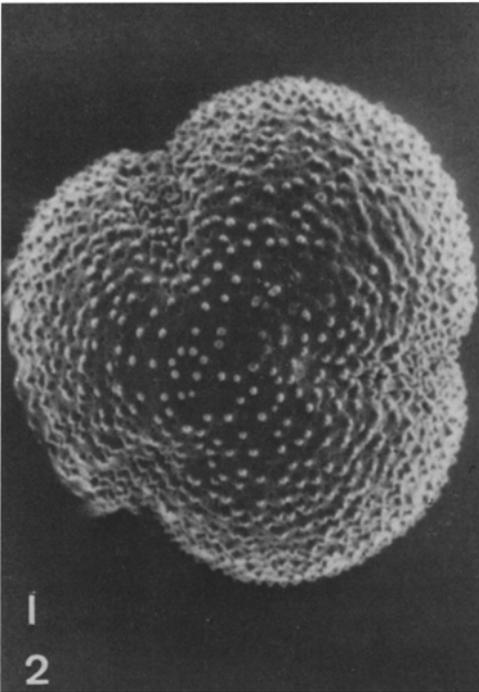
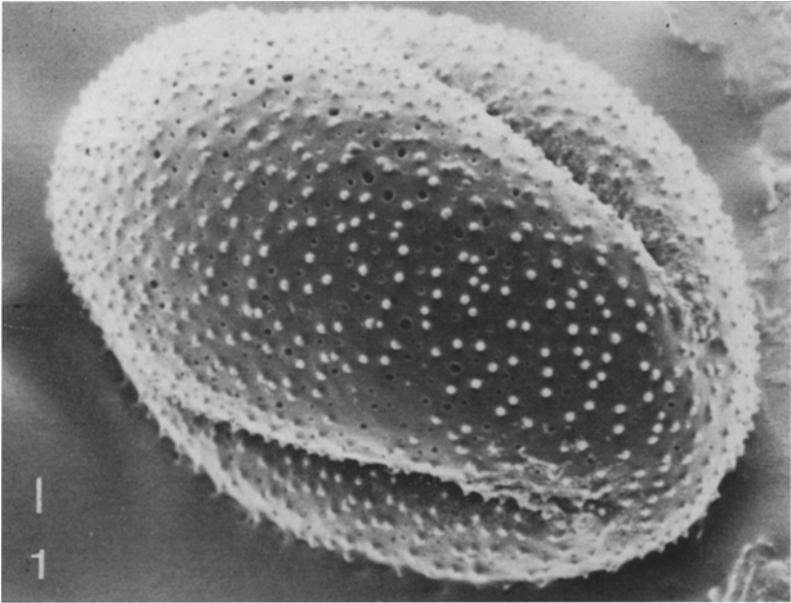


Abb. 1. *Gisekia africana*, tricolpater Pollen mit spinuloser, anulopunctater Exine;  $\times 4000$ . Abb. 2—3. *Limeum argute-carinatum*. Abb. 2. Polansicht des tricolpaten Pollens;  $\times 4000$ . Abb. 3. Exinedetail mit Spinulae und Puncta (Pfeile);  $\times 10\ 000$

weichungen zur generellen Skulpturierung der Centrospermen-Pollen, die REM-Aufnahmen dieser beiden Arten können daher als Vergleichsmuster für die anderen untersuchten Taxa dienen.

**Hectorella** (Abb. 4—6). Die 3-colpaten Pollenkörner von *Hectorella caespitosa* zeigen die Centrospermen-Merkmale besonders ausgeprägt: Spinulae und Puncta bestimmen die Exine-Oberfläche. Bei den Puncta hebt sich der von LEUENBERGER (1976) beschriebene Anulus deutlich vom Tectum ab (Abb. 5, 6: Pfeile). Puncta und Spinulae treten gelegentlich in Paaren auf (Abb. 6).

