

Generationswechsel

Gymnospermen mit Pollenschlauchbefruchtung

Außer den Cycadeen und *Ginkgo* haben alle heutigen Gymnospermen (Nacktsamer) eine Pollenschlauchbefruchtung, wie diese auch bei den Angiospermen (Bedecktsamern) ausgebildet ist. Dieser Befruchtungsmodus wird nachfolgend am Beispiel der Koniferen eingehender betrachtet.

1 Verteilung der Geschlechter

Wie bei den Cycadeen und *Ginkgo* sind auch die reproduktiven Strukturen der pollenschlauchbefruchteten Gymnospermen stets eingeschlechtlich ausgebildet. Bei den Koniferen sind diese in charakteristischen Zapfen angeordnet. Die weiblichen, die Samenanlagen produzierenden, werden als **Samenzapfen**, die männlichen, die Pollen produzierenden, als **Pollenzapfen** bezeichnet. Einige der modernen Gymnospermen sind **diözisch** (zweihäusig), andere **monözisch** (einhäusig). Bei den diözischen Arten gibt es entweder (funktionell) rein weibliche oder (funktionell) rein männliche Individuen. Bei den monözischen Arten werden Zapfen beider Geschlechter auf einem Individuum ausgebildet.

2 Die männlichen reproduktiven Strukturen

Beim Großteil der Koniferen sind die Pollenzapfen unverzweigte Strukturen, die sich aus zahlreichen, schraubig stehenden **Mikrosporangiphoren** (Pollensackträger) aufbauen. In der Literatur findet man hierfür häufig auch die Begriffe Staubblatt, Pollenblatt oder Mikrosporophyll. Da jedoch die tatsächliche Identität dieser Struktur noch nicht abschließend geklärt ist, sollte besser der neutrale Begriff Mikrosporangiphor verwendet werden. Innerhalb der Koniferen gibt es 2 Mikrosporangiphor-Formen. Das **hyposporangiate Mikrosporangiphor** besteht aus einem zentralen Stielchen, das auf der Unterseite die **Mikrosporangien** (Pollensäcke) ausbildet, auf der Oberseite einen terminalen, blattartigen Auswuchs (**Scutellum**).

