

Generationswechsel

Gymnospermen mit Spermatozoidbefruchtung

Innerhalb der Nacktsamer (Gymnospermen) kommen zwei Befruchtungsmodi vor: 1.) Spermatozoidbefruchtung und 2.) Pollenschlauchbefruchtung. Die Spermatozoidbefruchtung findet man heutzutage noch bei den Palmfarnen (Cycadeen) und bei *Ginkgo*. Alle übrigen Koniferen sind pollenschlauchbefruchtet, wie dies auch für alle Bedecktsamer (Angiospermen) zutrifft. Die Spermatozoidbefruchtung stellt unter den heutigen Gymnospermen den ursprünglichen Befruchtungsmodus dar, während die Pollenschlauchbefruchtung hingegen ein abgeleitetes Merkmal repräsentiert. Am Beispiel der Palmfarne wird nachfolgend der Generationswechsel von Gymnospermen mit Spermatozoidbefruchtung erläutert.

1 Die Verteilung der Geschlechter

Palmfarne sind alle getrenntgeschlechtlich (**diözisch**). Es gibt also entweder funktionell nur rein männliche oder nur rein weibliche Individuen. Da die männlichen Individuen die Mikrosporen bilden, werden sie auch als **Mikrosporophyten** bezeichnet, die weiblichen, die Makrosporen produzierenden Individuen folglich als **Makrosporophyten**. Die Sporophyllstände bilden in dieser Gruppe mitunter riesige zylindrische kompakte zapfenartige Strukturen, die hier als Strobilus (Singular)/Strobili (Plural) bezeichnet werden. Hierbei handelt es sich um unverzweigte Strukturen von begrenztem Wachstum, die der Definition einer Blüte entsprechen. Eine Ausnahme in dieser Gruppe stellen die Makrosporophylle der Gattung *Cycas* dar. Diese werden nicht in einem kompakten Zapfen ausgebildet, sondern als lockere Krone am Ende der Sprossachse. Dadurch alternieren hier etagenartig entsprechend die sterilen grünen Ernährungsblätter (**Trophophylle**) und die fertilen, chlorophyllarmen **Makrosporophylle**. Bei der Gattung *Cycas*, besonders bei *Cycas revoluta* (Sago-Palmfarn) sind die Makrosporophylle im distalen Bereich noch deutlich gefiedert. Im basalen Bereich sitzen seitlich mehrere Samenanlagen.

2 Die Entwicklung der Samenanlagen

2.1 Entwicklung des Makroprothalliums

Die Entwicklung des Makroprothalliums findet vollständig im Makrosporangium statt (endospor). Die Makrosporangien werden nicht frei exponiert, sondern sind in sogenannten Samenanlagen ausgebildet. Diese bestehen aus dem Makrosporangium (Nucellus) und einer zusätzlichen umhüllenden Struktur dem Integument. Im Nucellus entwickelt sich lediglich eine einzige Zelle zur **Makrosporenmutterzelle**, aus der eine lineare **Makrosporentetrade** hervorgeht. Dabei geht nur aus der zum Stiel der Samenanlage positionierten Spore ein **Makroprothallium** hervor. Die übrigen Makrosporen degenerieren. Die weitere Entwicklung des Makroprothalliums beginnt zunächst mit einer Phase der freien Kernteilung ohne eine sich unmittelbar anschließende Zellteilung. Dadurch entsteht zunächst eine kugelige, polyenergide (vielkernige) Zelle. Diese beginnt nachfolgend von der Peripherie zum Zentrum hin zellig zu werden. Das Makroprothallium bildet später zwei, seltener bis fünf **Archegonien** aus. Die Eizellen dieser Archegonien sind mit bloßem Auge erkennbar und stellen mit einem Durchmesser bis etwa 1 cm (!) die größten im Pflanzenreich dar.

2.2 Ausbildung der Bestäubungskammer

Zeitgleich beginnt der Nucellus mit der Sezernierung des **Bestäubungstropfens**, dessen Aufgabe darin besteht, den durch Wind ausgebreitete Pollenkörner einzufangen. Der mit Pollenkörnern beladene Bestäubungstropfen wird dann wieder resorbiert. Das Pollenkorn gelangt hierdurch in die **Bestäubungskammer**, einem Hohlraum, der lysigen im Makrosporangium entstanden ist und sich zwecks Bestäubung zunächst nur zur **Mikropyle** hin öffnet. Nach der Bestäubung verschließt das Makrosporangium den Bereich über der Bestäubungskammer, sodass der Rest des Bestäubungstropfens vollständig im **Makrosporangium** eingeschlossen liegt.