**Rhabdodendraceae** (Abb. 7—9). Unregelmäßig 3—4-colpate, 4—5-eckige Pollenkörner enthalten die zwei untersuchten Proben von *Rhabdodendron macrophyllum*; die Aperturen liegen stets in den Seiten (Abb. 7). Einzelne (selten gepaarte) Spinulae überziehen die Exineoberfläche (Abb. 9). Das Tectum ist von Puncta sehr unterschiedlicher Größe durchsetzt (Abb. 9), die sich gelegentlich zu einer mikroreticulaten Struktur verbinden (Abb. 8). Keines der Puncta ist mit einem Anulus versehen.

**Gyrostemonaceae** (Abb. 10—14). Die drei untersuchten Arten sind 3-colp(or)at (Abb. 10, 11, 13) und besitzen eine geschlossene, meist  $\pm$  rauhe Oberfläche (= scabrate Exine, die nach PRJANTO 1970 und GOLDBLATT et al. 1976 einschichtig ist): Scabrae (kleinste granuläre Partikel,  $\varnothing$  0,2  $\mu\text{m}$ ) sitzen in unterschiedlicher Dichte und Verteilung auf der Oberfläche der einzelnen Arten. Bei *Gyrostemon ramulosus* sind es einzelne Partikel, die in regelmäßigem Abstand über die Exineoberfläche verteilt sind (Abb. 10). Durch das häufige Zusammenkommen zweier (selten dreier) Scabrae wird deren Verteilung bei *Didymotheca tepperi* ungleichmäßig (Abb. 12). Auf der Exine von *Codonocarpus cotinifolius* schließlich bilden sie durch lineare Verkettung ein regelmäßiges Muster (Abb. 14). — Spinulae oder annulate Puncta sind in keiner der untersuchten Arten aufgetreten.

### Diskussion

Die monographischen REM-Untersuchungen von NOWICKE (1975) und LEUENBERGER (1976) an Centrospermen-Pollen, insbesondere deren Exine-Skulpturierung, zeigten für die überwiegende Mehrzahl der gegen 500 untersuchten Arten die Gegenwart von suprategalen Spinulae und spezifischen Puncta anulata. In den restlichen Centrospermen kommen neben einfachen Puncta, vor allem reticulate Strukturen vor. Die hier untersuchten *Gisekia* (*Gisekiaceae*, betalainhaltig) und *Limeum* (*Molluginaceae*, nicht pigmentiert) sind mit spinuloser,

