

# Gnetidae: Ihre Blüten und die Verwandtschaft zu den Blütenpflanzen

THOMAS STÜTZEL & IRIS MUNDY

## Abstract

Within Gymnosperms, the Gnetids form a special group well separated from all other Gymnosperms. Gnetids are frequently regarded as the sister group of angiosperms, which is mainly based on the morphology of their reproductive structures. In addition to unisexual and hermaphrodite flowers, hermaphrodite inflorescences composed of unisexual flowers occur, which show a striking resemblance to angiosperm flowers. Beyond considerations concerning the evolution of flowers and the phylogeny of flowering plants, Gnetids may give also new insights into the evolution of zoophily. Gnetids present nectar in the form of pollination droplets for the pollinators, which is of special interest since it is otherwise believed that the original reward was pollen.

## Zusammenfassung

Innerhalb der Gymnospermen nehmen die Gnetiden aufgrund einer Reihe von Merkmalen, die sie deutlich von allen anderen Gymnospermen abgrenzen, eine Sonderstellung ein. Oft werden sie als mögliche Schwestergruppe der Blütenpflanzen diskutiert. Die Grundlage für diese Diskussion bilden die reproduktiven Strukturen der Gnetiden. Neben eingeschlechtigen Blüten treten hier auch morphologische Zwitterblüten sowie zwittrige Blütenstände auf, die eine große Ähnlichkeit zu den Blüten der Angiospermen aufweisen. Neben solchen phylogenetischen Überlegungen zum Ursprung der Angiospermen liefern die Gnetiden aufgrund ihrer Bestäubungsbiologie auch eine Anzahl neuer Ideen für die Evolution innerhalb der Angiospermen. Während man beispielsweise bisher immer annahm, daß bei der Evolution der Tierbestäubung zunächst Pollen und erst später Nektar als „Belohnung“ für die Bestäuber angeboten wurde, bieten die zoophil gewordenen Gnetiden ihren Bestäubern bereits Nektar in Form des Bestäubungstropfens an.

## 1. *Welwitschia*, eine ganz besondere Gymnosperme

Mit die interessantesten Nacktsamer (Gymnospermen, abgeleitet von gr. „gymnós“ = nackt; gr. „spérma“ = Same) sind die Gnetiden, eine Gruppe, die nur aus den drei Gattungen *Gnetum*, *Ephedra* und *Welwitschia* besteht. Der vielleicht ungewöhnlichste Vertreter dieser Gruppe ist die aus Südwest-Afrika stammende *Welwitschia mirabilis*. Diese bildet zeitlebens nur zwei Blattaare. Das erste Blattpaar bilden die beiden mehrere Jahre lebensfähig bleibenden Keimblätter. Die beiden folgenden Blätter wachsen zeitlebens, also bis zu mehreren hundert Jahren, an ihrer Basis weiter. Da sie an der Basis, nicht aber in die Breite wachsen, reißen die Blätter älterer Pflanzen der Länge nach ein. Die so entstehenden zahlreichen Streifen erwecken den Eindruck, als handle es sich nicht um zwei gegenständige, sondern um zahlreiche wirtelig gestellte Blätter. Die Blüten von *Welwitschia* sind in Zapfen angeordnet. Zwar sind die Pflanzen funktionell zweigeschlechtig, doch zeigen die männlichen Blüten einen Rest des weiblichen Geschlechtes. Bezüglich der Kul-

turbedingungen ist *Welwitschia* recht anspruchsvoll. So ist es fast unmöglich, Individuen zu verpflanzen, die älter als vier bis fünf Jahre sind. Es dauert 20 bis 30 Jahre, bis eine *Welwitschia* zum ersten Mal blüht. Erst dann kann man wissen, ob ein männliches oder weibliches Exemplar vorliegt. Eine Folge ist beispielsweise, daß der Botanische Garten der Ruhr-Universität Bochum zwar mehrere Individuen besitzt, alle blühfähigen Exemplare aber männlich sind (Abb. 2).

