

# Generationswechsel

## Angiospermen (Bedecktsamer)

Der von freiem Wasser unabhängige Generationswechsel der Nacktsamer erlaubt erstmals die Besiedelung und auch erfolgreiche Etablierung auf trockenen Landstandorte. Die weiteren Verbesserungen des Generationswechsels in den Angiospermen (Bedecktsamer) zielen nun darauf ab, den Reproduktionserfolg unter fortlaufender Materialreduktion weiter zu maximieren. Die wesentlichen Neuerungen im Generationswechsel der Angiospermen sind die Ausbildungen von **Zwitterblüten** und eines gemeinsamen, rezeptiven Gewebes (**Narbe**), von dem aus jeweils mehreren Samenanlagen mit Pollenkörnern versorgt werden können.

### 1 Die weiblichen reproduktiven Strukturen

Ontogenetisch stehen die Samenanlagen, welche an den Rändern der Fruchtblätter (**Karpelle**) ausgebildet werden, zunächst aufrecht oder sind nur leicht eingekrümmt. Der **Nucellus** (Makrosporangium) ist in diesem frühen Stadium noch nicht vollständig von den beiden Integumenten umhüllt. In der weiteren Entwicklung der Samenanlage kommt es dann zur Einkrümmung, sodass sie in die **anatrophe Form** übergeht. Im Nucellus differenziert sich nur eine einzige Zelle zur **Makrosporenmutterzelle** und durchläuft eine Meiose.

Aufgrund der Lage der Makrosporenmutterzelle lassen sich die Samenanlagen der Angiospermen grob in zwei Gruppen einteilen. Dies sind zum einen die **tenuinucellaten Samenanlagen**, bei denen die Makrosporenmutterzelle von nur einer Zellschicht Makrosporangiumgewebe umgeben ist, und zum anderen die **crassinucellaten Samenanlagen**, bei denen die Makrosporenmutterzelle tief im Makrosporangium von mehreren Zellschichten bedeckt liegt.

### 2 Die Entwicklung des Makroprothalliums

Aus den 3 Kernteilungen, die die Makrospore durchläuft, entstehen 8 Kerne, die jedoch nur 7 Zellen bilden. Die größte dieser 7 Zellen enthält 2 Kerne und bildet das

Makroprothallium aus. Aufgrund der sackartigen Struktur wird diese Zelle auch als **Embryosackzelle** bezeichnet, in der sich dann später auch die ersten Schritte der Embryogenese des neuen **Embryos** abspielen.