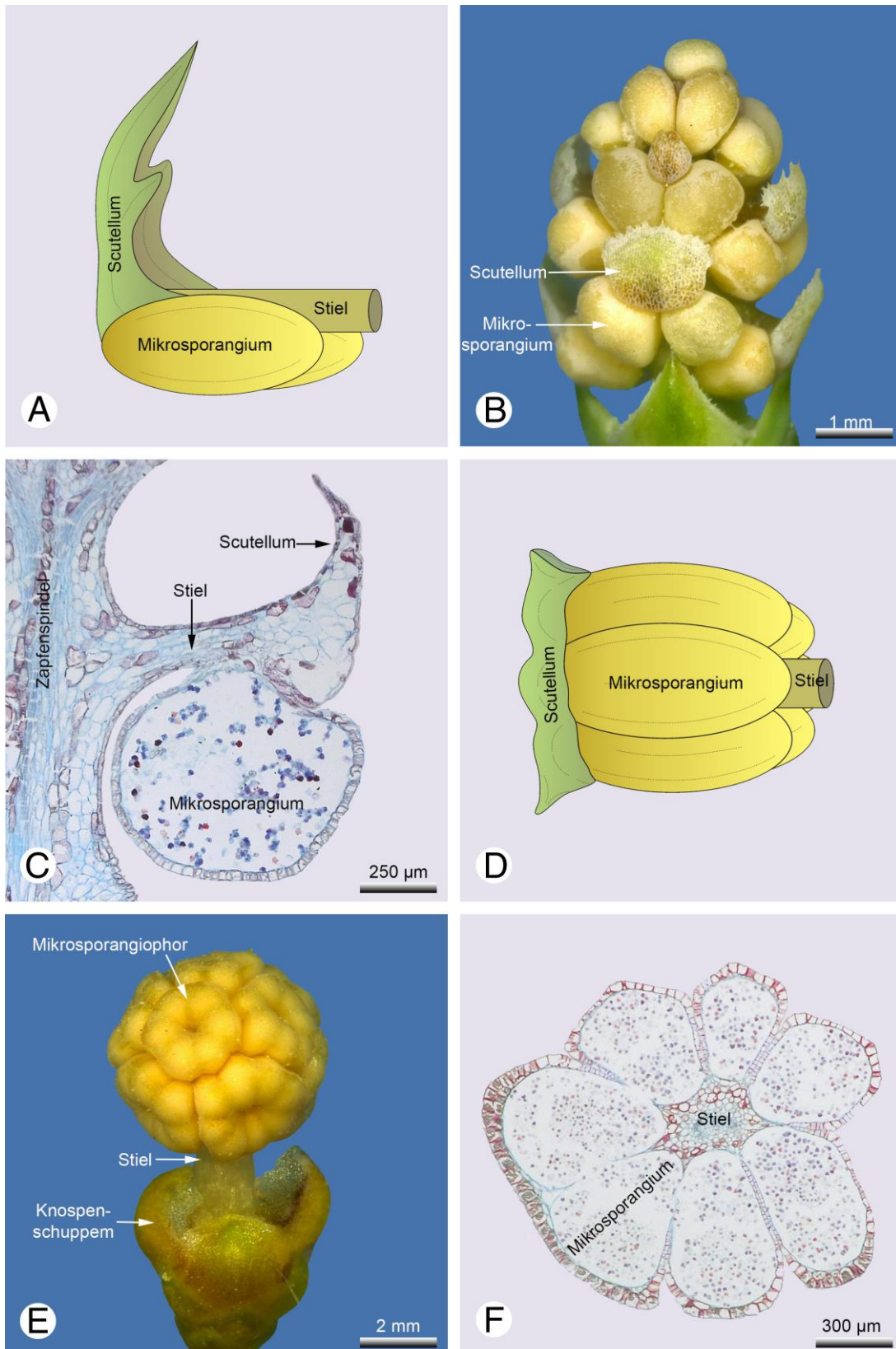


Fig. 1: Die männlichen reproduktiven Strukturen der Koniferen; die pollenproduzierenden Mikrosporangien (Pollensäcke) werden an Mikrosporangienporen ausgebildet; diese stehen wiederum in kompakten Zapfen (Pollenzapfen); es gibt 2 unterschiedliche Mikrosporangiphor-Formen: hyposporangiat (A-C) und perisporangiat (D-F); **A:** Schemazeichnung eines hyposporangiaten Mikrosporangiphors; Mikrosporangien sind ausschließlich auf der Unterseite des Stielchens ausgebildet; **B & C:** *Cupressus vietnamensis* (Vietnamesische Gold-Zypresse); **B:** Reifer Pollenzapfen; ausschließlich mit hyposporangiaten Mikrosporangiphoren; **C:** Längsschnitt durch ein hyposporangiaten Mikrosporangiphor; das terminale blattartige Schildchen (Scutellum) und die Mikrosporangien sind nicht miteinander verwachsen; **D:** Schemazeichnung eines perisporangiaten Mikrosporangiphors; Mikrosporangien ringsum das zentrale Stielchen; das Scutellum ist schildblattartig; **E & F:** *Taxus baccata* (Europäische Eibe); **E:** Pollenzapfen; nur perisporangiate Mikrosporangiphore treten auf; **F:** Querschnitt durch ein perisporangiaten Mikrosporangiphor.