### 1.1. Die Blüten von *Welwitschia*

Männliche Zapfen sind viel kleiner als weibliche Zapfen, dafür sind die männlichen Zapfenstände stärker verzweigt. In den Achseln der kreuzgegenständig angeordneten Zapfenschuppen steht je eine leicht dissymmetrische Blüte. Ihr gehen zwei transversal stehende Vorblätter voraus (Abb. 5). Die Beblätterung beginnt also genau wie bei vegetativen Verzweigungen aller Gymnospermen und bei den meisten zweikeimblättrigen Angiospermen (Bedecktsamern; abgeleitet von gr. „angiós“ = bedeckt und gr. „spérma“ = Same). Daran schließt sich eine aus zwei



Anlagen entstehende verwachsene Hülle an, die man als zweiblättrige Blütenhülle ansehen kann. Sie soll hier, einer alten Tradition folgend, „Chlamys“ genannt werden und ist ein gemeinsames Merkmal aller Gnetiden; die Gruppe wurde nach diesem Merkmal auch als „Chlamydospermae“ bezeichnet. Männliche Blüten bilden sechs Staubgefäße, die auf dem Rand einer Röhre entspringen. Diese Staubgefäßröhre geht aus zwei Anlagen hervorgeht, die sich später an der Spitze in je drei Staubgefäße aufteilen (Abb. 3). Es liegen also Verhältnisse vor, die bei den Angiospermen als sekundäre Polyandrie bezeichnet werden. Innerhalb der Staubgefäßröhre befindet sich eine unfruchtbare Samenanlage, die eine sogenannte Mikropyle (abgeleitet von gr. „mikrós“ = klein und gr. „pýlé“ = Tor) bildet. Diese hat eine narbenartige, papillöse Oberfläche, auf der man zur Blütezeit einen Bestäubungstropfen sehen kann. Die Staubgefäße weisen meistens drei Pollensäcke auf, die zu einem Syngonium (von gr. „syn-“ = mit, zusammen und gr. „angéion“ = Behälter) vereint sind. Nicht selten werden diese Synganien jedoch auch von vier Pollensäcken gebildet und sehen dann den Staubblättern der Angiospermen sehr ähnlich. Auch der Pollen ähnelt stark dem Pollen einiger Magnolien.

Die weiblichen Zapfen sind viel größer (Abb. 1). Der weiblichen Blüte gehen meistens ebenfalls zwei transversale Vorblätter voraus (Abb. 5 A). Die „Chlamys“ ist eigentlich eine Röhre, welche die Samenanlage eng umschließt. Sie ist aber in transversaler Richtung beiderseits zu je einem breiten Flügel

Abb. 1 (oben): *Welwitschia mirabilis*, weiblicher Blütenstand im Palmengarten Frankfurt.

Abb. 2 (Mitte): *Welwitschia mirabilis*, männlicher Blütenstand im Botanischen Garten Bochum.

Abb. 3 (unten): *Welwitschia mirabilis*, männliche Blüte zur Bestäubungszeit. In der Mitte der Blüte erkennt man die verbreiterte, papillöse Mikropyle.

ausgezogen. Die „Chlamys“ dient später der Windverbreitung des reifen Samens. Aus dem Zapfen ragt zur Bestäubungszeit lediglich die Mikropyle hervor, die an ihrer Spitze einen kleinen Bestäubungstropfen trägt (Abb. 4).

### 1.2. Der Bestäubungstropfen von *Welwitschia*

Es ist zunächst verwunderlich, dass an den männlichen Blüten ein Bestäubungstropfen gebildet wird. Die Funktion, die der Bestäubungstropfen üblicherweise bei den Nacktsamern hat, nämlich Auffangen und Transport des Pollens, kann er hier nicht haben. Beobachtungen zeigen, dass männliche und weibliche Zapfen von Insekten besucht werden. Die Bestäubung erfolgt zumindest überwiegend durch Insekten, die von Bestäubungstropfen auch zu männlichen Zapfen gelockt werden. Die Frage, um welche Bestäuber es sich handelt, ist noch nicht endgültig geklärt. Man findet an *Welwitschia*-Blütenständen oft kleine Bienen und Fliegen. Die Wanzen, die dort ebenfalls beobachtet werden, dürften jedoch keine Bestäuber, sondern Räuber sein, die sich von den Bestäubern ernähren. Dies spricht für einen regen Besuch der Blüten durch Bestäuber und somit eine effektive Insektenbestäubung von *Welwitschia*.

