

Der Fruchtzapfen des Nadelbaumes

Jan Albert Rispens

Zusammenfassung

Nadelbäume blühen und fruchten in Form von Zapfen. Der Blütenzapfen stellt nicht eine Einzelblüte, sondern einen Blütenstand dar, der nach dem Verblühen als Pollenblütenzapfen vertrocknet und abfällt oder sich als Fruchtblütenzapfen zum Fruchtzapfen weiterentwickelt. Die für Nadelbäume charakteristische Dominanz des Zentralstammes ist auch für das Gepräge des Fruchtzapfens bestimmend; dieser wächst selbst wie ein Bäumchen und ist starken Verholzungsvorgängen ausgesetzt. Nadelbäume werden nur deshalb zu den «Blütenpflanzen» gerechnet, weil ihre Blüten wie diese Pollenstaub und Fruchtanlagen hervorbringen. Eine Blütenhülle ist aber sogar ansatzweise nicht vorhanden und die Samen liegen frei auf Fruchtschuppen platziert. Sie sind nicht von einem Fruchtblatt eingehüllt. Die Frage liegt auf der Hand, ob nicht diese – ausschließlich Bäume hervorbringende – Pflanzengruppe ganz anders verstanden werden muss und kann. Ausführlich präsentiertes Zapfenmaterial von *Stenzel (1876)*, das weitgehend in Vergessenheit geraten ist, wird helfen können, diesbezüglich eine neue Blickrichtung einzuschlagen.

Summary

Conifers get their name from their characteristic cone-shaped flowers and fruit. A flower cone is not a single flower but an inflorescence. When flowering is over, if it is a pollen-bearing cone it dries up and falls off, or, if ovule-bearing, it develops further into a seed cone. The characteristic dominance of the trunk in the overall shape of the conifer tree is also reflected in the shape of the seed cones; these not only develop like little trees but also are strongly subject to lignification processes. Conifers are only classified as 'flowering plants' because, like flowering plants, their flowers produce pollen and fruit. Yet they possess not even the rudiments of a perianth and the seeds lie exposed on the fruit scales, i.e. are not surrounded by a carpel. The question arises as to whether this plant group, one that produces only trees, should be recognised as a completely separate group. Cone samples presented in detail by *Stenzel (1876)*, who has largely been forgotten, can help to develop a new approach to this question.

Bekanntlich blühen und fruchten unsere Nadelbäume in Form von «Zapfen». Stellt der Blütenzapfen eine Einzelblüte dar oder ist er ein Blütenstand, der als einheitliches Blütenorgan (*Pseudanthium*) erscheint? Die Antwort ist wohl zugunsten der letzteren Möglichkeit ausgefallen (*Strasburger 1991*), obwohl über die Details immer noch keine Einigkeit herrscht. Dieser Artikel möchte

erneut auf einen in Vergessenheit geratenen Aufsatz von Karl Gustav Stenzel aus dem Jahre 1876 aufmerksam machen, worin der Autor eine Reihe Miss- («Mittel»)bildungen an durchwachsenen Blüten- und Fruchtzapfen der Fichte darstellt und deutet, die tiefe Einsichten in die innere Beschaffenheit dieser Organe ermöglichen und zu weit reichenden Konsequenzen für den systematischen Rang der Gymnospermen im Pflanzenreich führen. Eine repräsentative Auswahl aus Stenzels umfangreichem Material soll hier vorgestellt werden.

Blüten- und Fruchtzapfen von Koniferen

In ihrem Blühverhalten (weniger in ihrem Fruchtverhalten) sind Koniferen dem Jahreslauf weitgehend eingegliedert. Der Urveltmammutbaum (*Metasequoia*) blüht bei uns schon Anfang März, unsere einheimischen Nadelbäume in der ersten Maihälfte. Wie bei den meisten Laubbäumen ist dieses Blühen ein recht unauffälliges Geschehen, außer dass manchmal große Mengen von Pollenstaub gebildet werden, die sich in Wolken von den Bäumen lösen und unsere «zivilisierte» Welt mit einer dünnen gelben Staubschicht bedecken.