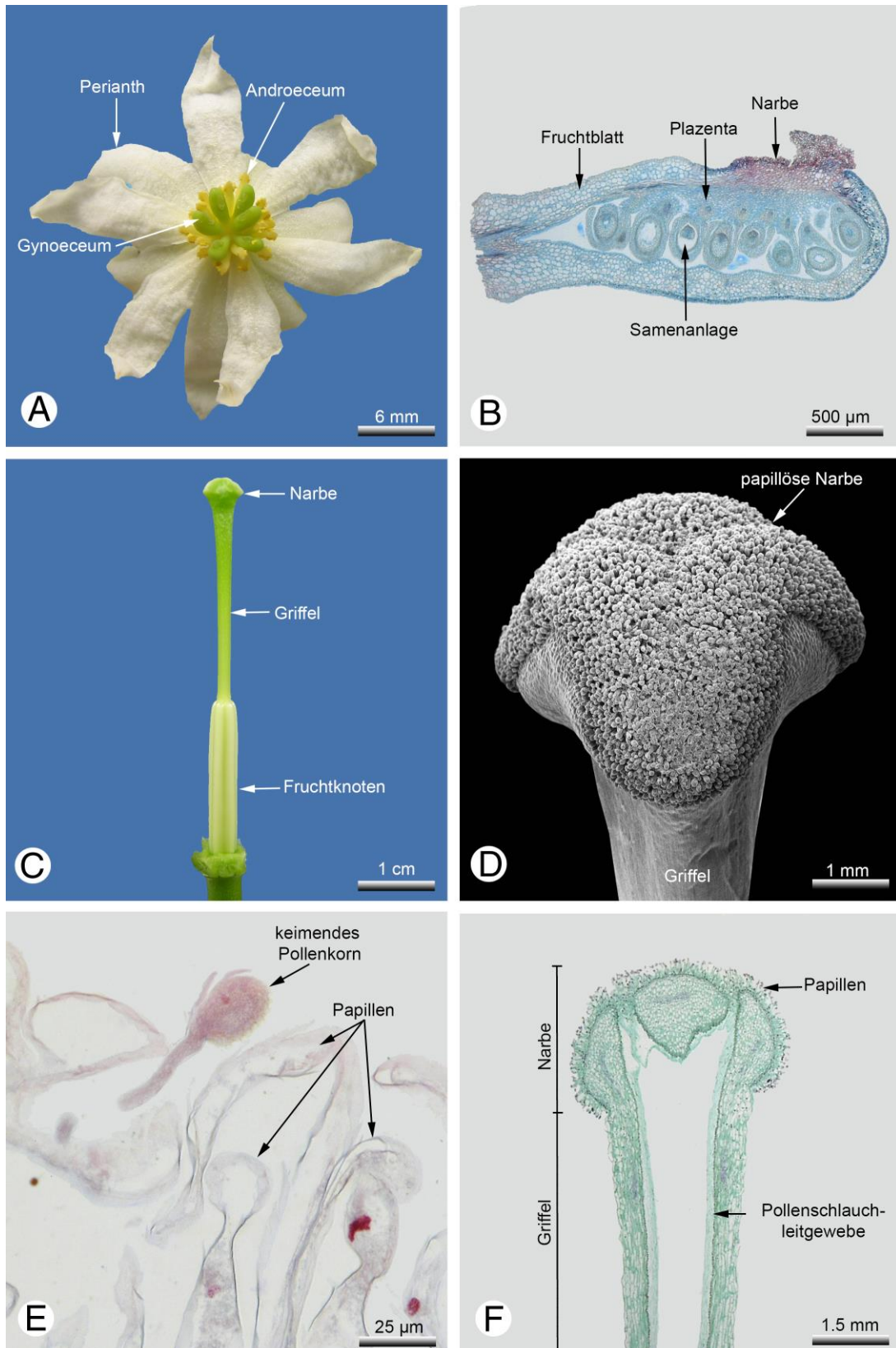
Die übrigen 6 Zellen sind in 2 Dreiergruppen aufgeteilt, welche vollständig innerhalb der Wand der Embryosackzelle liegen. Beide dieser Dreiergruppen können als ein auf 2 Zellen stark reduziertes **Archegonium** mit einer **Eizelle** aufgefasst werden, wobei nur die der **Mikropyle** zugewandte Gruppe ein funktionierendes Archegonium mit einer Eizelle darstellt. Die der Mikropyle gegenüberliegenden Kerne werden als **Antipoden** bezeichnet und sind steril. Die beiden seitlichen Zellen am Archegonium werden aufgrund einer unterstützenden Funktion bei der Befruchtung als **Synergiden** bezeichnet. Die Embryosackzelle, mit den in ihr liegenden Zellen, heißt **Embryosack**. Die im Embryosack liegenden Zellen bleiben stets wandlos. In diesem Stadium der Embryosackentwicklung erfolgt die Befruchtung

### 3 Die Entwicklung des Mikroprothalliums

In den **Pollensäcken** (Mikrosporangien) entwickeln sich einige **primäre Archesporzellen**, aus denen durch weitere Teilungen **Pollenkornmutterzellen** hervorgehen. Die Pollenkornmutterzellen sind zum Zeitpunkt der Meiose von einer Kallosehülle umgeben. Innerhalb des Mikrosporangiums beginnt unmittelbar nach Bildung der Sporenwand die Ausbildung des **Mikroprothalliums**. Dieses beginnt mit einer ersten Teilung in eine generative und eine vegetative Zelle. Artspezifisch erfolgt die Teilung der generativen Zelle in **2 spermatogene Zellen** noch im Mikrosporangium selbst oder erst, wenn der Pollen auf der Narbe gelandet ist.

