

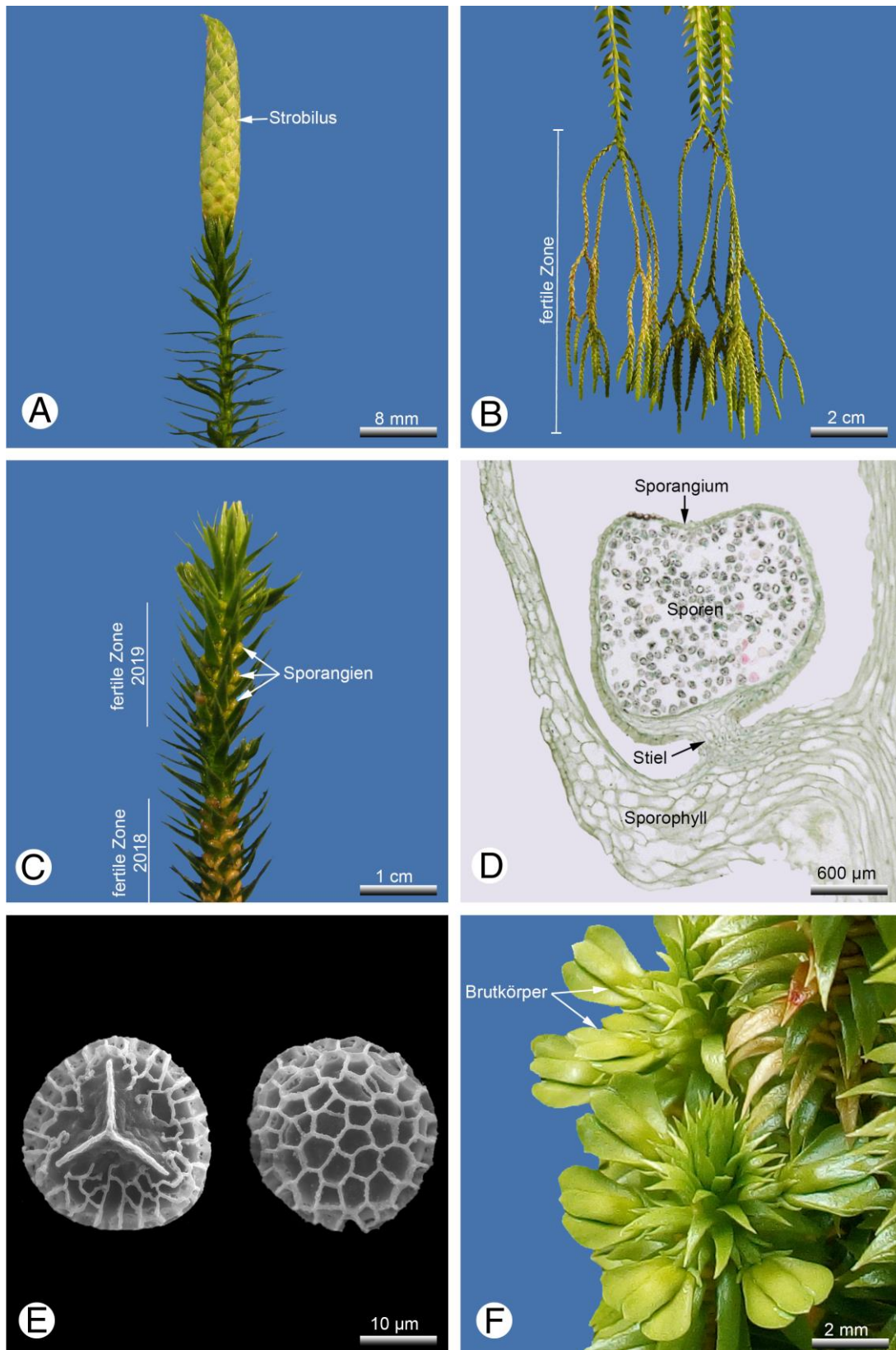
# Generationswechsel

## Lycopodiopsida (Bärlappe)

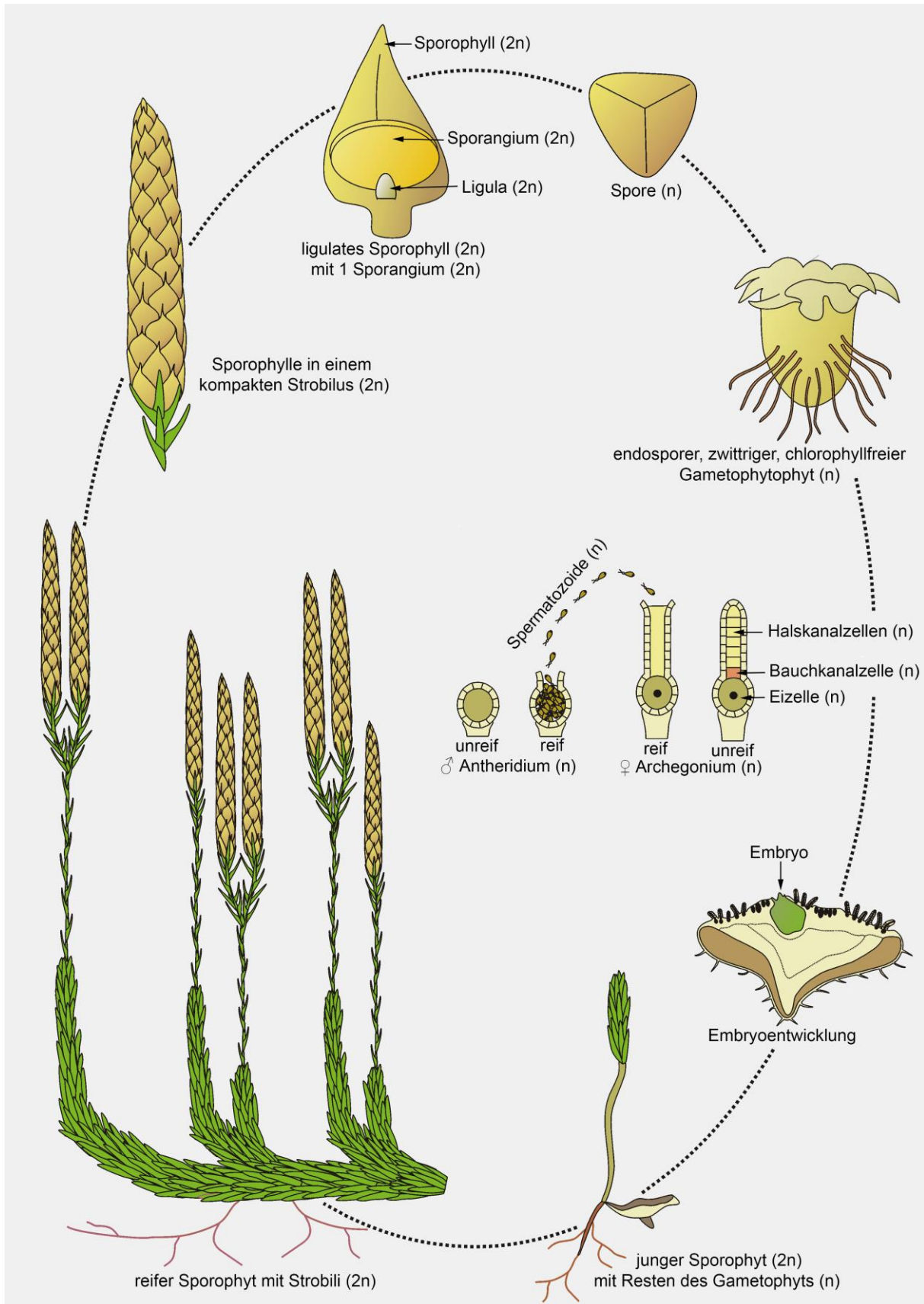
Unter den heutigen Bärlappen kommen sowohl **isospore** (Lycopodiales) als auch **heterospore Gruppen** (Selaginellales, Moosfarne und Isoetales, Brachsenkräuter) vor. Bei isosporen Bärlappen sind die Sporen alle gleich gestaltet. Bei heterosporen Arten werden kleine **männliche Mikrosporen** und große **weibliche Makrosporen** ausgebildet. Gegenüber einer Selbstbefruchtung bei haplomodifikatorischer Geschlechtsdetermination, wie diese z.B. innerhalb der Equisetidae (Schachtelhalme) verbreitet ist, sind die Bedingungen bei heterosporen Bärlappen sowie bei allen übrigen heterosporen Gruppen sowohl unter evolutions- als auch unter reproduktionsbiologischen Gesichtspunkten wesentlich effektiver. Hier erfolgt eine **diplomodifikatorische Geschlechtsdetermination** (Bestimmung des Geschlechts erfolgt in der Diplophase durch entwicklungsbedingte Einflüsse).