2.3 Ausbildung der Befruchtungskammer und Pollenkeimung

Das Pollenkorn keimt in der flüssigkeitsgefüllten Bestäubungskammer und bildet dort das Mikroprothallium aus. Dieses ist mit einem **rhizoidartigen Pollenschlauch** im Gewebe des **Nucellus**, welcher es auch ernährt, verankert. Im Unterschied zu den Cycadeen ist der haustoriale einzellige Pollenschlauch bei *Ginkgo* stark verzweigt.

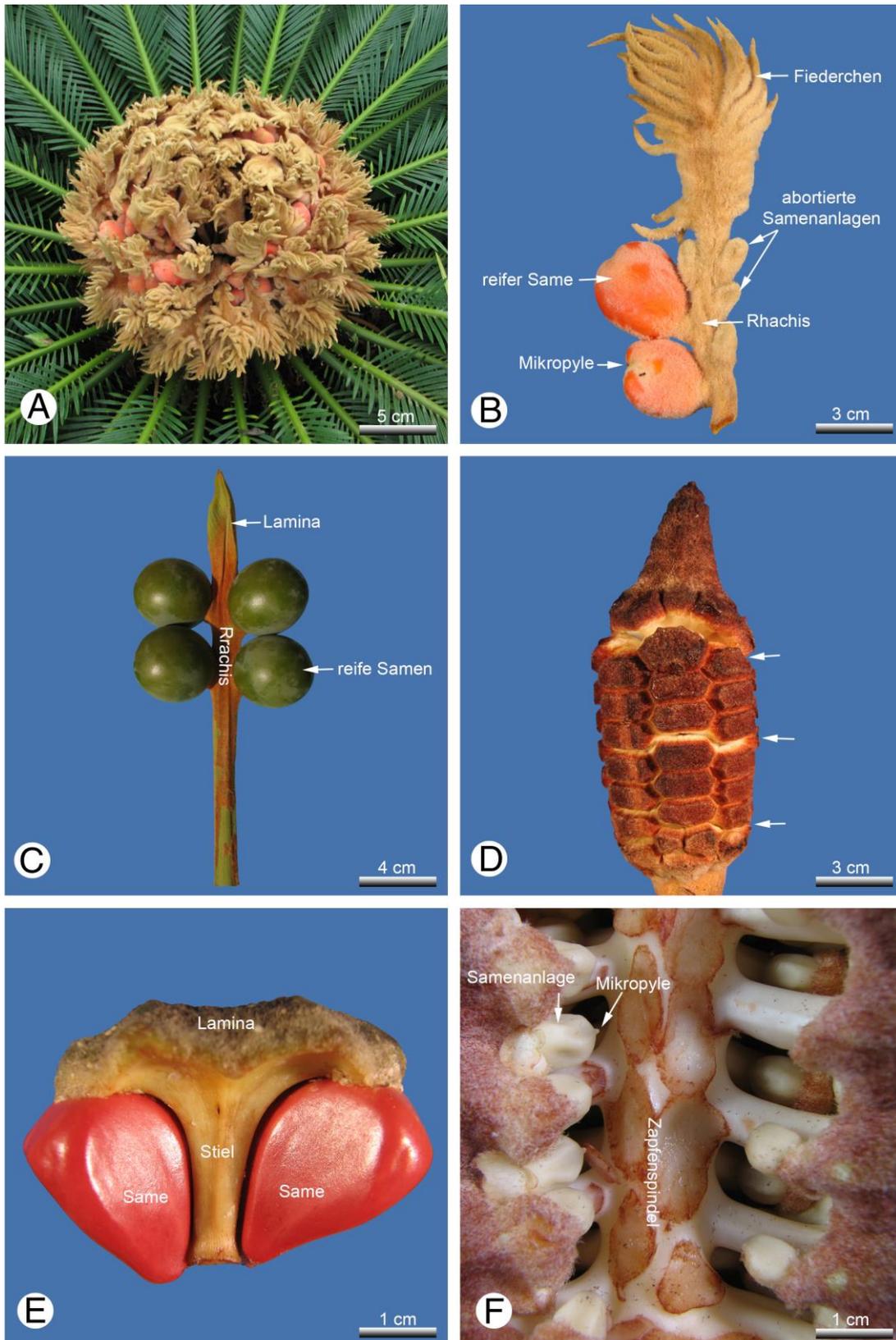


Fig. 1: Morphologie der männlichen reproduktive Strukturen in Cycadaceae (A-C) und Zamiaceae (D-F); **A & B:** *Cycas revoluta* (Sago-Palmfarn); **A:** Aufsicht auf ein weibliches Individuum; lockere Krone aus Makrosporophyllen oberhalb grüner Ernährungsblätter (Trophophylle); Sprossachse schließt nicht mit der Ausbildung der Makrosporophylle das Wachstum ab, sondern treibt in der nächsten Vegetationsperiode wieder aus; **B:** Gefiedertes Makrosporophyll mit 6 basalen Samenanlagen, 4 abortiert, 2 befruchtet und haben sich zu Samen entwickelt; **C:** *Cycas circinalis* (Eingerollter Sago-Palmfarn); Makrosporophyll; Blattspreite (Lamina) stark reduziert, nicht gefiedert; **D-F:** *Zamia amblyophyllidia* (Palmfarn); **D:** Makrosporophylle stehen in kompakten zapfenartigen Strobili, die sich zum Zeitpunkt der Bestäubung in Form von Querspalten (Pfeile) kurzzeitig öffnen; **E:** Makrosporophyll mit 2 reifen Samen; **F:** Längsschnitt durch einen makrosporangiaten Strobilus; die Makrosporophylle stehen direkt an der Spindel des Strobilus; Tragblätter fehlen; der Strobilus ist daher unverzweigte und entspricht einer einzelnen Blüte; die Mikropyle der Samenanlagen zeigen zur Spindel des Stobilus.