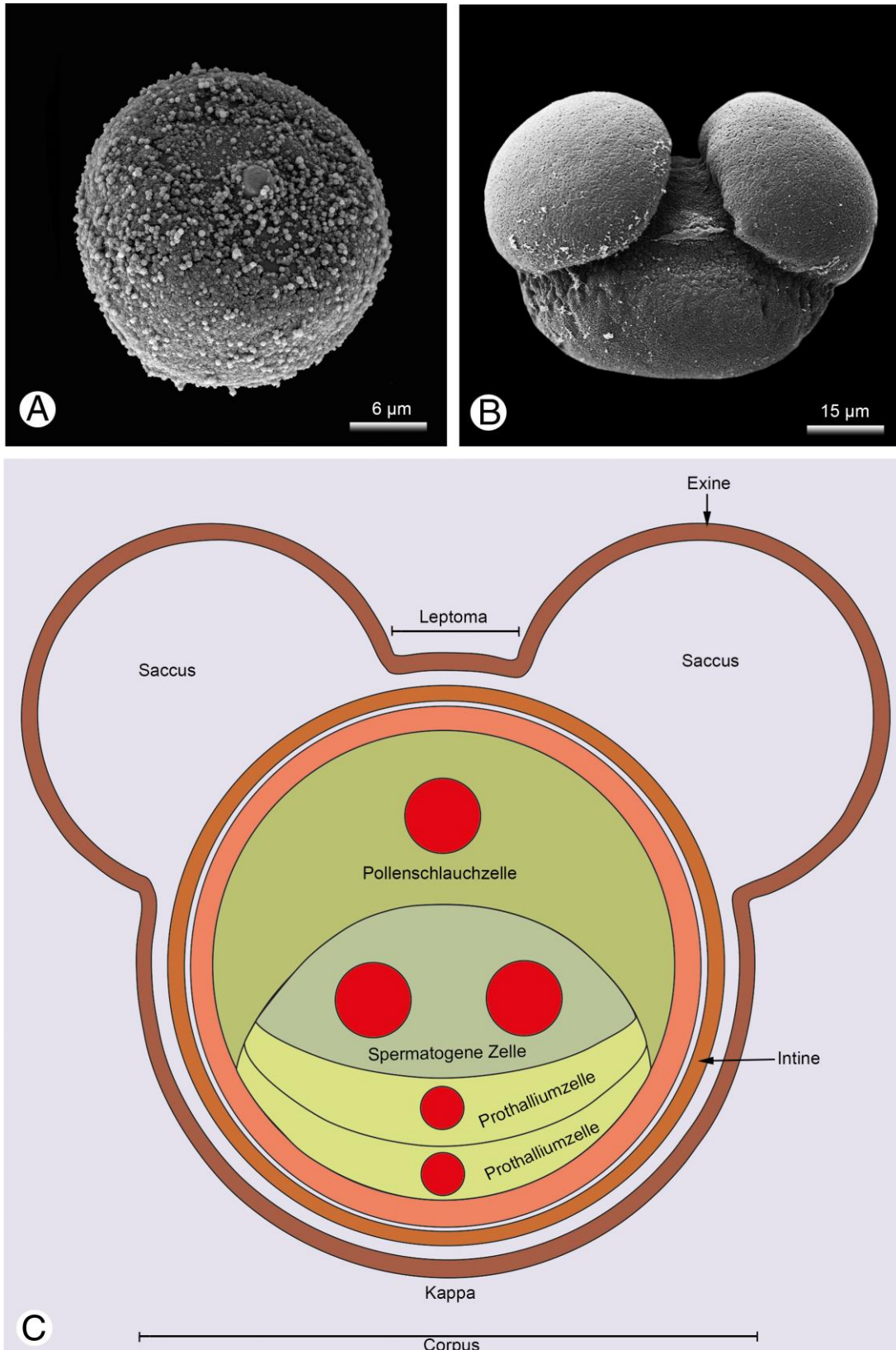


Fig. 2: Pollenkornstruktur; innerhalb der Koniferen gibt es zwei Formen von Pollenkörnern: ungeflügelte (A) und geflügelte (B & C); geflügelte Pollenkörner sind dabei lediglich in Pinaceae (Kieferngewächse) und Podocarpaceae (Steineibengewächse) zu finden; **A:** *Cunninghamhamia lanceolata* (Spießtanne); ungeflügeltes Pollenkorn; **B:** *Abies pinsapo* (Spanische Tanne); geflügeltes Pollenkorn mit 2 Luftsäcken; **C:** Längsschnitt durch ein geflügeltes Pollenkorn; die zwei Prothalliumzellen sind gewöhnlich bereits degeneriert bevor das Pollenkorn aus dem Mikrosporangium freigesetzt wird.