### 1 Ausbildung von Heterosporie

Durch die Ausbildung getrenntgeschlechtlicher Prothallien ist gewährleistet, dass die Fremdbefruchtungsrates erhöht und die Homozygotierate herabgesetzt werden kann. Für das Ziel, zwei Prothallien unterschiedlichen Geschlechts zusammenzubringen, gibt es anscheinend nur eine Lösung, da dieses Problem in verschiedenen taxonomischen Gruppen nahezu übereinstimmend gelöst wurde, nämlich die Evolution der **Heterosporie**. Es werden Sporen unterschiedlicher Größe hervorgebracht, kleine **männliche Mikro-** und große **weibliche Makrosporen**. Diese werden in getrenntgeschlechtlichen Sporangien ausgebildet, die weiblichen in **Makro-**, die männlichen in **Mikrosporangien**. Die Makrospore ist im Vergleich zu den männlichen Mikrosporen nicht nur wesentlich größer, sondern auch schwerer und vor allem unbeweglicher. Sie wird meist nur über sehr geringe Distanzen ausgebreitet. Daher lebt ein Großteil der heterosporen Pteridophyten (Farne und Farnverwandte) amphibisch bzw. aquatisch (*Salvinia*, *Pilularia*, *Marsilea*, *Azolla*, *Isoetes*). Diese Lebensweise begünstigt die Ausbreitung der Makrosporen durch Wasser und wohl auch durch Wassertiere (v.a. Wasservögel). Die Gattung *Selaginella* (Moosfarn) gehört zu den wenigen nicht aquatisch lebenden heterosporen Bärlappen.



**Fig. 1:** Morphologie der reproduktiven Strukturen bei isosporen Bärlappen; **A:** *Lycopodium annotinum* (Sprossender Bärlapp); Sporophylle in aufrechten, kompakten Strobili; die Sprossachse schließt ihre Entwicklung mit der Ausbildung eines solchen Strobilus ab; **B:** *Lycopodium phlegmarioides*; bei dieser epiphytischen, tropischen Art sind die Sporophylle in langen, hängenden Strobili ausgebildet; **C:** *Huperzia selago* (Tannenbärlapp); fertile Sporophylle werden im terminalen Bereich diesjähriger Sprossachsen ausgebildet; ein terminaler Strobilus fehlt; daher kann die Sprossachse in der kommenden Vegetationsperiode erneut austreiben; **D:** *Lycopodium annotinum* (Sprossender Bärlapp); Längsschnitt durch ein Sporophyll; Sporangium im unteren Drittel auf der Oberseite des Sporophylls, kurz gestielt; **E:** *Diphasiastrum tristachyum* (Zypressen-Bärlapp); Isoporie; alle Sporen sind gleichgestaltet; keine Differenzierung in Mikro- und Makrosporen (rasterelektronenmikroskopisches Bild); **F:** *Huperzia lucidula* - Leuchtender Tannenbärlapp; neben der generativen (sexuellen) kommt auch noch eine vegetative (asexuelle) Vermehrung über Brutkörperchen vor; vegetative Vermehrung = Klonierung.



**Abb. 2:** Übersicht über den Generationswechsel eines isosporen Bärlapps am Beispiel von *Lycopodium annotinum* (Sprossender Bärlapp).

## 2 Ausbildung der Gametophyten

Aus den Makrosporen gehen große **Makroprothallien** hervor. Aufgrund ihrer Größe können diese später auch zur ersten Versorgung des zunächst noch heterotrophen Sporophyten beitragen. Das Makroprothallium bildet ausschließlich **Makrogametangien** (Archegonien) aus. Diese enthalten nur einen einzigen **Makrogameten**, die **Eizelle**. Im Gegensatz zu den Makrosporangien bilden die **Mikrosporangien** massenhaft deutlich kleinere männliche **Mikrosporen**. Die Mikroprothallien sind bis auf ein einziges **Mikrogametangium** (Antheridium) reduziert. Die Mikrosporen können aufgrund ihrer geringen Größe erheblich weiter ausgebreitet werden, wodurch die Wahrscheinlichkeit steigt, eine fremde Makrospore zu treffen.

Die Heterosporie hat jedoch nicht nur Vorteile, sondern auch entscheidende Nachteile. So werden stets zwei Sporen verschiedenen Geschlechts benötigt, um einen neuen Sporophyten zu bilden. Eine intraspezifische Selbstbefruchtung ist daher vollkommen ausgeschlossen, was für einzelnstehende Individuen durchaus zum Problem werden kann.

## 3 Ausbildung von Mikro- und Makrosporen

Bei den Selaginellen (Moosfarne) ist der heterospore Befruchtungsmodus optimal ausgebildet. Dabei befinden sich die männlichen Mikrosporangien im distalen Bereich der zapfenartigen Sporophyllstände, die weiblichen Makrosporangien hingegen im stets unterhalb dieser. Während in den vegetativen Bereichen eine deutliche Anisophyllie ausgebildet ist, fehlt diese im Bereich der Sporophyllstände. Die Sporophylle sind hier alle gleich gestaltet und vierzeilig angeordnet.