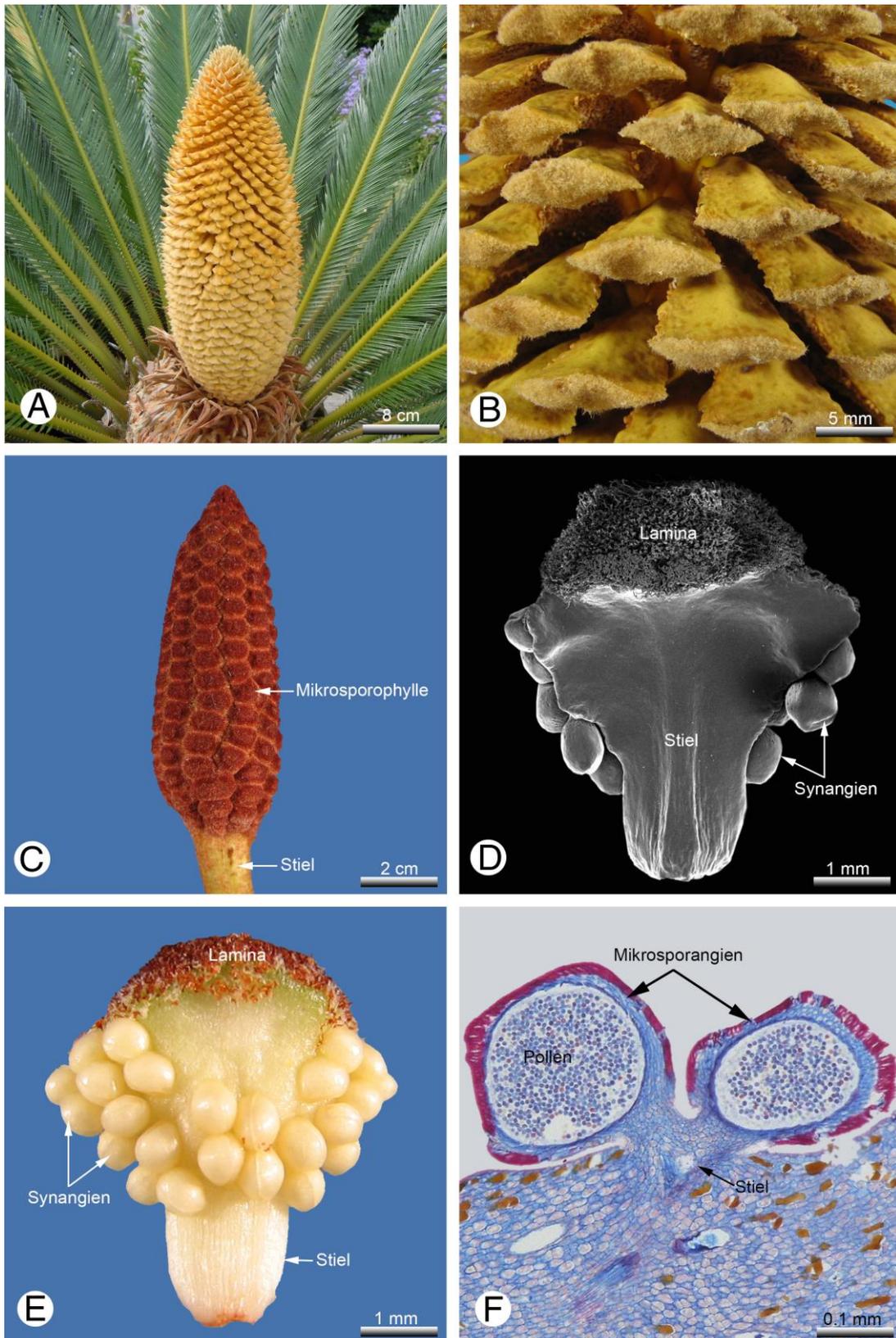


Fig. 2: Morphologie der männlichen reproduktiven Strukturen in Cycadaceae (A & B) und Zamiaceae (C-F); **A & B:** *Cycas revoluta* (Sago-Palmfarn); **A:** Männliches Individuum mit einem aufrechten, mikrosporangiaten Strobilus; **B:** Die mikrosporangiaten Stobili bestehen aus hunderten von pollenproduzierenden Blättern (Mikrosporophylle); daher ist der Strobilus eine unverzweigte Struktur und entspricht einer gigantischen Blüte; Zur Bestäubung spreizen die Mikrophyllie weit voneinander ab; **C-F:** *Zamia amblyphyllidia* (Palmfarn); **C:** Unreifer Strobilus durch sehr eng stehende Mikrosporophylle fest verschlossen; **D:** Junges Mikrosporophyll; die Mikrosporangien (Pollensäcke) sind zu Synangien verwachsen; jedes Synangium trägt hier 2 Mikrosporangien; die Syngien werden am Blattrand angelegt, aber durch sekundäre Wachstumsprozesse nach und nach auf die Unterseite des Stiels verlagert (rasterelektronenmikroskopisches Bild); **E:** Reifes Mikrosporophyll kurz vor der Pollenentlassung; die pollenproduzierenden Synangien befinden sich überall auf der Unterseite des Stiels; **F:** Querschnitt durch ein Synangium.