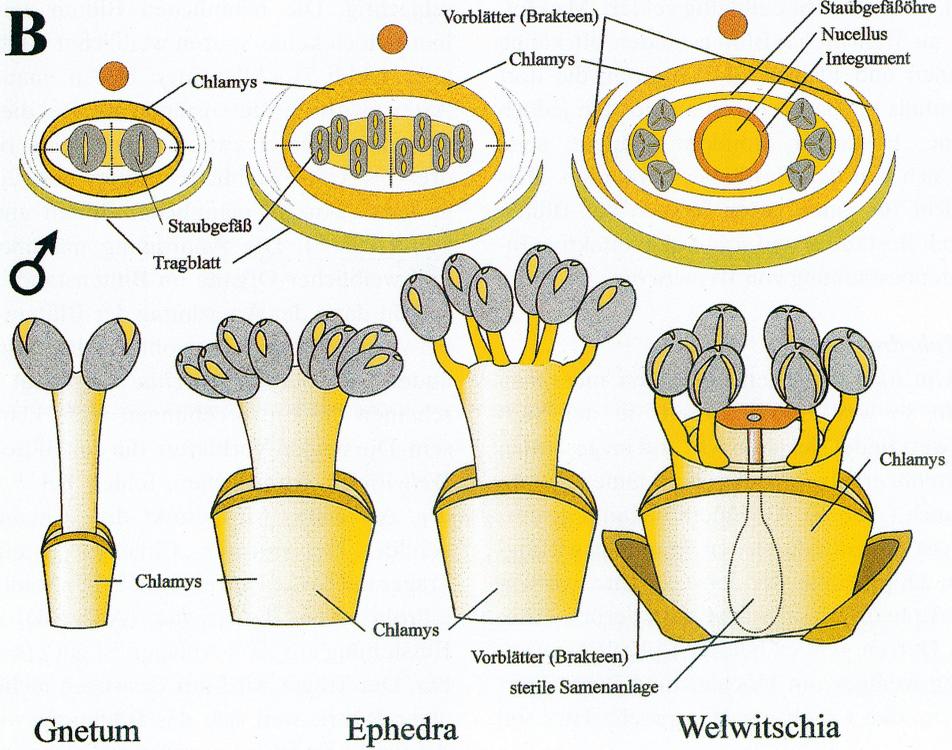
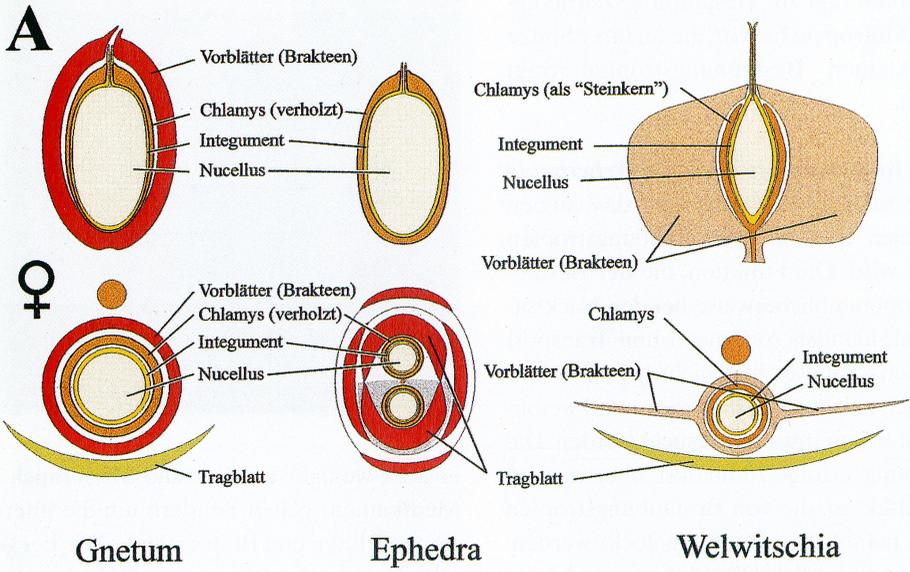
### 2. *Ephedra*