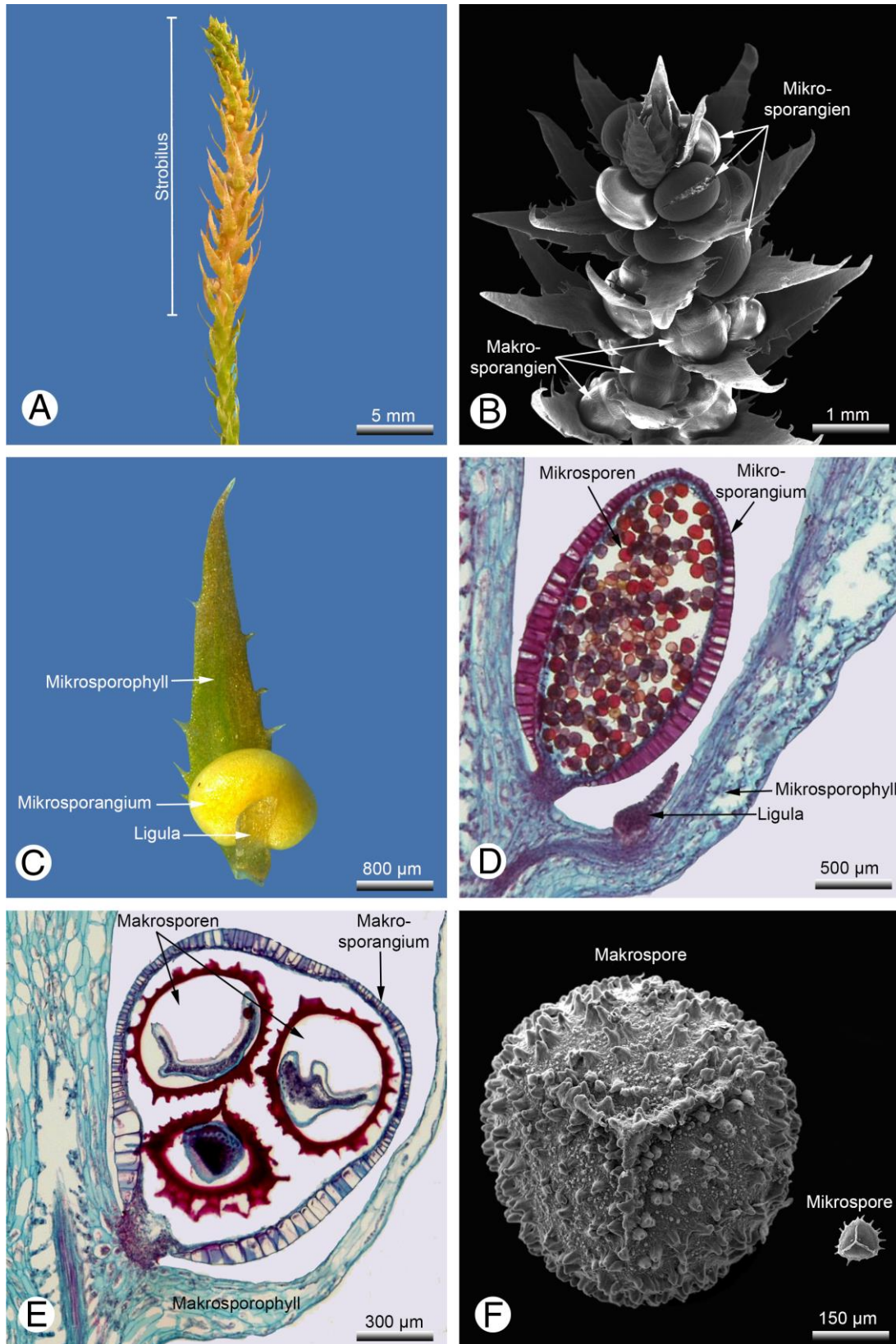
Bereits in sehr frühen Entwicklungsstadien ist ein deutlich von der Sporangienwand abgrenzbares **Arch espor** (sporogenes Gewebe im Inneren des Sporangiums) ausgebildet. Die Sporangienwand ist in den späteren Stadien deutlich dreischichtig aufgebaut, wobei die innerste Schicht funktionell ein sich nicht auflösendes **Sekretionstapetum** repräsentiert, dessen plasmareiche Zellen durch die Zellwände Stoffe transportieren, die an der Ausbildung der Sporenwand beteiligt sind. Später dient es auch zur Versorgung der Sporen. In den Mikrosporangien gehen aus dem Arch espor zahlreiche Mikrosporenmutterzellen hervor, von denen fast alle zur