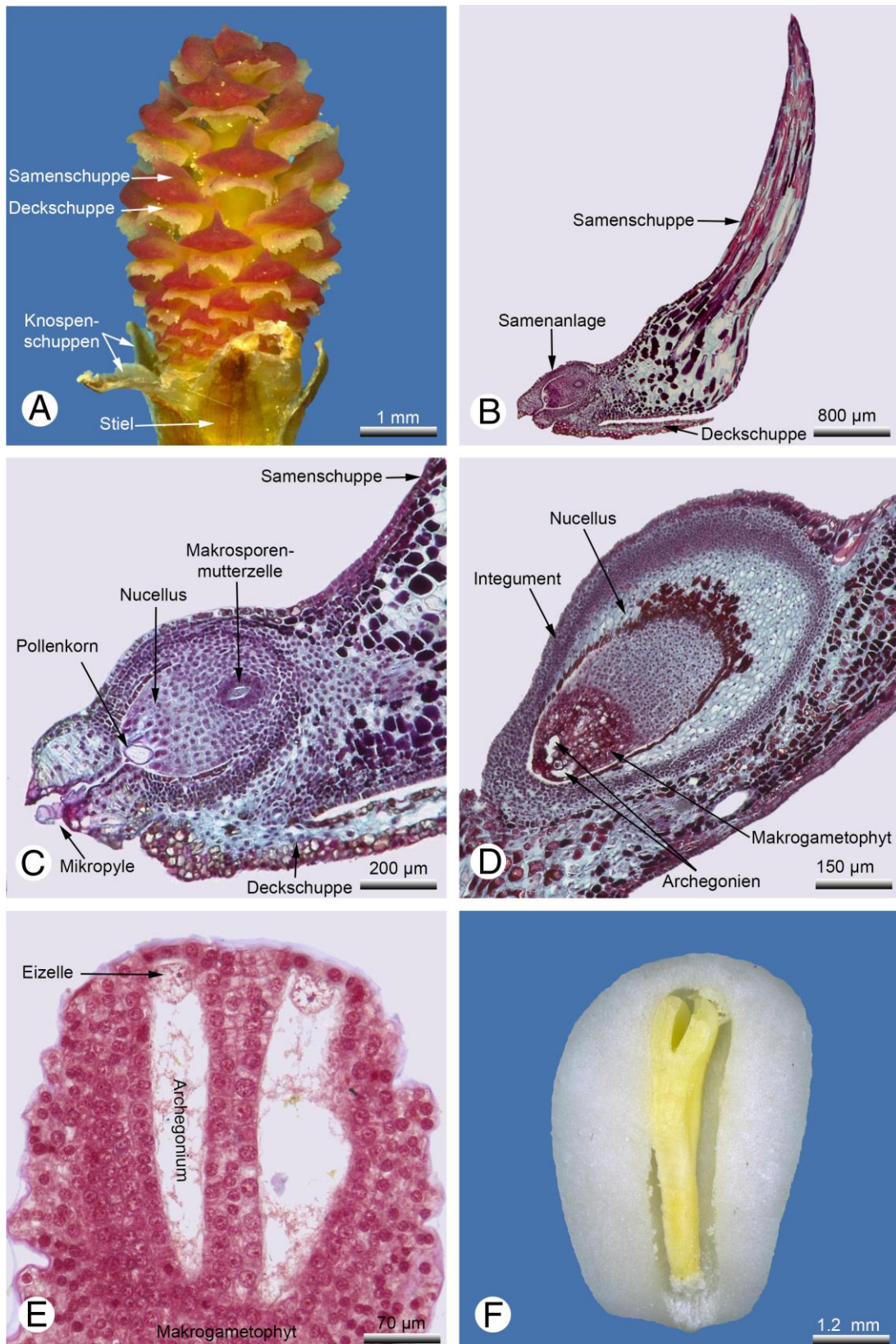


Fig. 3: Die weiblichen reproduktiven Strukturen der Koniferen am Beispiel von *Pinus sylvestris* (Wald-Kiefer); die reproduktiven Strukturen werden in kompakten Zapfen ausgebildet (Samenzapfen); der Großteil der Koniferen ist durch die Ausbildung des Deck-/Samenschuppen-Komplexes gekennzeichnet; die Deckschuppe repräsentiert ein Tragblatt, in dessen Achsel ein fertiler Seitenspross (Samenschuppe) steht; daher ist der Samenzapfen, der aus meist zahlreichen solcher Deck-/Samenschuppen-Komplexen besteht, eine verzweigte Struktur und entspricht einem Blütenstand; **A:** Samenzapfen zum Zeitpunkt der Bestäubung; beide Schuppentypen sichtbar; **B:** Längsschnitt durch einen Deck-/Samenschuppen-Komplex; **C:** Samenanlage zur Bestäubung mit eingefangenen Pollenkorn; im Inneren des Nucellus beginnt die Ausbildung des Makroprothalliums aus der Makrosporenmutterzelle; **D:** Späteres Entwicklungsstadium mit Archegonien, die zur Mikropyle hin orientiert sind; **E:** Detail der Archegonien vor der Befruchtung; je Archegonium eine große Eizelle; **F:** Junger Embryo, eingebettet in ein gut ausgebildetes, haploides Nährgewebe (Endosperm), das vom Makrogametophyten gebildet wird.

Das **perisporangiate Mikrosporangiophor** besteht aus einem zentralen Stielchen und Mikrosporangien, die ringsum dieses angeordnet sind. Das Scutellum ist hier schildartig gestaltet.