Nadelbäume bilden ausnahmslos zwei verschiedene Arten Blütenzapfen: Staub- oder Pollenblütenzapfen, welche die Staubblätter tragen und nach der Blüte als Ganzes vertrocknen und abfallen, sowie Fruchtblütenzapfen, die sich nach Bestäubung und Befruchtung zu Fruchtzapfen weiterentwickeln. Sind Staubzapfen zur Zeit der Blüte vollständig ausdifferenziert, so sind Fruchtblütenzapfen in ihrer Ausgestaltung gewissermaßen embryonal geblieben: Ihre eigentliche Ausdifferenzierungsphase beginnt erst, wenn sie sich nach der Bestäubung zu Fruchtzapfen weiterentwickeln. Dies entspricht einer Entwicklungsdynamik, die man auch bei Dikotyledonen mit getrenntgeschlechtlichen Blüten vorfindet (*Rispens* 1991).

Der Blütenzapfen stellt einen Blütenstand dar. Die einzelnen «Blüten» stehen dabei schraubig an einer Zentralachse gestellt. Eine Blüteneinheit des Fruchtblütenzapfens besteht aus einer Deckschuppe, in deren Achsel eine Frucht- oder Samenschuppe steht (Abb. 1). Diese Letztere trägt die Samen. Sie ist zur Zeit der Blüte noch recht unscheinbar und wächst während der Fruchtzapfenbildung kräftig aus. Bei einigen Nadelbaumarten ist die Deckschuppe beim ausgewachsenen Fruchtzapfen nicht mehr sichtbar oder sogar verkümmert, zur Zeit der Blüte ist sie aber immer deutlich erkennbar (z.B. Abb. 4a).

Im Staubzapfen sind keine Fruchtschuppen (oder homologen Organe) ausgebildet; die Staubbeutel entspringen unmittelbar den Staubschuppen (Abb. 7), die, wie wir später noch genau sehen werden, verwandelte Deck- bzw. Knospenschuppen darstellen. Allein diese Tatsache lässt schon einen grundlegenden Unterschied von Pollen- und Fruchtblüten erahnen.

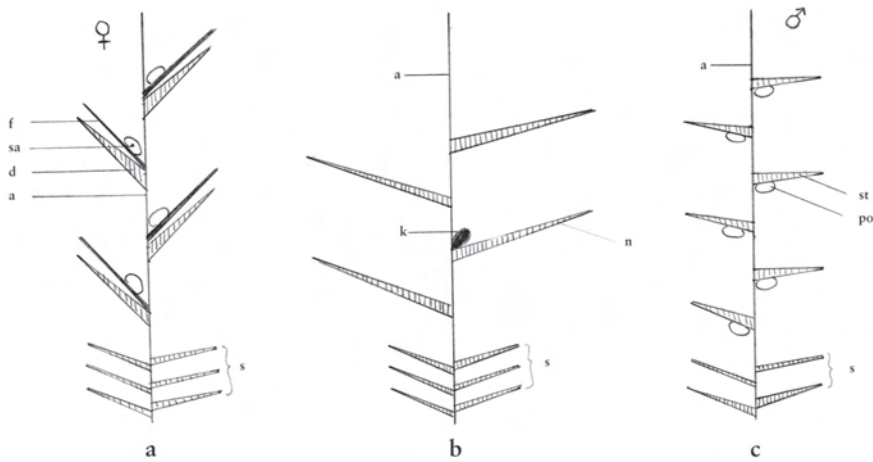


Abb. 1: schematische Darstellung eines Langtriebes (b) und zweier Blütenzapfen;
 a: Fruchtblütenzapfen, c: Staubzapfen; wie noch nachzuweisen ist, stellen Nadeln, Knospen-, Deck- und Staubschuppen homologe Organe dar; die Fruchtschuppe steht in der Achsel einer Deckschuppe, an Stelle eines Seitentriebes (einer Seitentriebknospe); im Staubzapfen lässt sich nichts Derartiges finden; s: Knospenschuppen, d: Deckschuppe, st: Staubschuppe, f: Fruchtschuppe, n: Nadel, k: Knospe, sa: Samen, po: Pollensack (Staubbeutel), a: (Zapfen)Achse

Nadelbäume sind «Nacktsamer» (*Gymnospermen*). Die Samen sind nicht, wie bei den Laubbäumen, von einem Fruchtblatt eingehüllt, sondern liegen auf der Fruchtschuppe. Bei unreifen Fruchtzapfen sind die Samen vor der Luft geschützt, da die Zapfenschuppen eng aneinander gedrückt und die verbleibenden Nähte mit Harz zugeklebt sind. Erst beim Austrocknen des reifen Zapfens werden die Schuppen frei und sind die Samen «nackt» der Luft exponiert.