weiteren Entwicklung gelangen und nach Durchlaufen der Meiose **Mikrosporentetraden** bilden. Im Makrosporangium gehen ebenfalls zahlreiche Makrosporenmutterzellen aus dem Archespor hervor. Jedoch kommt hier im Unterschied zu den Mikrosporangien nur eine Makrosporenmutterzelle zur Weiterentwicklung, sodass letztendlich in jedem Makrosporangium nur eine **Makrosporentetrade** ausgebildet wird. Das Makrosporangium ist durch die sich nach außen abzeichnende Form der Makrosporentetrade meist leicht vom Mikrosporangium unterscheidbar.

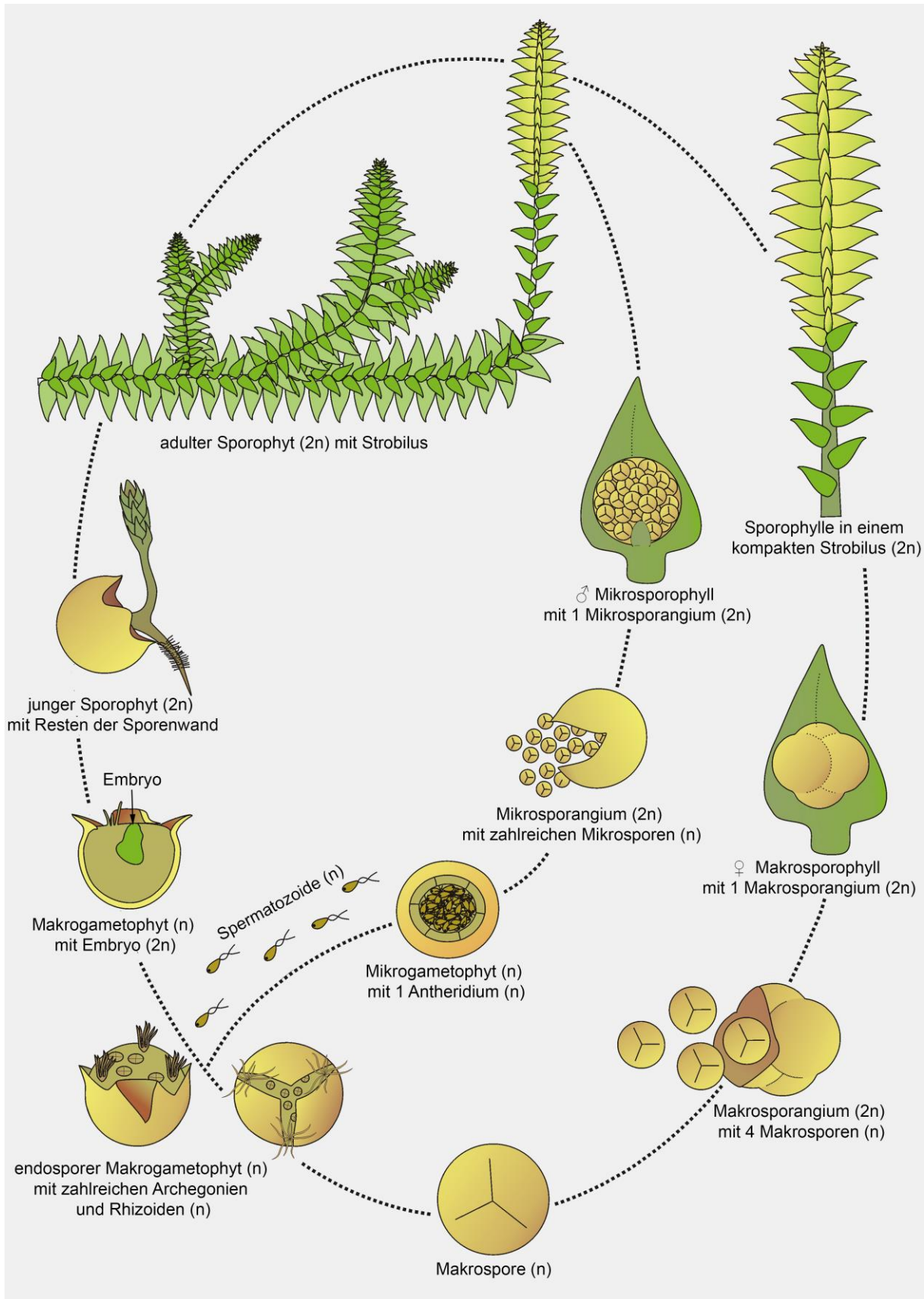
## 4 Entwicklung von Mikro- und Makroprothallien