Da innerhalb der Pollenzapfen keine Tragblätter ausgebildet werden, entsprechen diese der Definition einer unverzweigten Blüte. Nur innerhalb der Eiben- (Taxaceae), Steineiben- (Podocarpaceae) und Schirmtannengewächse (Sciadopityaceae) und sehr selten auch innerhalb der Zypressengewächsen (Cupressaceae: *Juniperus*, Wacholder) kommen abweichend zum Rest der Koniferen auch verzweigte Pollenzapfen vor. Bei diesen werden an der Hauptachse des Zapfens in der Achsel von Tragblättern seitliche Zapfen (Teilblütenstände) ausgebildet.

3 Die weiblichen reproduktiven Strukturen

Die weiblichen Samenzapfen sind deutlich komplexer aufgebaut als die männlichen. Sie stellen stark verzweigte Systeme dar und entsprechen daher keiner Blüte, sondern einem Blütenstand. Sie bauen sich aus zwei unterschiedlichen Typen von Zapfenschuppen auf. Dies ist zum einen die **Deckschuppe**, die sich von einem Tragblatt herleitet und zum anderen die **Samenschuppe**, die nach den Regeln der Blattstellung Sprosscharakter aufweist. Sie ist als Flachspross (**Kladodium**) zu betrachten. Bei einigen, nur fossil bekannten Gymnospermen wie *Lebachia* (den Voltziales) wurden Kurztriebe ausgebildet, die jeweils mehrere gestielte Samenanlagen trugen. Die Kurztriebe standen in der Achsel von Tragblättern. Die Kurztriebachsen wurden im Laufe der Evolution fortlaufend zu den heute vorhandenen Samenschuppen reduziert und kondensiert. Nur bei den Kiefern- (Pinaceae) und Schirmtannengewächsen (Sciadopityaceae) sind beide Schuppentypen noch deutlich als 2 separate Strukturen erkennbar. Bei den übrigen Koniferen hat der Deck-/Samenschuppen-Komplex starke Modifikationen erfahren, bei den Eibengewächsen (Taxaceae) fehlt er gänzlich.