Ein wesentliches Merkmal von Nadelbaumzapfen ist die fortschreitende Verholzung der einzelnen Früchte. Verholzen ist vor allem eine Fähigkeit der Achse: So gesehen steht beim Nadelbaum die Frucht unter deren Herrschaft. Auch die zentrale Zapfenspinde unterstreicht die Achsendominanz im Fruchtstand. Bei den Tannen und Zedern bleibt sie zum Beispiel nach dem Abfallen aller Zapfenschuppen für längere Zeit astartig am Baum stehen (Abb. 4b). Das Phänomen eines durchwachsenen Fruchtzapfens (Abb. 2 und 12) ist sicherlich keine Seltenheit und deutet auch in die genannte Richtung: Zapfen sind umgewandelte Sprosse! Reguläre Sprosse tragen Nadeln; wie sind dann eigentlich die Schuppenorgane der Blüten- und Fruchtzapfen zu verstehen? Zur eindeutigen Beantwortung dieser Frage kann uns das Material *Stenzels* (1876) dienen.

Durchwachsene Fichtenzapfen

Deckschuppen und Knospenschuppen

Der Sprosscharakter von Nadelbaumzapfen zeigt sich unmissverständlich an durchwachsenen Exemplaren. Abb. 2 stellt verschiedene Möglichkeiten bei der Fichte dar. Bei zunehmender Neigung zum Durchwachsen verkleinert sich der Zapfenteil zugunsten des Sprosses. Das in den meisten Fällen verkümmerte Fruchtorgan befindet sich dann am häufigsten im unteren Achsenbereich, kann aber auch medial ausgebildet sein oder sogar terminal stehen.

Beim Übergang von der vegetativen Achse in den Zapfenteil (oder umgekehrt) lassen sich häufig Übergangsformen¹ zwischen regulären Nadeln und Deckschuppen finden (bei der Fichte bleibt die Deckschuppe im Fruchtzapfen im Vergleich zur aus deren Achsel hervorwachsenden Fruchtschuppe in der Entwicklung zurück und ist von außen nicht sichtbar). Abb. 3 stellt einige Stadien solcher Übergangsformen dar. Fichtennadeln tragen einen prägnanten

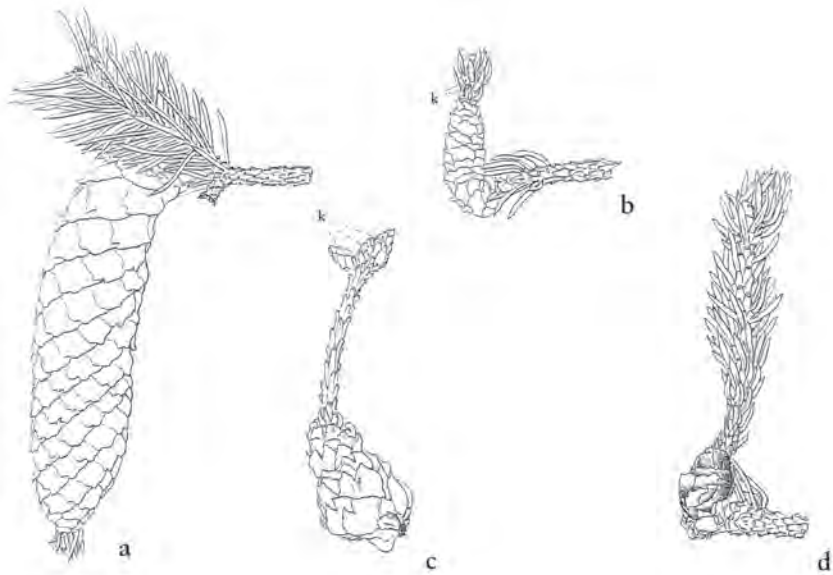


Abb. 2: verschiedene Formen durchwachsener Fichtenzapfen; a: kurz durchwachsener, normal ausgestalteter Zapfen, b: kurz durchwachsener, verkleinerter Zapfen (k: z.T. unvollständig entwickelte, vegetative Knospe), c: kräftig durchwachsener, verkümmerter Zapfen (mit abgefallenen Nadeln), d: kräftig durchwachsener, weitgehend verkümmerter Zapfen; sichtbar sind nur die Fruchtschuppen; aus *Stenzel* (1876)

¹ Stenzel spricht von «Mittelbildungen»; diese Bezeichnung möchten wir im Folgenden benutzen.