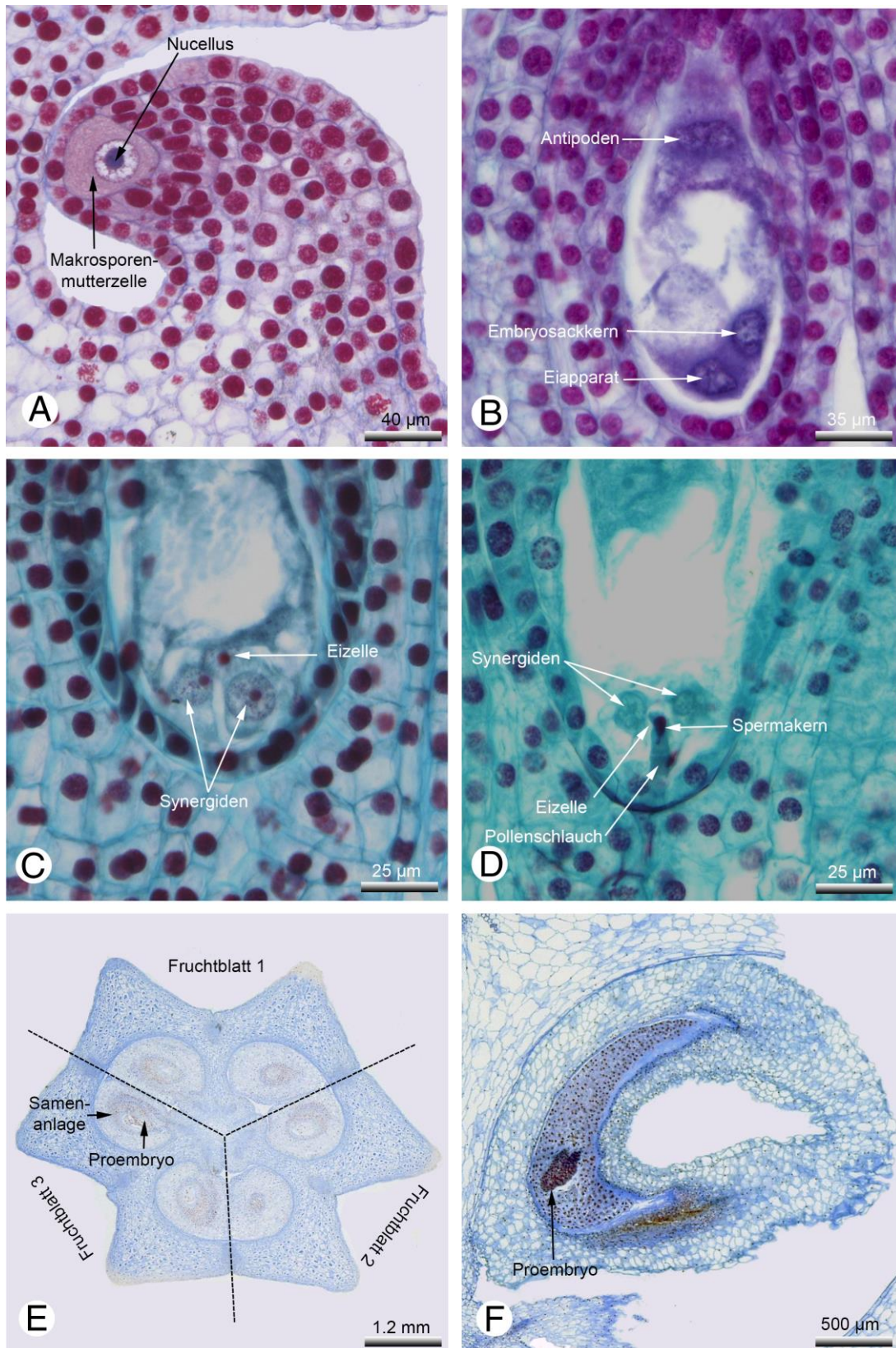
### 4 Pollenkeimung und Befruchtung

Das Pollenkorn **keimt** erst dann, wenn es **auf der Narbe** angekommen ist. Es bildet sich zunächst eine einzellige, unverzweigte, schlauchartige Struktur (**Pollenschlauch**). Diese wächst der **Narbe** entlang und weiter über das vom Karpellrand auf den Plazenten gebildete **Pollenschlauchleitgewebe** zu den Samenanlagen.