Die Anzahl an Samenanlagen, die je Deck-/Samenschuppen-Komplex ausgebildet wird, variiert zwischen den einzelnen Koniferengruppen stark. In den Kieferngewächsen (Pinaceae) sind es immer zwei Samenanlagen, in den Araukariengewächsen (Araucariaceae) nur eine. In den Zypressengewächsen (Cupressaceae) können hingegen artspezifisch 20 oder mehr Samenanlagen je Zapfenschuppen-Komplex hervorgebracht werden, die dann sogar mehrreihig angeordnet sind.

4 Die Bestäubung

Alle Koniferen sind **windbestäubt**. Zum Zeitpunkt der Pollenausbreitung sind die Pollenkörner vierzellig, wobei die beiden **Prothalliumzellen** bereits degeneriert sind, sodass daher lediglich zwei intakte kernhaltige Zellen vorhanden sind. Beim Großteil der Koniferen werden die Pollenkörner mittels eines Bestäubungstropfens eingefangen. Dies ist ein zuckerhaltiger Flüssigkeitstropfen, der vom Nucellus (Makrosporangium) gebildet und im Bereich der Mikropyle dem Luftstrom frei exponiert wird.

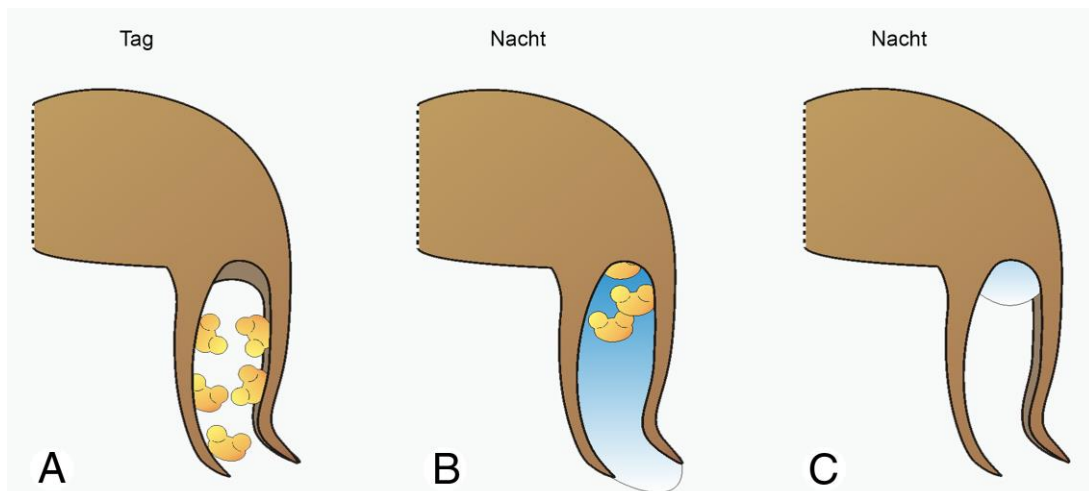


Abb. 4: Das Bojenmodell von *Pinus* (Kiefer) **A:** Tagphase; durch den Wind in den Zapfen transportierte Pollenkörner bleiben an den klebrigen Mikropylenärmchen hängen; **B & C:** Nachtphase; **B:** Bestäubungstropfen fließt in den Bereich der Mikropyle; Pollenkörner driften aufgrund der Luftsäcke (wie Bojen) ins Innere der Samenanlagen; **C:** Rückzug des Bestäubungstropfens.

Bei zahlreichen Kieferngewächsen (Pinaceae), wie der Kiefer (*Pinus*), bleiben die Pollenkörner durch die im geöffneten Zapfen vorhandene Luftströmung an den klebrigen Ärmchen der Mikropyle im Zapfeninneren haften. In der Nacht wird der **Bestäubungstropfen** hervorgebracht und löst die Pollenkörner von den klebrigen Wänden der Mikropylenärmchen. Da die Pollen zahlreicher Pinaceae **zwei Luftsäcke** aufweisen, driften sie im Bestäubungstropfen nach oben und gelangen so in das Innere der Samenanlage zum **Nucellus (Makrosporangium)**. Dieser Effekt wird als **“Bojenmodell“** bezeichnet. Aufgrund starker Wachsbereifung der Zapfenschuppen sind diese unbenetzbar, sodass der Bestäubungstropfen nicht zerfließt, wenn er diese berührt. Einige Koniferen bilden keine auffälligen Bestäubungstropfen mehr. So wird z. B. bei Lärchen (*Larix*) der Pollen von einem rezeptiven, papillösen, narbenähnlichen Gewebe, welches vom Integument im Bereich der Mikropyle gebildet wird, aufgefangen.