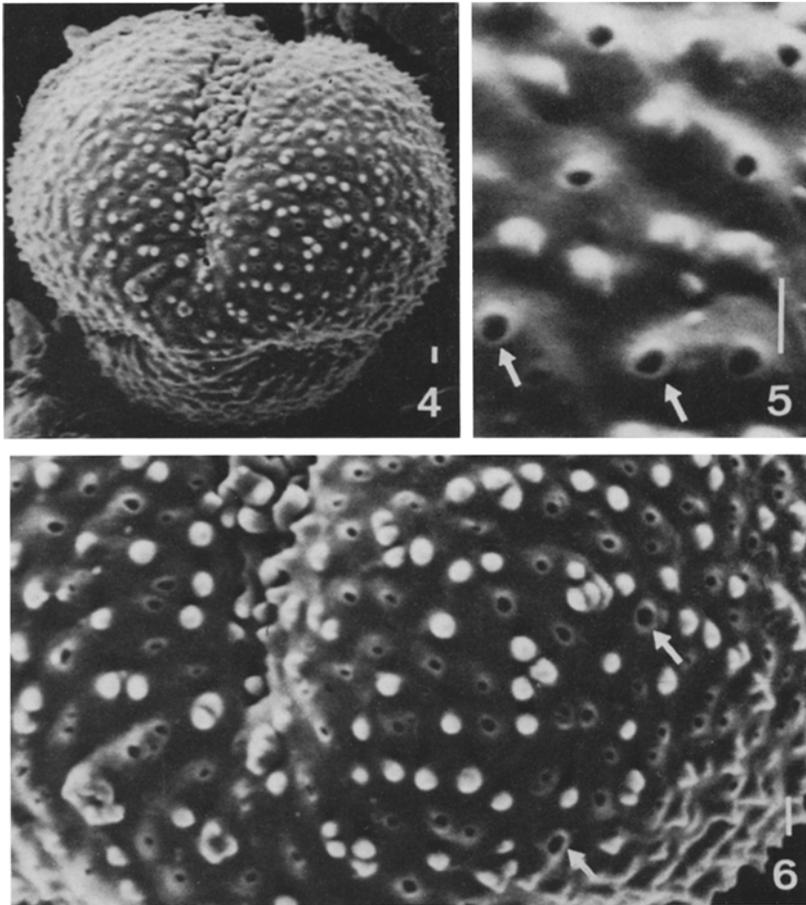


Abb. 4—6. *Hectorella caespitosa*. Polansicht (Abb. 4) und Exinedetails (Abb. 5—6) mit Spinulae und deutlichen *Puncta anulata* (Pfeile). Abb. 4  $\times 2000$ ; Abb. 5  $\times 10\,000$ ; Abb. 6  $\times 5000$

anulopunktater Exine typische Vertreter der Centrospermen. Auch die Gattung *Hectorella* (neuseeländischer Endemit, *Hectorellaceae*) gehört nach seiner Exineskulptur ohne Zweifel in diese Ordnung.

Nach diesen Kriterien nicht einfügen lassen sich *Rhabdodendron* und die *Gyrostemonaceae*. *Rhabdodendron* zeigt zwar wie viele andere nicht zu den Centrospermen gehörende Arten auch Spinulae, läßt aber die anulopunktate Exine vermissen. Bereits ERDTMAN (1952) betonte, daß es keine palynologischen Daten gibt, die ihre Einordnung in die *Phytolaccaceae* unterstützen. Auch der Feinbau der Siebelement-Plasti-