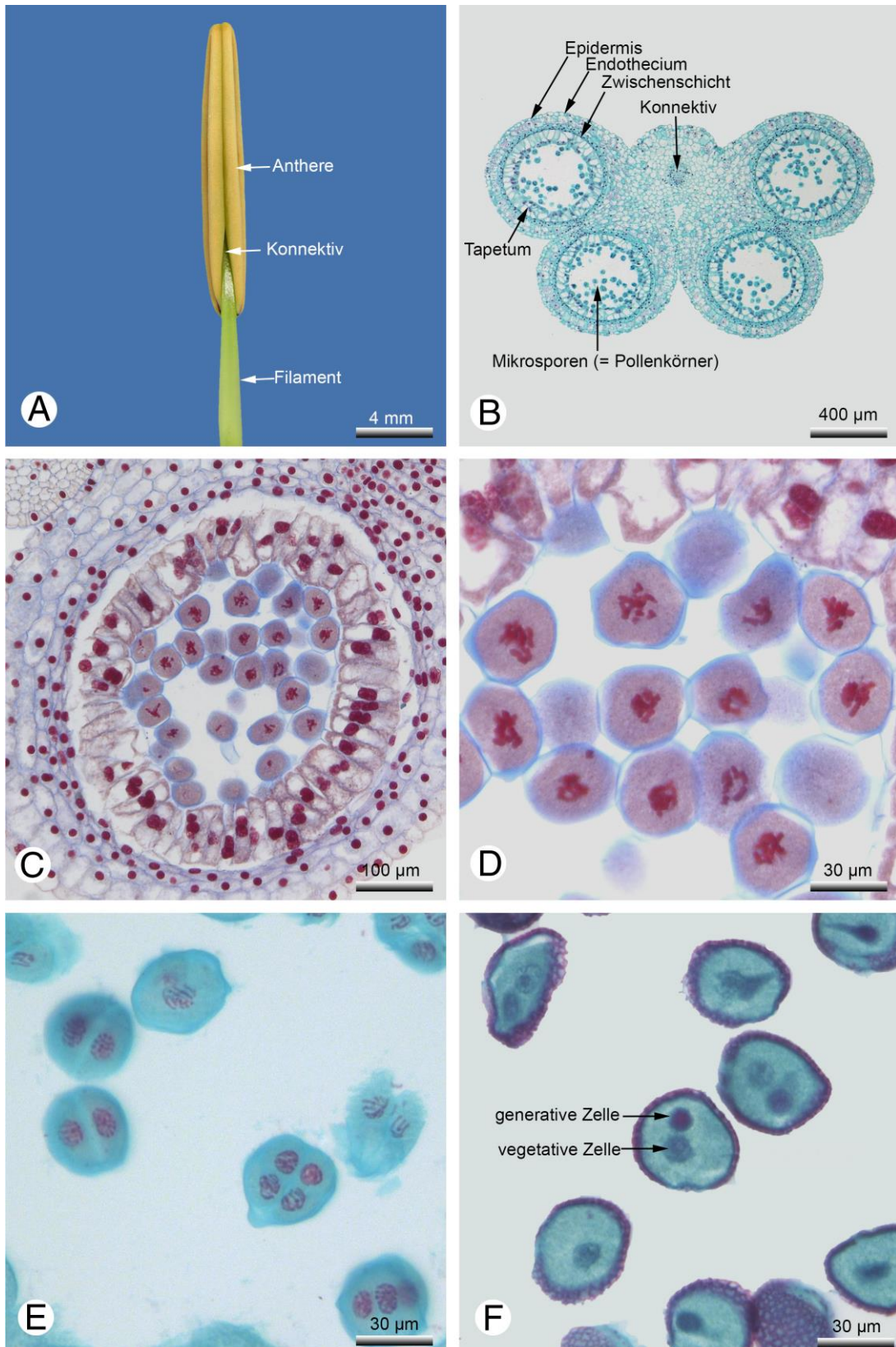
**Fig. 1:** Morphologie und Anatomie des Gynoeceums (Gesamtheit aller Fruchtblätter einer Blüte); **A & B:** *Drimys winteri* (Magellansche Winterrinde); **A:** Blüte mit zahlreichen ursprünglichen Merkmalen wie ungegliederte Blütenhülle (Perigon), zahlreiche, freie schraubig angeordnete Staub- und Fruchtblätter, sowie Narben als rezeptive Strukturen, die auf der Bauchseite der Fruchtblätter (ventral) ausgebildet werden; **B:** Längsschnitt durch ein Fruchtblatt; deutlich erkennbar die ventrale Narbe; **C-F:** *Lilium candidum* (Madonnen-Lilie); **C:** Gynoeceum besteht aus 3 verwachsenen Fruchtblättern (Karpellen); ein stark verlängerter Griffel trägt terminal die Narbe als gemeinsames pollenfangendes Gewebe, von dem aus mehrere Samenanlagen mit Pollen versorgt werden können; **D:** Detail der Narbe; Pollenkörner bleiben an den zahlreiche klebrige Narbenpapillen hängen; **E:** Keimung des Pollenkorns auf der Narbe; **F:** Längsschnitt durch den distalen Bereich eines Griffels mit Narbe; deutlich erkennbar das Pollenschlauchleitgewebe; hierdurch wächst der Pollenschlauch auf die Samenanlagen zu.