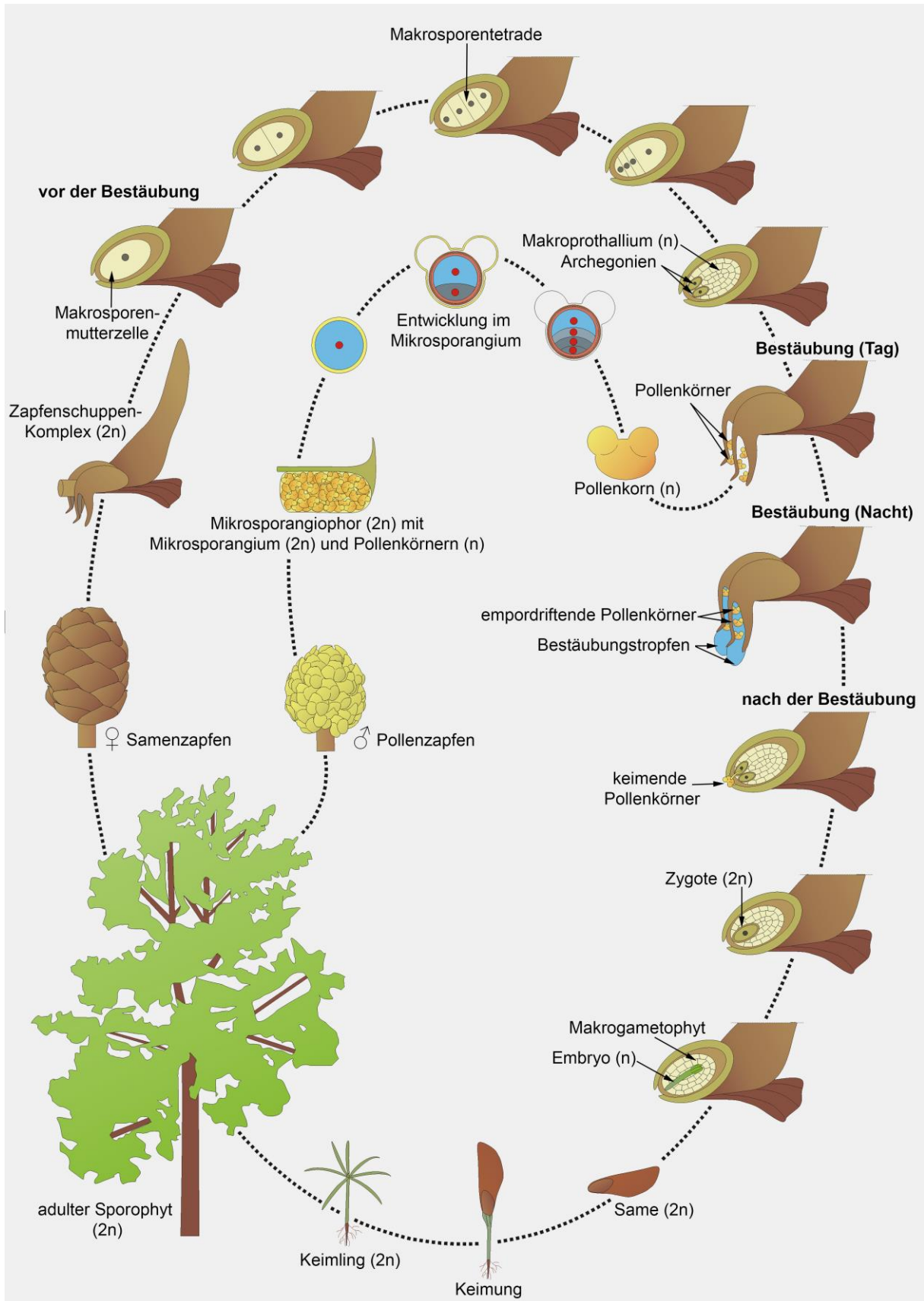


Abb. 5: Übersicht über den Generationswechsel eines Nacktsamers mit Pollenschlauchbefruchtung am Beispiel von *Pinus sylvestris* (Wald-Kiefer).