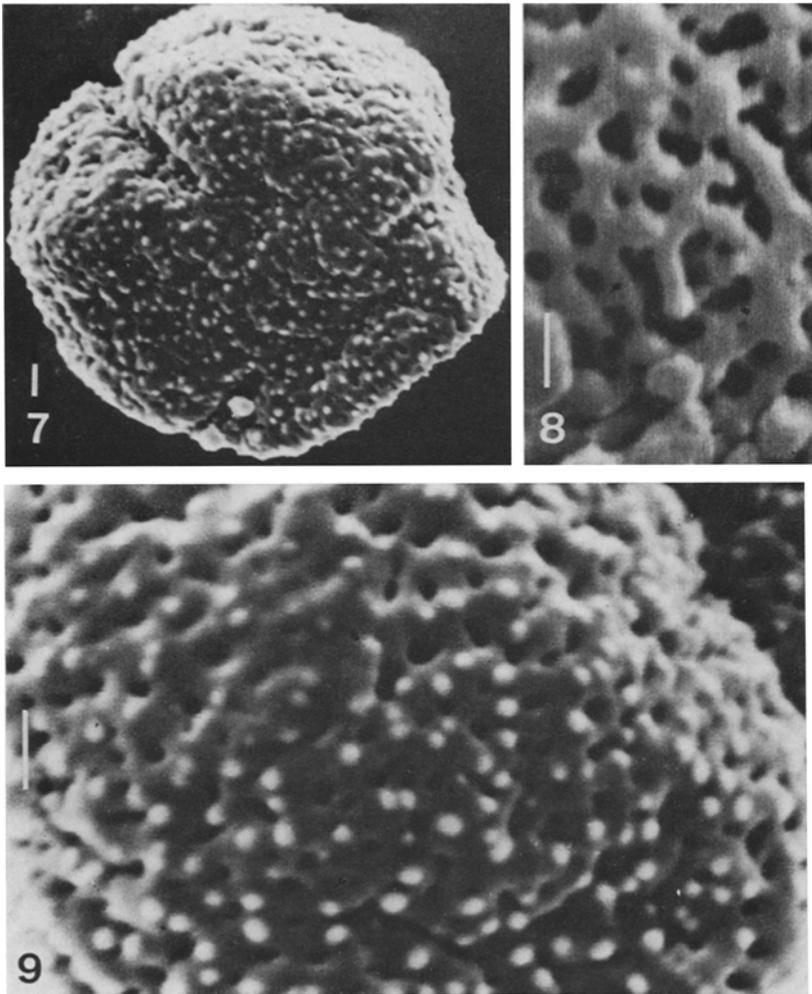


Abb. 7—9. *Rhabdodendron macrophyllum*. Abb. 7. Polansicht;  $\times 4\ 000$ .  
 Abb. 8. Exinedetail mit mikroretikulater Struktur;  $\times 10\ 000$ . Abb. 9.  
 Punktate Exine mit Spinulae;  $\times 10\ 000$

den von *Rhabdodendron* (BEHNKE 1976b) sowie neuere Daten zur Anatomie, Morphologie und Karyologie dieser Gattung (PUFF & WEBER 1976) verneinen deutlich die u. a. von PRANCE (1968) vorgeschlagene Verwandtschaft mit den Centrospermen; ein Belassen bei den *Rutaceae* wird dagegen durch verschiedene Merkmale begünstigt.

Die einschichtige, columellafreie Exine der *Gyrostemonaceae* (PRIJANTO 1970, GOLDBLATT et al. 1976) findet gleichfalls keine Entspre-