Um *Ephedra* sehen zu können, muss man nicht so weit reisen. Bereits in der Südschweiz findet sich eine Art; und im gesamten Mittelmeergebiet wächst ein kleiner Rutenstrauch (Abb. 6). Allgemein bekannt geworden ist *Ephedra* durch den Sport. Die wichtigsten Dopingfälle der letzten Jahre wurden mit Ephedrin-haltigen Mitteln verübt. Älteren Herren geht es bei der Ephedrinanwendung weniger um Hochleistungen im Sport als um den Erhalt der Haarpracht. Hier soll



es aber weniger um Ge- und Missbrauch als Medikament gehen, sondern um die interessanten Blüten und Blütenstände. Wie bei *Welwitschia* sind die Blüten von *Ephedra* eingeschlechtig. Die männlichen Blüten zeigen hier jedoch keine Spuren weiblicher Blütenteile (Abb. 7). Allerdings bilden manche Arten zwittrige Blütenstände aus. Bei diesen sind dann immer zwei (seltener eine oder drei bis vier) weibliche Blüten von einer größeren Anzahl männlicher Blüten umgeben (Abb. 8). Die Anordnung männlicher und weiblicher Organe im Blütenstand entspricht dann der Anordnung der Blütenteile bei Angiospermen. Obwohl die Blüte ganz anders als bei *Welwitschia* aufgebaut ist, scheinen die Entsprechungen recht klar zu sein. Die beiden Vorblätter, die der Blüte bei *Welwitschia* vorausgehen, fehlen bei *Ephedra*. Als erstes wird direkt die „Chlamys“ gebildet. Der von der „Chlamys“ umhüllte Träger mit Synangien entspricht der Staubgefäßröhre von *Welwitschia* (Abb. 5B). Die Entstehung aus zwei Anlagen ist gut erkennbar. Der Träger wird nur deswegen nicht zu einer Röhre, weil sich das Bildungsgewebe, das für die Streckung verantwortlich ist, unter dem Ansatz der beiden Anlagen befindet. Die Synangien enthalten meist nur zwei Pollensäcke, variabel dagegen ist die Anzahl

Abb. 4: *Welwitschia mirabilis*, weiblicher Zapfen zur Blütezeit. Die langen Mikropylen ragen aus dem Zapfen heraus und tragen einen Bestäubungstropfen.



der Staubgefäße. Weibliche Blüten bestehen nur aus der „Chlamys“ und einer Samenanlage. Reste der Staubgefäße sind hier bisher ebensowenig nachgewiesen wie bei *Welwitschia*. Bei der Reife werden die den weiblichen Blüten vorausgehenden Tragblätter sowie die zwei bis drei diesen vorausgehenden Blattpaare fleischig. Es entsteht eine beerenartige, durch Tiere ausgebreitete Diaspore (abgeleitet von gr. „diá“ = auseinander-, nach-, zwischen-, hin- und gr. „spóros“ = Same). Bei einigen Arten bilden die Tragblätter der weiblichen Blüten flügelartige Anhänge, die auch der Windverbreitung dienen. Von der „Chlamys“ gebildete Flügel kommen bei *Ephedra* nicht vor.



### 3. *Gnetum*

Alle *Gnetum*-Arten sind kleine Bäume oder Lianen. Sie sind zweihäusig und haben kompliziert aufgebaute und bis heute nicht völlig verstandene Blütenstände. Die männlichen Blütenstände sind etagiert aufgebaut. Jede Etage beginnt mit einem ringförmigen Kragen, der wahrscheinlich zwei Blättern entspricht. Daran schließt sich eine größere Anzahl männlicher Blüten an (Abb. 10). Die männliche Blüte besteht wie bei *Ephedra* aus der „Chlamys“ und einem Staubgefäß-Träger, der allerdings nur zwei Staubgefäße mit je einem Pollensack trägt (Abb. 5B). Der Träger ähnelt daher einem Staubblatt der Angiospermen, das allerdings meist 2 Pollensäcke hat. Oben schließt sich ein Kranz aus 5–9 weibli-



Abb. 5 (S. 112): Schematische Übersicht über die Blüten der Gnetiden. **A** Weibliche Blüten der drei Gattungen in Längsschnitt und im Diagramm; **B** Diagramm und Seitenansicht der männlichen Blüten; von links nach rechts *Gnetum*, *Ephedra* und *Welwitschia*.