Die Entwicklung der Mikro- und Makroprothallien findet zunächst innerhalb der geschlossenen der Sporenwand (**Endosporie**) und innerhalb des Sporangiums statt. So sind die Prothallien durch die Sporenwand gut vor Austrocknung geschützt. Die Entwicklung des Makroprothalliums beginnt in der Makrospore mit einer Phase von freien Kernteilungen, ohne dass unmittelbar eine Zellwandbildung erfolgt. Erst in weiteren Entwicklungsschritten werden die Zellwände ausgebildet, sodass letztendlich die gesamte Makrospore mit zelligem Prothalliumgewebe ausgefüllt ist. Auf dem Makroprothallium entwickeln sich die Archegonien, welche durch ein Aufplatzen der Makrosporenwand später frei exponiert werden. Die Makrospore öffnet sich dabei dreiklappig. Das chlorophyllfreie Prothallium quillt leicht aus der geöffneten Makrospore heraus. In diesem Stadium werden einige in Büscheln angeordnete Rhizoide hervorgebracht, die der Aufnahme von Wasser- und Nährelementen dienen. Zu diesem Zeitpunkt kann die Befruchtung erfolgen.

In den männlichen Mikrosporen ist das Prothallium noch stärker reduziert als in den weiblichen Makrosporen und dient allein der Produktion der **Gameten** (Keimzellen). Im Zuge der Evolution wurde es fortlaufend bis auf das **Antheridium** reduziert. Von den 10-12 aus mitotischen Teilungen hervorgegangenen Prothalliumzellen ist eine Zelle steril, die eine **funktionslose Rhizoidzelle** darstellt. Die übrigen Zellen bilden ein **einziges Antheridium** aus, das aus 8 Wandzellen besteht. Aus den spermatogenen Zellen entwickeln sich später die begeißelten, **polyciliaten Spermatozoiden**. Wie auch die Makrospore öffnet sich die Mikrospore durch ein Aufplatzen der Sporenwand. Das Öffnen erfolgt zum Zeitpunkt der Spermatozoidreife.



**Fig. 3:** Morphologie der reproduktiven Strukturen bei heterosporen Bärlappen am Beispiel von *Selaginella selaginoides* - Gezählter Moosfarne; **A:** Strobilus zum Zeitpunkt der Sporenentlassung; die Sprossachse endet mit der Ausbildung eines zapfenartigen Sporophyllstands (Strobilus); **B:** Aufsicht auf einen reifen Strobilus; die Mikrosporangien werden in terminalen Bereichen angelegt, die Makrosporangien unterhalb der Mikrosporangien (rasterelektronenmikroskopisches Bild); **C:** Aufsicht auf ein Mikrosporophyll; Mikrosporophyll mit nur einem Mikrosporangium; Mikrosporangien leicht von einer Ligula verdeckt, diese dient der zusätzlichen Aufnahme von Wasser- und Nährelementen; **D:** Längsschnitt durch ein Mikrosporophyll; im Mikrosporangium zahlreiche Mikrosporentetraden; **E:** Längsschnitt durch ein Makrosporophyll mit einem Makrosporangium; Makrosporangium mit nur einer Makrosporentetrade; **F:** Heterospore mit deutlichem Sporendimorphismus; Makrospore im Vergleich zur Mikrospore riesig (rasterelektronenmikroskopisches Bild).



**Abb. 4:** Übersicht über den Generationswechsel eines heterosporen Bärlapps am Beispiel von *Selaginella selaginoides* - Gezählter Moosfarne.