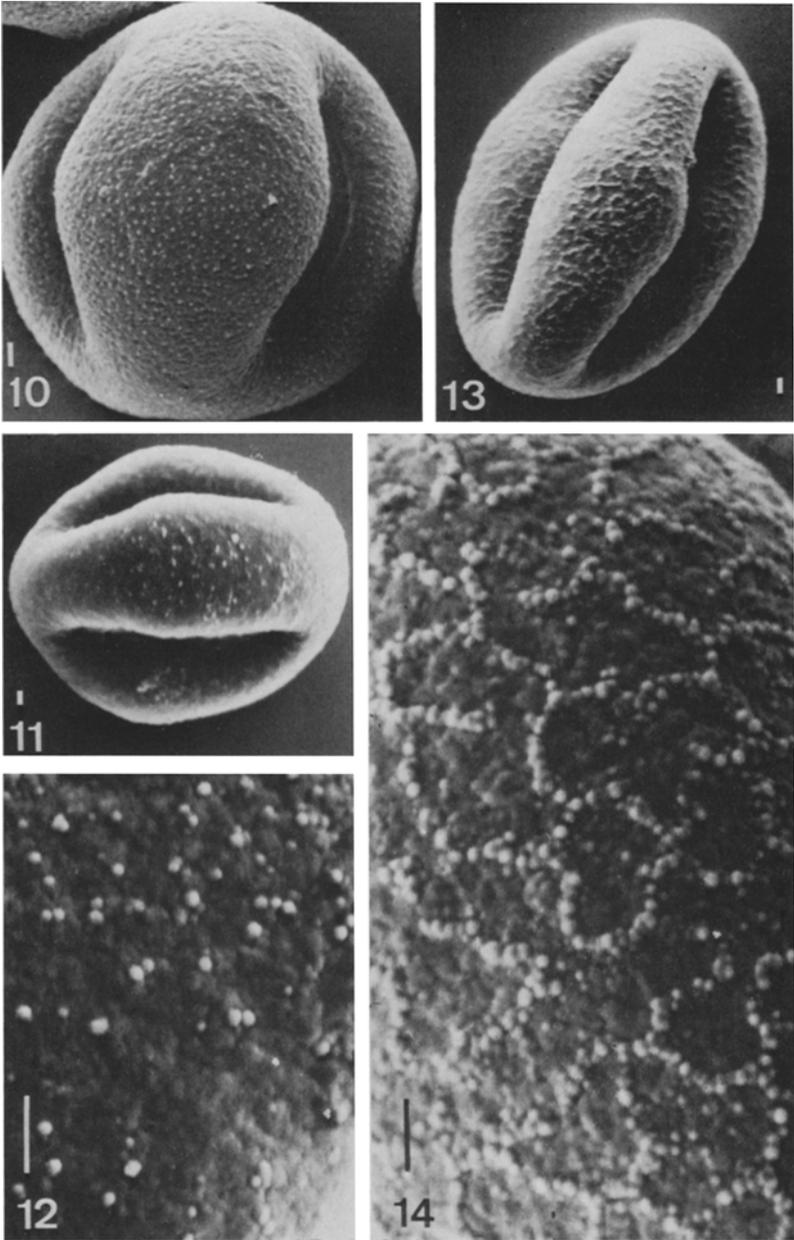


Abb. 10—14. Pollenexine von *Gyrostemonaceae*. Abb. 10. *Gyrostemon ramulosus*, Exine mit gleichmäßig verteilten Scabrae;  $\times 2\ 000$ . Abb. 11 bis 12. *Didymotheca tepperi*, Scabrae auf glatter Exine in unregelmäßiger Verteilung, z. T. gepaart. Abb. 11  $\times 2\ 500$ . Abb. 12  $\times 10\ 000$ . Abb. 13—14. *Codonocarpus cotonifolius*, linear verkettete Scabrae bilden ein ausgeprägtes Muster auf der Exineoberfläche. Abb. 13  $\times 2\ 000$ . Abb. 14  $\times 10\ 000$

chung unter den Centrospermen. ERDTMAN (1952) spricht sogar von der Einmaligkeit dieser Struktur; für die in letzter Zeit häufig diskutierten Beziehungen zu den *Capparales* (DAHLGREN 1975, GOLDBLATT et al. 1976, BEHNKE 1977) gibt es durch palynologische Daten keine Unterstützung. Die von NOWICKE (1975), GOLDBLATT et al. (1976) und hier gezeigten Beispiele belegen, daß die Exine-Struktur aller sechs untersuchten Arten einheitlich ist, in der Anordnung der Scabrae jedoch Gattungsunterschiede bestehen: *Didymotheca* zeigt für die untersuchten Arten (*D. tepperi*: Abb. 11, 12; *D. pleiococca*: NOWICKE 1975, Abb. 69) die geringste Dichte der Scabrae, mit einer Tendenz zur Paarung; *Gyrostemon* (*G. ramulosus*: Abb. 10, *G. australasicus*: NOWICKE 1975, Abb. 67) ist mit einer größeren Anzahl regelmäßig verteilter Scabrae besetzt; *Codonocarpus* (*C. cotonifolius*: Abb. 13, 14 und GOLDBLATT et al. 1976: Abb. 1 A, B) enthält ein ausgeprägtes Muster linear verketteter Scabrae; *Tersonia* (*T. brevipes*: NOWICKE 1975, Abb. 68) zeigt dicht angeordnete Scabrae auf leicht warzigem Untergrund.

Insgesamt unterstützen die hier vorgelegten Daten zur Exine-Skulpturierung ausgewählter Taxa die strenge Begrenzung der Centrospermen auf eine begrenzte Zahl blüten- und mikromorphologisch, karyologisch und phytochemisch gut charakterisierter Familien (vgl. MABRY & BEHNKE 1976).