Blattgrund, der mit der Sprossachse verwachsen ist. Junge Fichtenzweige werden so «berindet» von den Blattgründen ihrer Nadeln. Fällt die Nadelspreite (das Oberblatt) ab, so bleibt ein «Höcker» zurück. Bei den Übergangsformen zu den Deckschuppen reduziert sich der Anteil der Nadelspreite, wobei der Blattgrund, indem er sich gewissermaßen emanzipiert von der Achse, zum frei stehenden Schuppenorgan umgebildet wird. Die Deckschuppe geht also aus der Anlage und dem Material des Nadelgrundes hervor. Das erinnert an das Hervorgehen des Kronblattes der Dikotyledonenblüte aus der Laubblattgrundanlage.

Ganz deutlich lässt sich die beschriebene Situation an den Deckschuppen von Douglasien-, Lärchen- und Tannenzapfen ablesen (Abb. 4). Der Nadel-

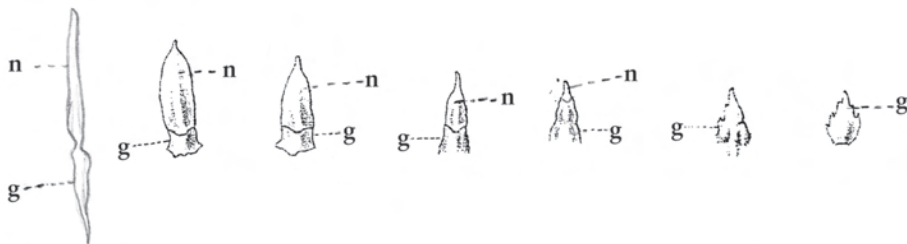


Abb. 3: Übergangsformen (Mittelbildungen) zwischen Nadel (links) und (äußerlich bei der Fichte nicht sichtbarer) Deckschuppe in einem durchwachsenen Fruchtzapfen; g: Nadel-(Blatt)grund, in den ersten drei Stadien noch mit der Achse verwachsen, n: Nadelspreite (abstehend); aus Stenzel (1876), verändert und erweitert

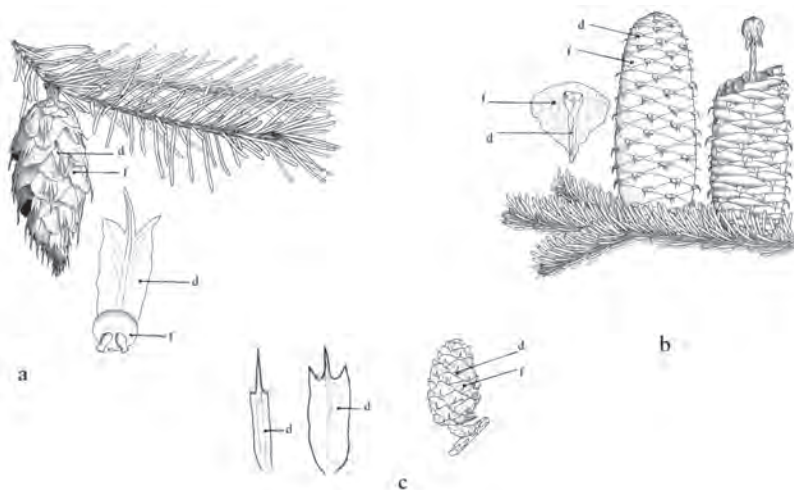


Abb. 4: Fruchtzapfen und Zapfenschuppen von a: Douglasie (*Pseudotsuga mensiesii*), unten: Deck- und Fruchtschuppe zur Zeit des Blühens (die Fruchtschuppe vergrößert sich noch um ein Vielfaches!), b: Weißtanne (*Abies alba*) und c: Lärche (*Larix decidua*); d: Deckschuppe, f: Frucht(Samen)schuppe mit jeweils zwei Samen(anlagen); aus Bartels (1993)