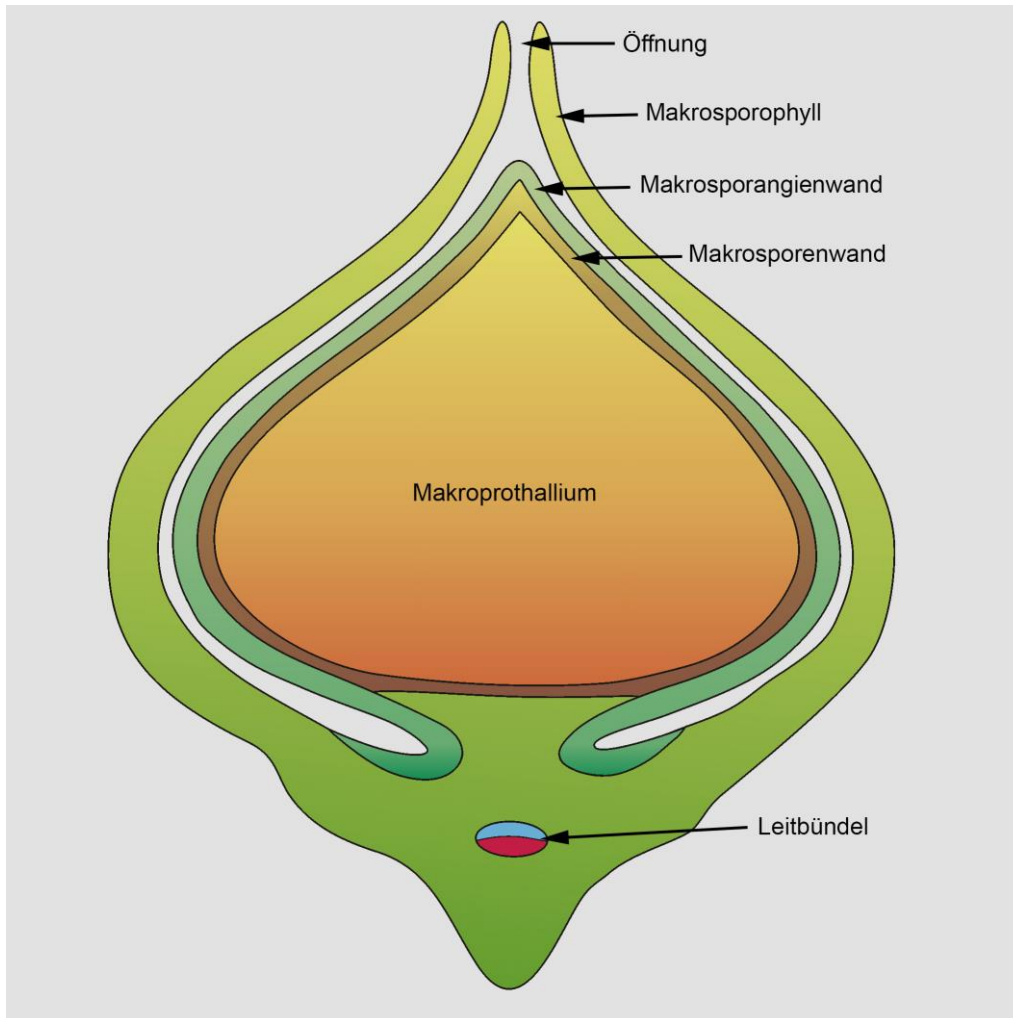
## 5 Befruchtung bei heterosporen Bärlappen

Bei den Selaginellen muss die aus dem Mikrosporangium freigesetzte Mikrospore in das geöffnete Makrosporangium hineinfallen. Dabei rutschen die Mikrosporen zwischen den Sporophyllen hindurch bzw. die Sprossachse herab und bleiben am Rand oder direkt auf der aufgesprungenen Makrospore liegen. Dies wird durch die entsprechende Position der Mikro- und Makrosporangien im Strobilus erzielt, mit Mikrosporangien im terminalen Bereich, und Makrosporangien stets unterhalb dieser in basalen Bereichen. Wenn nun Regen- oder Tautropfen auf die Makrospore treffen, wird also auch die Mikrospore mit Wasser benetzt. Durch Feuchtigkeit platzt nun die Mikrosporenwand auf. Da das Mikroprothallium zu diesem Zeitpunkt schon lange degeneriert ist, sind nur noch die begeißelten Spermatozoiden vorhanden. Diese werden nun freigesetzt und können aktiv im Wasserfilm zu den Archegonien und der darin enthaltenen Eizelle schwimmen. Dieser Befruchtungsmodus hat den großen Vorteil, dass hier bereits ein kleiner Wassertropfen ausreicht, um die Befruchtung zu ermöglichen. Der sich aus der diploiden Zygote entwickelnde junge Sporophyt ist zu Beginn noch heterotroph und wird daher noch einige Zeit durch das große Makroprothallium ernährt. Erst wenn das erste "Wurzeln" ausgebildet wird, das sich zwischen den Sporophyllen hindurchschiebt, ist der junge grüne Sporophyt ein eigenständig lebensfähiger, photoautotropher Organismus.