Im weiteren Verlauf vergrößert sich die Bestäubungskammer zum Makroprothallium hin lysigen und verschmilzt mit dem schmalen Raum über den Archegonien (der sog. Archegonienkammer) zur **Befruchtungskammer**. Die in diese entlassenen **Spermatozoiden** können nun die Archegonien erreichen. Aus evolutionsbiologischer Sicht hat diese Art der **Spermatozoidbefruchtung** den Vorteil, dass der Befruchtungsvorgang wegen der Bildung des Bestäubungstropfens vollkommen unabhängig von freiem, äußeren Wasser stattfinden kann. Die Strecke, die die Spermatozoiden aktiv schwimmen müssen, wurde auf ein Minimum reduziert. Durch die hohe Trefferquote bei der Befruchtung konnte die Anzahl der spermatogenen Zellen pro Mikroprothallium bis auf eine einzige reduziert werden. Das Mikroprothallium bei den Cycadeen besteht nur noch aus einer und bei *Ginkgo* aus zwei Zellen. Das Antheridium selbst besteht nur noch aus zwei Zellen und ist somit im Vergleich zu den Moos- und Farnpflanzen extrem stark reduziert. Die Ausstattung des Makroprothalliums mit Nährstoffen wird nun entweder durch die Bestäubung oder durch die Befruchtung ausgelöst. Dadurch kann der Einsatz von Nährstoffen im Gegensatz zu den heterosporen Pteridophyten (Farne und Farnverwandte) auf Makrosporen bzw. Makroprothallien beschränkt werden, für die der Befruchtungserfolg gesichert ist.