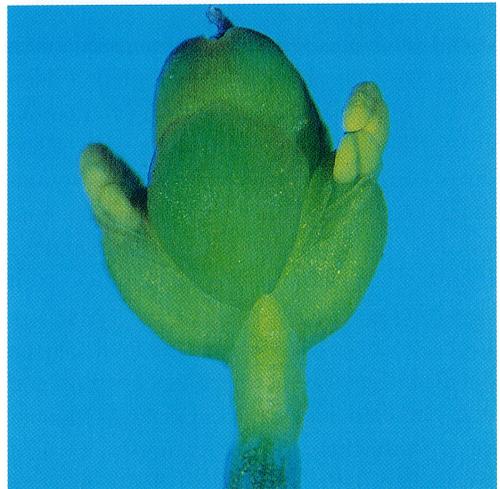
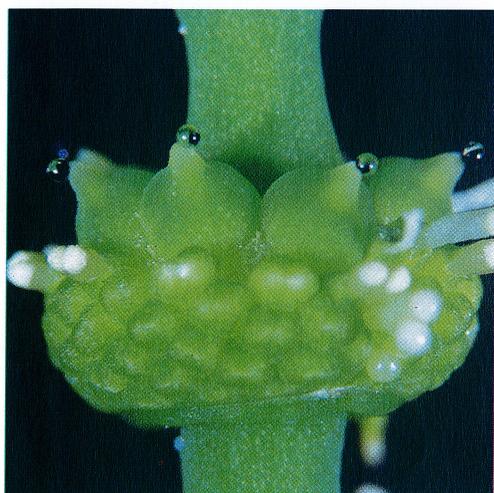
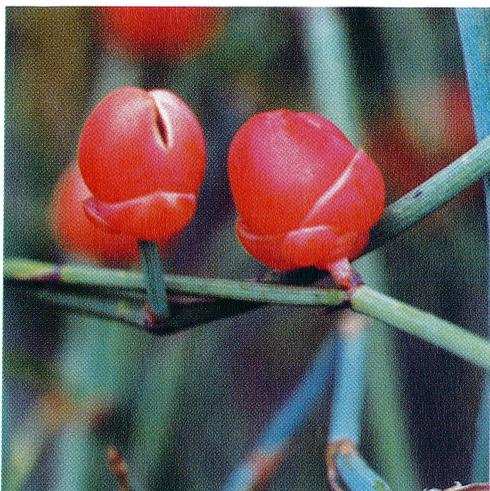


Abb. 6 (oben): *Ephedra distachya*, ein Rutenstrauch.

Abb. 7 (Mitte): *Ephedra distachya*, männlicher Blütenstand zur Bestäubungszeit.

Abb. 8 (unten): *Ephedra distachya*, zwittriger Blütenstand; seitlich stehen die beiden männlichen Blüten, endständig die einzelne weibliche Blüte.



chen Blüten an, die zur Bestäubungszeit einen zuckerhaltigen Bestäubungstropfen bilden (Abb. 10). Die Samenanlagen an den männlichen Blütenständen entwickeln sich allerdings normalerweise nicht weiter. Im Botanischen Garten der Ruhr-Universität Bochum wurden jedoch verschiedene männliche Pflanzen beobachtet, die rote, fleischige, weit entwickelte Diasporen zeigten (Abb. 13). Embryonen wurden im Botanischen Garten der Ruhr-Universität allerdings noch nie auf den männlichen und nur ein einziges Mal auf einer weiblichen Pflanze gefunden. Es gibt Anzeichen dafür, dass zuerst die weiblichen

Blüten und dann zur Basis fortschreitend männliche Blüten gebildet werden. So blühen die männlichen Blüten in abwärts fortschreitender Folge auf. Die Ergebnisse entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen sind jedoch nicht eindeutig, da es bislang nicht gelang, weibliche und männliche Blüten in sehr frühen Stadien voneinander zu unterscheiden. Die Blütenstände der weiblichen Pflanzen zeigen keine Reste männlicher Blüten. Die weiblichen Blüten stehen zu 5–9 Blüten in einem Quirl (Abb. 11). Männliche Blüten werden nicht einmal ausnahmsweise angelegt. Die weibliche Blüte zeigt außerhalb der „Chlamys“ noch eine weitere Hülle (Abb. 5).