Ausnahmsweise wird sogar die Deckschuppe zum rezeptiven pollenfangenden Gewebe, wie dies bei den Araukarien (Araucariaceae) der Fall ist. Dieses Gewebe funktioniert analog zu dem der Blütenpflanzen, ist aber nicht (!) homolog zur Narbe der Blütenpflanzen.

5 Die Befruchtung

Im Unterschied zu den Cycadeen und *Ginkgo* erfolgt die Befruchtung bei allen übrigen Gymnospermen/Koniferen nicht mehr durch Spermatozoiden, sondern durch einen Pollenschlauch. Zudem stellt der **Pollenschlauch** keine haustoriale Struktur mehr dar, die sich im Gewebe des Makrosporangiums verankert. Vielmehr wächst er durch das Makrosporangium hindurch direkt auf mehrere befruchtungsfähige **Archegonien**. Erst wenn der Pollenschlauch dort angekommen ist, öffnet er sich und entlässt die **Gameten** (Keimzellen). Somit werden hier erstmals die männlichen Gameten am unmittelbaren Zielort entlassen. Dieser Befruchtungstyp wird als **Pollenschlauchbefruchtung** bezeichnet. Er macht bewegliche Spermatozoiden überflüssig. Auch eine Bestäubungs- bzw. Befruchtungskammer, wie sie bei den Cycadeen auftritt, wird dadurch unnötig. Zudem degeneriert die zweite spermatogene Zelle des Pollenschlauchs, da der Pollenschlauch unmittelbar auf die Eizelle zuwächst und diese nur von einer spermatogenen Zelle befruchtet werden kann. Folglich können andere Eizellen eines Archegoniums nur durch die spermatogenen Zellen anderer Pollenschläuche befruchtet werden.

6 Weiterführende Literatur

DÖRKEN V.M., EDWARDS D., LADD P.G. & PARSONS R.F. (2021). The four dimensions of terrestrial plants: reproduction, structure, evolution and ecology – Verlag Kessel, Remagen-Oberwinter.

DÖRKEN V.M. (2020). Cones of Conifers. – Kessel, Remagen-Oberwinter.

GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996). Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3rd ed. – Freeman and Company, New York.

HESS D. (2004). Allgemeine Botanik. – Ulmer, Stuttgart.

HESS D. (2019). Die Blüte – eine Einführung in Struktur und Funktion, Ökologie und Evolution der Blüten. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.

- KADEREIT J.W, KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021):** Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl. – Springer, Berlin.
- KRAMER K.U & GREEN P.S. (2010).** Pteridophytes and Gymnosperms. In: KUBITZKI K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. – Springer, Berlin, Heidelberg.
- MUNDRY I. (2000).** Morphologische und morphogenetische Untersuchungen zur Evolution der Gymnospermen. – Biblioth. Bot. **152**: 1-90.
- POWELL G.R. (2009).** Lives of conifers. A comparative account of the coniferous trees. – Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- STÜTZEL T. & RÖWEKAMP I. (1997).** Bestäubungsbiologie bei Nacktsamern. – Palmengarten **61**(2): 100-110.
- TAYLOR T.N., TAYLOR E.L. & KRINGS M. (2009).** Paleobotany, the biology and evolution of fossil plants. 2nd ed. – Academic Press, Burlington, London, San Diego, New York.
- WILLIAMS C.G. (2009).** Conifer reproductive biology. – Springer, Dordrecht, Heidelberg, London, New York.
- WILSON N.S. (1983).** Palaeobotany and the evolution of plants. – Cambridge University Press, Cambridge.