### Zusammenfassung

Die Pollen-Exine von *Gisekia africana* (*Gisekiaceae*), *Limeum argutecarinatum* (*Molluginaceae*) und *Hectorella caespitosa* (*Hectorellaceae*) zeigt im REM eine spinulose, anulopunktate Skulptur und festigt damit die Einordnung der drei Taxa in die Centrospermen. Die gleichfalls häufig mit den Centrospermen liierten *Rhabdodendraceae* und *Gyrostemonaceae* zeigen keine Übereinstimmung in der Exine-Skulptur. Während *Rhabdodendron* mit spinuloser, mikroreticulater Exine bei den Rutaceen verbleiben kann, stehen die *Gyrostemonaceae* mit einschichtiger Exine (ohne Spinulae und ohne Perforationen) isoliert da: es bietet sich weder ein Anschluß an die Centrospermen noch an die *Capparales* an. Die Gattungen der *Gyrostemonaceae* lassen sich durch die unterschiedliche Anordnung von kleinen Granula (Scabrae) auf der Exine voneinander unterscheiden.

Die Aufnahmen am Rasterelektronenmikroskop machte Doz. Dr. R. SCHILL (Heidelberg). Pollenmaterial erhielt ich von W. GIESS (S. W. A. Herbarium, Windhoek), Prof. Dr. K. KUBITZKI (Hamburg), R. MACONOCHE (Alice Springs, N.T., Australia), Prof. Dr. W. R. PHILLIPSON (Christchurch, New Zealand). Mein Dank gilt allen für ihre freundliche Hilfe.

Die Untersuchungen wurden ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

## Literaturverzeichnis

- BARZ, G., 1973: Zur Kontrastierung mikroskopischer Objekte in einer Gasionenkammer. Praktische Metallographie **10**, 311—323.
- BEHNKE, H.-D., 1976a: A tabulated survey of some characters of systematic importance in centrospermous families. Plant Syst. Evol. **126**, 95—98.
- 1976b: Sieve-element plastids of *Fouquieria*, *Frankenia* (*Tamaricales*) and *Rhabdodendron* (*Rutaceae*), taxa sometimes allied with *Centrospermae* (*Caryophyllales*). Taxon **25**, 265—268.
- 1977: Phloem ultrastructure and the systematic position of *Gyrostemonaceae*. Bot. Notiser **130**, 255—260.
- DAHLGREN, R., 1975: A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. Bot. Notiser **128**, 119—147.
- ECKARDT, T., 1976: Classical morphological features of centrospermous families. Plant Syst. Evol. **126**, 5—25.
- ERDTMAN, G., 1952: Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almqvist & Wiksell.
- GOLDBLATT, P., NOWICKE, J. W., MABRY, T. J., and BEHNKE, H.-D., 1976: *Gyrostemonaceae*: status and affinity. Bot. Notiser **129**, 201—206.
- LEUENBERGER, B. E., 1976: Die Pollenmorphologie der *Cactaceae* und ihre Bedeutung für die Systematik. Diss. Botanicae **31**, 321 S. Vaduz: J. Cramer.
- MABRY, T. J., and BEHNKE, H.-D., (Eds.), 1976: Evolution of Centrospermous Families. Plant Syst. Evol. **126**, 3—106.
- NOWICKE, J. W., 1975: Pollen morphology in the order *Centrospermae*. Grana **15**, 51—77.
- PRANCE, G. T., 1968: The systematic position of *Rhabdodendron* GILG & PILG. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. **38**, 127—146.
- PRIJANTO, B., 1970: *Gyrostemonaceae*. In ERDTMAN, G. (Ed.): World Pollen Flora 2. Copenhagen: Munksgard.
- PUFF, CH., and WEBER, A., 1976: Contributions to the morphology, anatomy, and karyology of *Rhabdodendron*, and a reconsideration of the systematic affinities of *Rhabdodendronaceae*. Plant Syst. Evol. **125**, 195—222.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. H.-DIETMAR BEHNKE, Lehrstuhl für Zellenlehre der Universität Heidelberg, Im Neuenheimer Feld 230, D-6900 Heidelberg, Bundesrepublik Deutschland.