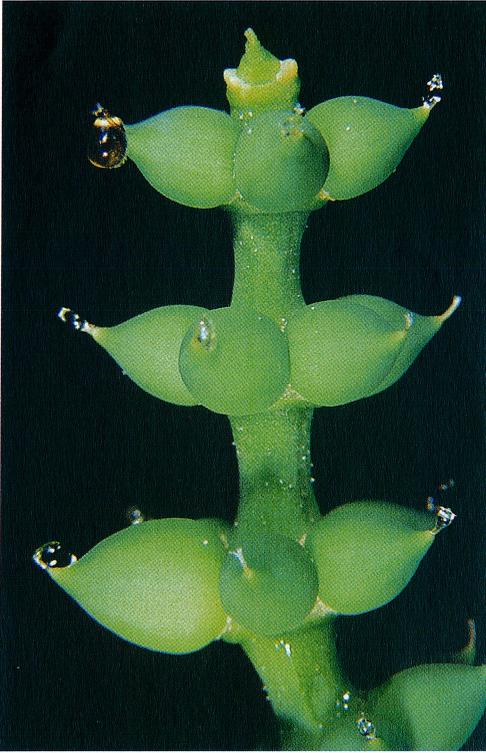
Diese äußere Hülle entspricht den bei *Welwitschia* freien, transversalen Vorblättern. Sie ist bei *Gnetum* vollständig verwachsen und lässt nur an der Spitze ein kleines Loch frei, aus dem die Mikropyle hervorragt. Bei der Samenreife wird diese Hülle dick und fleischig, so dass ein steinfruchtartiges Gebilde zustande kommt. Die „Chlamys“ bildet die verholzte, im Bereich der Mikropyle stark verdickte Schutzschicht (Abb. 12). Die die Samenanlage umgebende Schicht (Integument) selbst bleibt papierartig dünnhäutig. Bei unfruchtbaren weiblichen Blüten kann die „Chlamys“ stark reduziert sein oder sogar fehlen, da sie offenbar später gebildet wird.

#### 4. Ausblick und Evolution der Gymnospermenblüten

Es bleibt zu fragen, wozu ein männlicher Blütenstand unfruchtbare weibliche Blüten mit Bestäubungstropfen ausbildet. Man kann darin ein Überbleibsel aus Zeiten se-

Abb. 9 (oben): Fleischige, rot gefärbte Diaspore von *Ephedra distachya* zur Samenreife.

Abb. 10 (unten): *Gnetum gnemon*, Teil eines männlichen Blütenstandes, der aus mehreren solcher Etagen besteht. Die oberste Reihe jeder Etage bilden weibliche Blüten, die zur Bestäubungszeit einen Bestäubungstropfen abgeben.



hen, in denen die heute unfruchtbaren Blüten funktionell waren. Da der Pollen aber klebrig ist und in recht geringer Menge gebildet wird, muss man auch hier von einer Bestäubung durch Insekten ausgehen. Belohnung für die Arbeit der Bestäuber wäre dann hier wie bei *Welwitschia* der Bestäubungstropfen. Es ist erstaunlich, dass bei den von Tieren bestäubten Gymnospermen nicht Pollen, sondern eine nektarähnliche Substanz als Futter angeboten wird. Nachdem sich in den letzten Jahren fast allgemein die Auffassung durchgesetzt hat, die ursprünglichen Angiospermenblüten seien Pollenblü-

Abb. 11 (oben links): *Gnetum gnemon*, weiblicher Blütenstand zur Bestäubungszeit, mit je einem Kreis weiblicher Blüten pro Etage.