2.4 Entwicklung der Sklero- und Sarkotesta

Bereits vor der Samenreife wird die äußere Schicht des Integuments fleischig und ist auffällig orange-rot gefärbt. Die innere Schicht des Integuments hingegen verholzt stark. Die fleischige äußere Schicht heißt **Sarkotesta**, die sklerifizierte innere **Sklerotesta**. Dies stellt eine Anpassung an Tierausbreitung dar, welche die Samen aufgrund der fleischigen Sarkotesta fressen und nach der Magen-Darmpassage wieder ausscheiden (Endozoochorie).

3 Die männlichen reproduktiven Strukturen

3.1 Position der Mikrosporangien

Die zapfenartigen **Mikrosporophyllstände** sind aus zahlreichen einzelnen **Mikrosporophyllen** aufgebaut. Wie bei den weiblichen Makrosporophyllständen handelt es sich auch hier um unverzweigte Systeme. Auf der Unterseite (abaxial) der Mikrosporophylle stehen zahlreiche **Sporangien**. Sie sind meist auf einem kurzen

Stielchen zu zweit oder dritt einem **Synangium** vereint. Die Epidermis der Sporangien ist mit lokalen Wandverdickungen versehen, welche bei Austrocknung die Epidermis aufreißen lassen.

3.2 Ausbildung der Mikrosporen und der Mikroprothallien

Durch mitotische Teilungen gehen aus der primären **Archospore** **Pollenkornmutterzellen** hervor, aus denen sich durch Meiose je 4 Mikrosporen (**Pollenkörner**) entwickeln. Noch im geschlossenen Mikrosporangium beginnt die Entwicklung des **Mikroprothalliums**. Diese beginnt mit einer ersten Teilung, durch die eine Prothalliumzelle sowie eine Initialzelle gebildet werden. Die Initiale teilt sich nochmals in eine generative und in eine vegetative Zelle. In diesem dreizelligen Stadium wird das Pollenkorn aus dem Mikrosporangium freigesetzt und vom Bestäubungstropfen aufgefangen. Die weitere Entwicklung erfolgt erst in der Bestäubungskammer der Samenanlage. Bei der Pollenkeimung kommt es durch eine Aufwölbung zur Vergrößerung der generativen Zelle. Sie teilt sich in eine ringförmige **Stielzelle** und eine **spermatogene Zelle**, die vollständig von der Stielzelle umgeben ist. Nun wächst die Pollenschlauchzelle zu einer kräftigen **haustorialen Zelle** heran, die in das Nucellusgewebe eindringt. Aus der spermatogenen Zelle gehen zwei **Spermatozoidzellen** hervor. Diese werden in die ehemalige Bestäubungskammer entlassen, die in diesem Stadium mit der Archegonienkammer verschmolzen ist und dann Befruchtungskammer genannt wird. Dort können sie aufgrund des Wimpernbandes aktiv zu den Archegonien und den darin enthaltenen Eizellen schwimmen und diese befruchten.

4 Die Entwicklung des Embryos (Embryogenese)

Aus der mit dem Spermatozoid verschmolzenen Eizelle entwickelt sich die diploide **Zygote** und in der Nachfolge der Embryo. Da hier aus mehreren Zygoten auch mehrere Embryonen gebildet werden, spricht man von **polyzygoter Polyembryonie**. Im weiteren Entwicklungsverlauf entwickelt sich allerdings nur der stärkste Embryo weiter und erdrückt die übrigen, die degenerieren und werden letztendlich resorbiert. Nach erfolgreicher Befruchtung kommt es innerhalb der Zygote zunächst zu zahlreichen freien Kernteilungen ohne unmittelbare Wandbildungen. Es liegt dann eine große **polyenergide, vielkernige Zelle** mit 1024 Kernen vor. Auf der der Mikropyle gegenüberliegenden Seite (antimikropylarer Pol) entwickelt sich ein kleines