**Fig. 2:** Entwicklung der Samenanlage, und Ausbildung des Embryos am Beispiel von *Lilium candidum* (Madonnen-Lilie); **A:** Junge Samenanlage mit großer Makrosporenmutterzelle, aus der später das Makroprothallium hervorgeht; **B:** Befruchtungsfähige Samenanlage in der 8-Kern Phase; 3 Kerne bilden ein fertiles Archegonium unterhalb der Mikropyle (Eiapparat); am antimikropylaren Pol (gegenüber der Mikropyle) bilden 3 Kerne ein steriles Archegonium (Antipoden); die 2 verbliebenen Kerne fusionieren und bilden den diploiden Embryosackkern; **C:** Detail des Eiapparats; die beiden seitlichen Zellen heißen Synergiden, die zentrale heißt Eizelle; **D:** Befruchtung; der Pollenschlauch dringt in den Eiapparat ein, wo die 2 Spermkerne entlassen werden; der erste verschmilzt mit der Eizelle zur diploiden Zygote, der zweite mit dem diploiden Embryosackkern zum sekundären, triploiden Embryosackkern; **E:** Querschnitt durch einen Fruchtknoten in der Proembryophase; der Fruchtknoten wird von 3 verwachsenen Fruchtblättern ausgebildet; **F:** Detail einer befruchteten Samenanlage mit dem sich entwickelnden Proembryo.





**Fig. 3:** Morphologie der Staubblätter und Pollenkörner am Beispiel von *Lilium candidum* (Madonnen-Lilie); **A:** Das Staubblatt (Stamen) besteht aus einem verlängerten Staubfaden (Filament) und den distalen Antheren (Staubbeuteln); Staubfaden und Antheren sind durch das Konnektiv verbunden; **B:** Querschnitt durch eine reife Anthere; Anthere besteht aus 4 Mikrosporangien (Pollensäcken); **C:** Detail eines jungen Mikrosporangiums; **D:** Frühe Prophase in der Pollenkornentwicklung mit zahlreichen Pollenkornmutterzellen, aus denen später eine Pollenkorn-tetrade hervorgeht; **E:** Junge Pollenkorn-tetraden; **F:** Reife Pollenkorn-tetraden in einzelne Pollenkörner (Mikrosporen) zerfallend; Mikrosporen bestehen aus einer großen vegetativen Zelle (bildet später den Pollenschlauch) und einer kleineren generativen Zelle (aus der später 2 spermatogene Zellen hervorgehen).