## 6 Samenbildungen bei fossilen Arten

Einige ausgestorbene, jedoch fossil gut dokumentierte Bärlappgewächse wie die Lepidocarpaceae (Lepidodendrales) und Miadesmiaceae (Selaginellales) brachten bereits einfache, samenartige Strukturen hervor und werden daher als **Samenbärlappe** bezeichnet und – obwohl nicht näher miteinander verwandt – unter der Bezeichnung "Lepidospermae" zusammengefasst. Die Lepidospermae lebten vom Oberdevon bis zum Perm mit Höhepunkt im Karbon. Bei den Lepidocarpaceae, z. B. bei *Lepidocarpon*, handelte es sich um Bäume, bei *Miadesmia* aus den Miadesmiaceae hingegen um *Selaginella*-artige Kräuter. Bei den Samenbärlappen standen zahlreiche schraubig-dachziegelig angeordnete Sporophylle in Sporophyllzapfen, die äußerlich denen der Koniferen sehr ähnelten. Bei den Lepidospermae fand die Befruchtung der Makrospore bereits vor dem Herausfallen der Makrospore aus dem offenen Makrosporangium statt. Das Makrosporophyll legte sich als zusätzliche schützende Hülle ringsum das Makrosporangium.





**Abb. 5:** *Lepidocarpon lomaxi* – Samenbärlapp; bei dieser ausgestorbenen Art aus der Gruppe der Bärlappbäume (Lepidodendrales) war die Makrospore von zwei weiteren Hüllen umschlossen, der Makrosporangienwand und Blattgewebe des Makrosporophylls (nach HIRMER 1927, modifiziert)

Dabei stellte das umhüllende Makrosporophyll keine geschlossene Struktur dar, sondern war an der Spitze geöffnet, sodass immer noch Mikrosporen in das Makrosporangium eingetragen werden konnten. Bei einigen Arten kam nur eine Makrospore aus der Makrosporentetrade zur Entwicklung. Das ganze Organ verblieb zunächst auf der Pflanze und kam auch dort zur Entwicklung. An der Bildung der "Samenschale" war neben der Makrosporangienwand auch die umgebende Hülle des Makrosporophylls beteiligt. Es bestehen jedoch deutliche Unterschiede zu den Samen der Spermatophyta (Samenpflanzen). Der wohl wichtigste Schritt zur Evolution der Samenbärlappe war die Verlagerung der Sporangien auf die Oberseite der Sporophylle in eine entsprechend exponierte Lage, wie dies rezent bei vielen Bärlappen (z.B. *Selaginella*, Moosfarn) auch noch der Fall ist. Nur so konnte sichergestellt werden, dass die Mikrospore auch in das geöffnete Makrosporangium hineinfallen konnte. Eine vor Regen geschützte Position der Sporangien auf der Unterseite der Sporophylle, wie bei Farnen, wäre in diesem Fall hinderlich gewesen.

## 7 Weiterführende Literatur

- ACHELE D. & SCHWEGLER H.W. (1999).** Unsere Moos- und Farnpflanzen. – Kosmos, Stuttgart.
- BENNERT H.W., HORN K. & BENEMANN J. (1999).** Die seltenen und gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands. – Landwirtschaftsverlag, Münster.
- 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.
- ESSER K. (1992).** Kryptogamen II, Moose, Farne. – Springer, Berlin, Heidelberg.
- FIELD A.R. (2020).** Classification and typification of Australian lycophytes and ferns based on Pteridophyte Phylogeny Group classification PPG I. – *Aust. Syst. Bot.* **33**(1): 1-102.
- FISCHER E. (2009).** Protracheophyta (Horneophytosida), Tracheophyta p.p.: Rhyniophytina, Lycophytina, “Trimerophytina“, Moniliformopsis (“Pteridophyta“), Radiatopses (Progymnospermopsida). – In: FREY W. (ed.): Syllabus of plant families, ADOLF ENGLERS’s Syllabus der Pflanzenfamilien, 13<sup>th</sup> ed. – Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- 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.
- HIRMER M. (1927):** Handbuch der Paläobotanik. Band I: Thallophyta, Bryophyta Pteridophyta. – Oldenbourg, München.
- 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.
- PPG I. (2016).** A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. – *J. Syst. Evol.* **54**(6): 563-603.
- PROBST W. (1986).** Biologie der Moos- und Farnpflanzen. – Quelle und Meyer, Wiesbaden.
- TAYLOR T.N., TAYLOR E.L. & KRINGS M. (2009).** Paleobotany, the biology and evolution of fossil plants. 2<sup>nd</sup> ed. – Academic Press, Burlington, London, San Diego, New York.
- WILSON N.S. & ROTHWELL G.W. (1993).** Palaeobotany and the Evolution of Plants, 2<sup>nd</sup> ed. – Cambridge University Press, Cambridge.