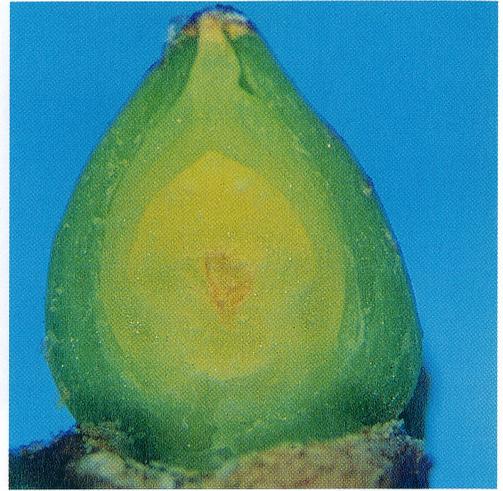
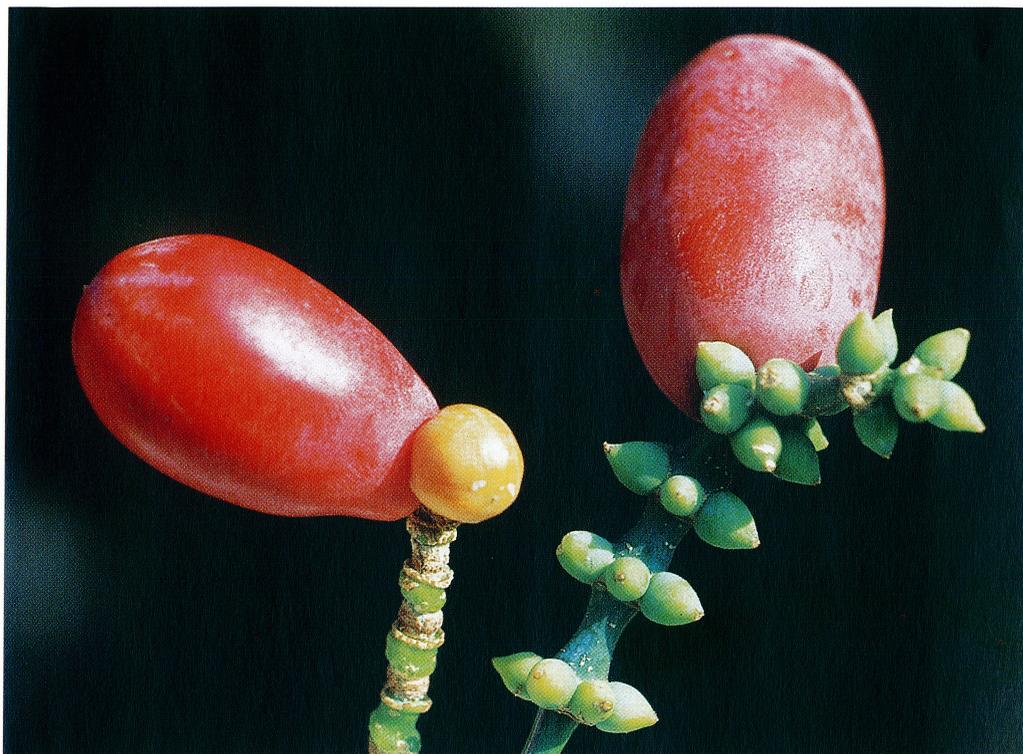


Abb. 12 (oben rechts): *Gnetum gnemon*, Längsschnitt durch eine sich entwickelnde Samenanlage. Die verschiedenen Schichten sind von innen nach außen: Nucellus, Integument, „Chlamys“, Vorblätter.

men gewesen, scheint ein Überdenken dieser Auffassung unter diesen Gesichtspunkten angebracht.

Von Gnetiden oder besser von ähnlich gebauten Vorfahren könnte die Evolution auf unterschiedlichen Wegen zu den modernen Blütenpflanzen fortgeschritten sein. Zum einen könnte direkt aus *Welwitschia*-artigen Zwitterblüten die Zwitterblüte der bedecksamigen Blütenpflanzen entstanden sein. Zum anderen könnte aus zwittrigen Blütenständen, wie sie bei manchen Arten von *Ephedra* und bei *Gnetum* bei männlichen Pflanzen immer auftreten, durch Ausfall der verschiedenen Hüllen (Vorblätter und „Chlamys“) die moderne Blüte entstanden sein. Für *Gnetum* müßte man nur die Beschränkung auf einen Quirl annehmen, um ein recht ähnliches Gebilde zu erhalten.

Es ist allerdings schwierig, eine einleuchtende Erklärung dafür zu finden, warum aus Zwitterblüten wie bei *Welwitschia* zuerst durch Reduktion eingeschlechtige Blüten werden sollen. Und warum sollte durch Reduktion von zwittrigen Blütenständen wieder eine zwittrige Einzelblüte werden? Zumindest für *Gnetum* scheint auch die Reihenfolge der Anlegung nicht zu passen, da bei Blütenpflanzen die Anlagen der Staubgefäße vor den Anlagen der Fruchtblätter ausgebildet



werden, während bei *Gnetum* vermutlich erst die weiblichen und dann die männlichen Blüten angelegt werden. Noch viel schwieriger ist es, sich vorzustellen, wie aus der einzelnen, terminal an der Blütenachse stehenden Samenanlage der Gnetiden eine randständig auf einem Blatt entstehende Samenanlage werden soll, wie sie für Angiospermen angenom-

men wird. Gerade weil so viele Fragen offen bleiben, sind diese Arten für die Evolutionsforschung von großer Bedeutung.

Abb. 13: *Gnetum gnemon*, links männlicher, rechts weiblicher Blütenstand zum Zeitpunkt der Samenreife. Jeweils ein Same ist entwickelt.