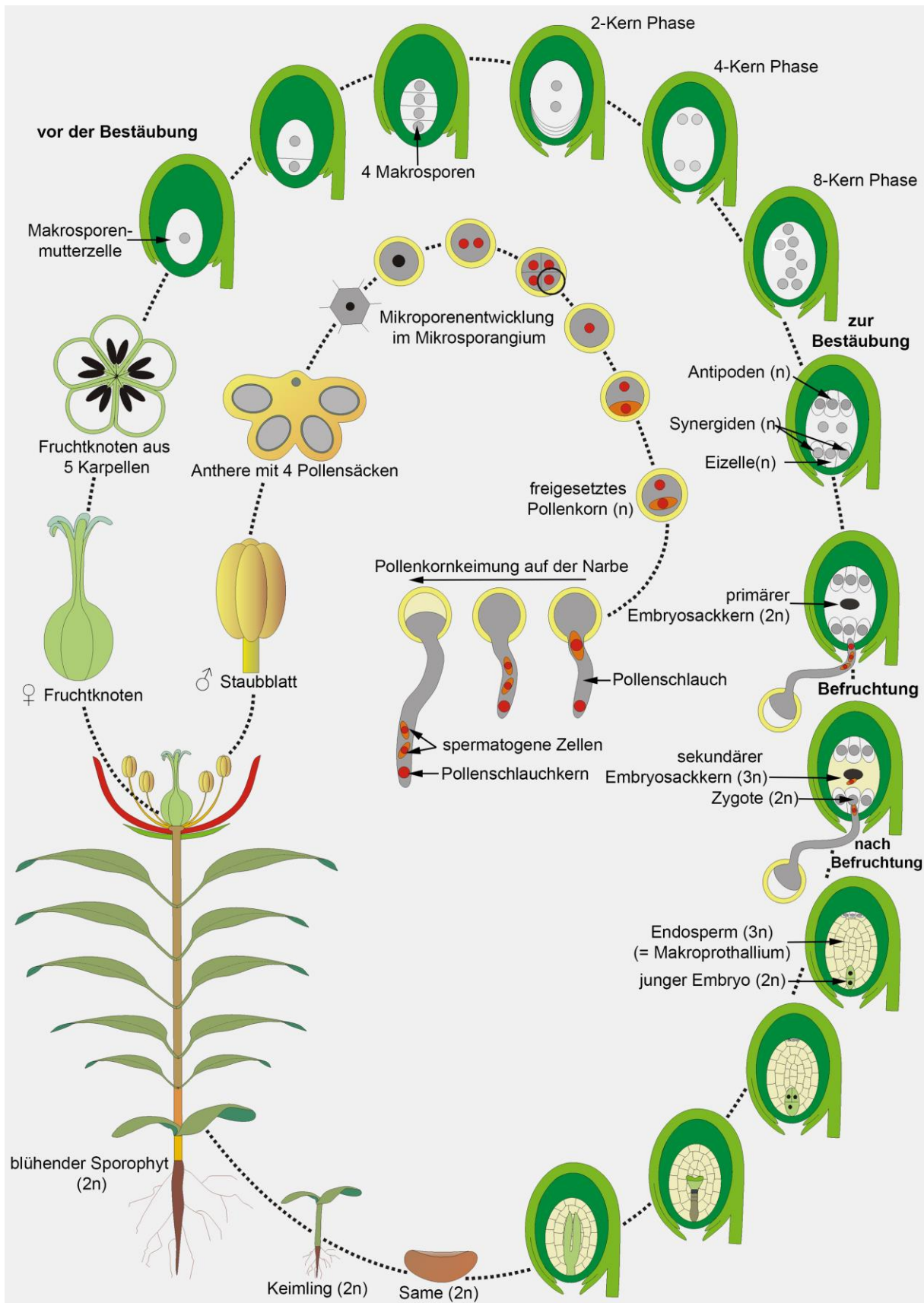


Abb. 4: Übersicht über den Generationswechsel eines zweikeimblättrigen Bedecktsamers (dikotyle Angiosperme).

Dort dringt er durch die Mikropyle in die Samenanlagen ein. Dieser Vorgang wird als **porogame Befruchtung** bezeichnet. Daraufhin öffnet sich der Pollenschlauch und entlässt die beiden generativen, unbegeißelten Spermazellen. Von denen verschmilzt eine mit der Eizelle zur **diploiden Zygote**, der andere mit dem primären, diploiden Embryosackkern zum **triploiden sekundären Embryosackkern**. Aus ihm entwickelt sich das sekundäre, **triploide Endosperm** (Nährgewebe für den Embryo). Daher spricht man bei den Angiospermen auch von einer **doppelten Befruchtung**. Diese repräsentiert eine wichtige **Autapomorphie** (Neuerwerb) der Angiospermen, die sie von den übrigen Samenpflanzen abgrenzt.

## 5 Entwicklung des Endosperms und des jungen Embryos

Die weitere Entwicklung des Endosperms beginnt mit einer Phase der freien Kernteilung. Später ist dieses Endosperm bei allen Angiospermen dann jedoch vollkommen zellig ausgebildet. Die Embryogenese ist wie bei den Gymnospermen auch durch die Bildung eines mehrzelligen, hier allerdings **einzellreihigen Suspensors** gekennzeichnet. Dieser endet mit einer einkernigen Basalzelle. Beides ist am keimungsfähigen Embryo jedoch nicht mehr erkennbar. Nach der Keimung der Samen entwickelt sich aus dem Embryo ein neuer **Sporophyt**.

## 6 Weiterführende Literatur

**BECK C.B. (2010)**. An Introduction to Structure and Development, Plant Anatomy for the Twenty-First Century, 2<sup>nd</sup> ed. – Cambridge University Press, Cambridge.

**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.

**GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996)**. Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3<sup>rd</sup> 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. – Ulmer, Stuttgart.

**KADEREIT J.W, KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021)**: Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl. – Springer, Berlin.

- LEINS P. & ERBAR C. (2010).** Flower and Fruit; Morphology, Ontogeny, Phylogeny; Function and Ecology. – Schweizerbart Science Publishers, Stuttgart.
- RUDALL P. (2007).** Anatomy of Flowering Plants, an Introduction to Structure and Development, 3<sup>rd</sup> ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- STÜTZEL T. (2015).** Botanische Bestimmungsübungen, 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.