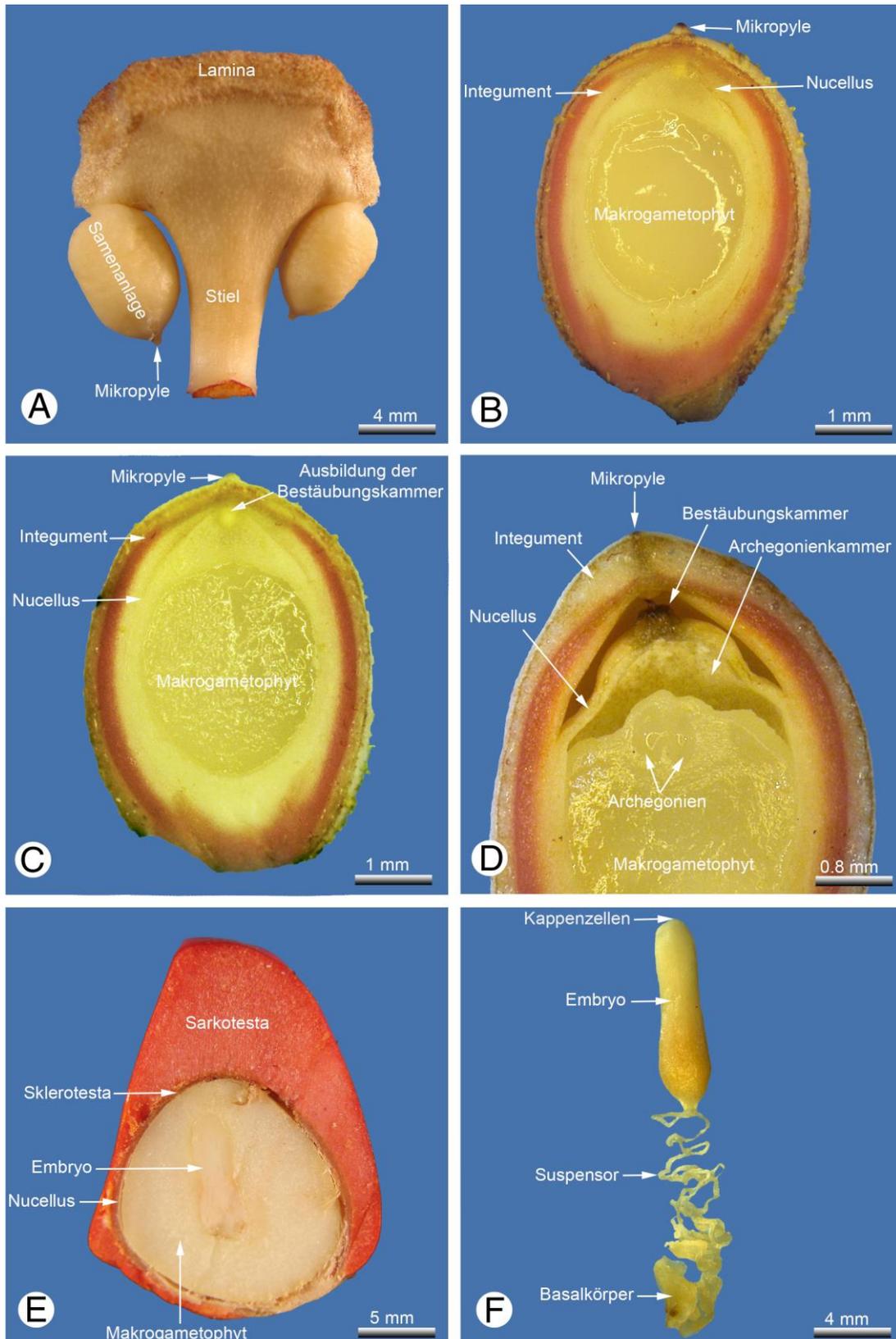


Fig. 3: Morphologie von Samenanlagen, Samen und Embryonen; **A-D:** *Ceratozamia robusta* (Palmfarn); **A:** Makrosporophyll mit zwei Samenanlagen, deren Mikropylen zur Spindel des Strobilus zeigen; die Blattspreite (Lamina) ist tischartig abgeflacht; **B:** Längsschnitt durch eine Samenanlage vor der Bestäubung; der Makrogametophyt ist bereits gut entwickelt, Archegonien sind jedoch noch nicht ausgebildet; **C:** Nachfolgendes Entwicklungsstadium; unterhalb der Mikropyle beginnt die lysigene Ausbildung der Bestäubungskammer; **D:** Samenanlage zur Bestäubung; die Archegonien sind voll entwickelt, deren Hälse ragen zur Mikropyle; die Bestäubungs- und Archegonienkammer sind voll entwickelt; **E & F:** *Zamia amblyphyllidia* (Palmfarn); **E:** Längsschnitt durch einen reifen Samen; im Zentrum liegt der junge Embryo von Nährgewebe umgeben; das Integument ist in eine äußere fleischige Sarkotesta und eine innere verholzte Sklerotesta differenziert; **F:** Freipräparierter Embryo mit einem langen Suspensor und einem großen Basalkörper.

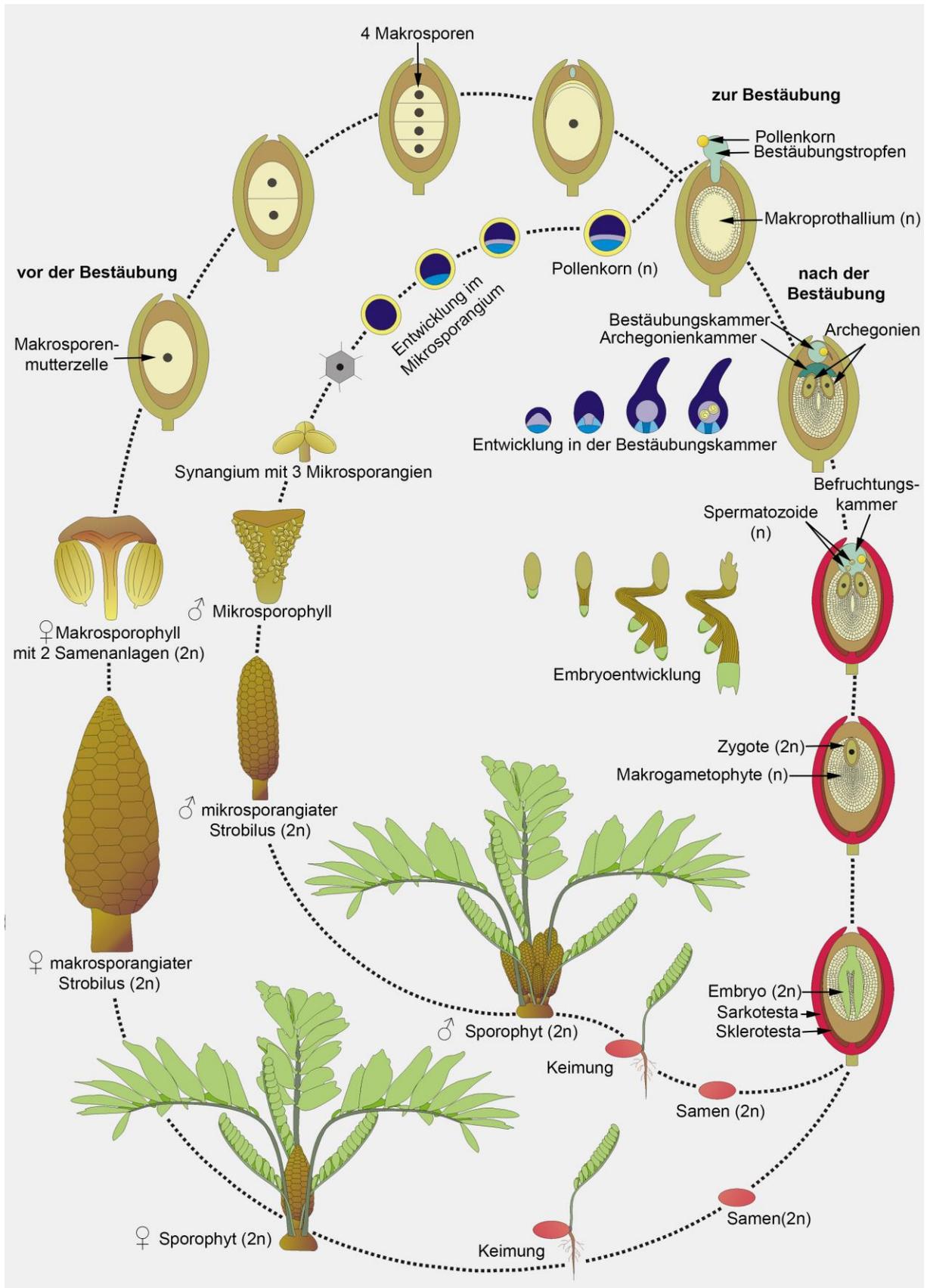


Abb. 4: Übersicht über den Generationswechsel eines Nacktsamers mit Spermatozoidbefruchtung am Beispiel von *Zamia amblyphyllidia* - Palmfarne.

mehrzelliges Meristem, das als **Basalkörper** bezeichnet wird. Dieser Basalkörper sitzt dem polyenergidem Rest auf und entwickelt sich später zum **Embryo**. Die oberste Schicht des Basalkörpers differenziert sich histologisch anders als das übrige Gewebe. Die Zellen dieser Region werden aufgrund der Anordnung und Position als **Kappenzellen** bezeichnet. Die Kappenzellen dienen wahrscheinlich der Nährstoffresorption. An dem den Kappenzellen gegenüberliegenden Pol kommt es zur starken Streckung der an den Basalkörper grenzenden Zellen. Diese teilen sich zudem mehrfach quer und es entsteht ein mehrzellenreihiger Stiel (**Suspensor**). Zu diesem Zeitpunkt hat der Embryo noch keine Keimblätter. Er kann sich aber im Spitzenbereich (apikal) dichotom (gabelig) teilen. Der Vorgang kann sich wiederholen, wobei aber jeweils nur einer der beiden Embryonen das Wachstum fortsetzt. Dieser Vorgang wird als **monozygote Spaltungspolyembryonie** bezeichnet. In der weiteren Ontogenie entwickelt sich später jedoch nur der Embryo, der dem längsten Suspensorarm aufsitzt.

Der sich entwickelnde Embryo hat **zwei Keimblätter**. Die beiden Keimblätter dienen der Nährstoffresorption aus dem primären Endosperm. Sie werden nicht entfaltet, sondern verbleiben im Samen (**hypogäische Keimung**). Parallel zur Ausbildung der Keimblätter verlieren die terminalen Kappenzellen ihre spezielle Differenzierung und die Aufgabe der Nährstoffresorption aus dem Endosperm, die nun über die Oberfläche der zwei Keimblätter erfolgt. Mit zunehmender Entwicklung des Embryos werden sowohl der Suspensor als auch der Basalkörper förmlich zerdrückt. Aus einer kräftig entwickelten Gewebemasse an der Basis des Embryos (**Wurzelkalotte**) geht aus der im Inneren gebildeten Anlage die **Keimwurzel** hervor. Da die Keimung **hypogäisch** erfolgt und die Keimblätter im Samen verbleiben, ist das Primärblatt das erste lichtexponierte assimilierende Blatt.

5 Der Bestäubungstropfen

Der Bestäubungstropfen ist eine wichtige neue Errungenschaft der Gymnospermen. Jedoch birgt diese Art des Pollenfangs auch Probleme. So kann der Tropfen rasch verdunsten, durch Wind oder anderen mechanische Beanspruchung abtropfen. Bei den Cycadeen sind bereits verschiedene Weiterentwicklungen zu beobachten, diese Risiken zu minimieren. So enthält der Bestäubungstropfen einen hohen Gehalt an Zucker. Dadurch wird dieser viskoser und kann auch ein größeres Volumen

annehmen. Zudem werden in zahlreichen Gruppen die Bestäubungstropfen nicht mehr frei exponiert, sondern zum Schutz vor äußeren Umwelteinflüssen, saugenden Insekten und vor Austrocknung ins Innere eines kompakten, zapfenartigen Sporophyllstands (Strobilus) verlagert. In diesen sind die Samenanlagen so ausgerichtet, dass die Mikropylen zur Spindel des Strobilus zeigen. Diese Umwendung der Samenanlage aus einer zuvor freien Exposition ins Innere eines kompakten Strobilus stellt eine wichtige Voraussetzung zum Übergang von den primitiven zu den modernen Gymnospermen (Nacktsamer) und später zu den Angiospermen (Bedecktsamer) dar.

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. & ROZYNEK B. (2013).** Proliferated megasporangiate strobili of *Zamia furfuracea* (Zamiaceae, Cycadales) and its possible evolutionary implications for the origin of Cycad-megasporophylls. *Palaeodiv.* **6**: 135-147.
- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996).** Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3rd ed. – Freeman and Company, New York.
- JONES D.C. (1993).** Cycads of the World. – Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- KADEREIT J.W, KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021).** Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl. – Springer, Berlin.
- KUNZE J. (2008).** Vergleichende morphogenetische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Samenanlagen. – PhD-thesis, Ruhr University Bochum.
- MUNDRY M. & STÜTZEL T. (2003).** Morphogenesis of male sporangiophores of *Zamia amblyphyllidia* D.W. STEV. – *Plant Biol.* **5**: 297-310.