

Generationswechsel

Polypodiopsida (Farne i.e.S.)

Im Unterschied zu den Moosen haben die Farne einen anderen Evolutionsweg beschritten. Der Generationswechsel ist hier zwar in einem gewissen Maße ebenfalls wasserabhängig, aber in seiner Gesamtheit gegenüber den Moospflanzen in einer deutlich reduzierten Form.

1 Ausbildung der Sporangien

Die Sporangien werden in der Regel nicht einzeln, sondern in Gruppen (**Sori**) ausgebildet. Der Sorus besteht aus einer **zentraler Plazenta**, an der zahlreiche Sporangien ausgebildet werden. Die Sori sind oft durch einen pergamentartigen "Schleier" (**Indusium**) geschützt. Erst kurz vor der Sporangienreife schrumpft das Indusium durch Eintrocknen und ermöglicht die freie Exposition der Sporangien. Die Sporangien inserieren i. d. R. auf der Unterseite großer, meist gefiederter Makrophylle, die bei den Farnen als **Wedel** (Farnwedel) bezeichnet werden. Da diese grünen Wedel einerseits der Assimilation (Ernährung) dienen, andererseits aber auch der Sporenproduktion (Vermehrung) werden diese als **Trophosporophylle** bezeichnet. Vergleichsweise wenige Arten zeigen einen **Wedeldimorphismus**. Hier gibt es eine Funktionstrennung in der Belaubung in grüne Ernährungsblätter (**Trophophylle**), die der Assimilation dienen, und stark reduzierte Sporenblätter (**Sporophylle**), die überwiegend der Sporenproduktion dienen.

2 Ausgestaltung der Sporangien

Aufgrund der Struktur der Sporangienwand lassen sich die Farne in zwei Gruppen einteilen. Im entwicklungsgeschichtlich ursprünglichen Fall ist diese Wand mehrschichtig, solche Farne werden als **eusporangiat** bezeichnet. Der Großteil der in Mitteleuropa heimischen Farnpflanzen weist hingegen eine einschichtige Sporangienwand auf (**leptosporangiat**). Das Wegschleudern bzw. die Freisetzung der Sporen aus dem reifen Sporangium wird durch den Öffnungsmechanismus des **Anulus**, eine das Sporangium bogig umfassende Zellreihe mit stark verdickten Radial- und Basalwänden, bewirkt.

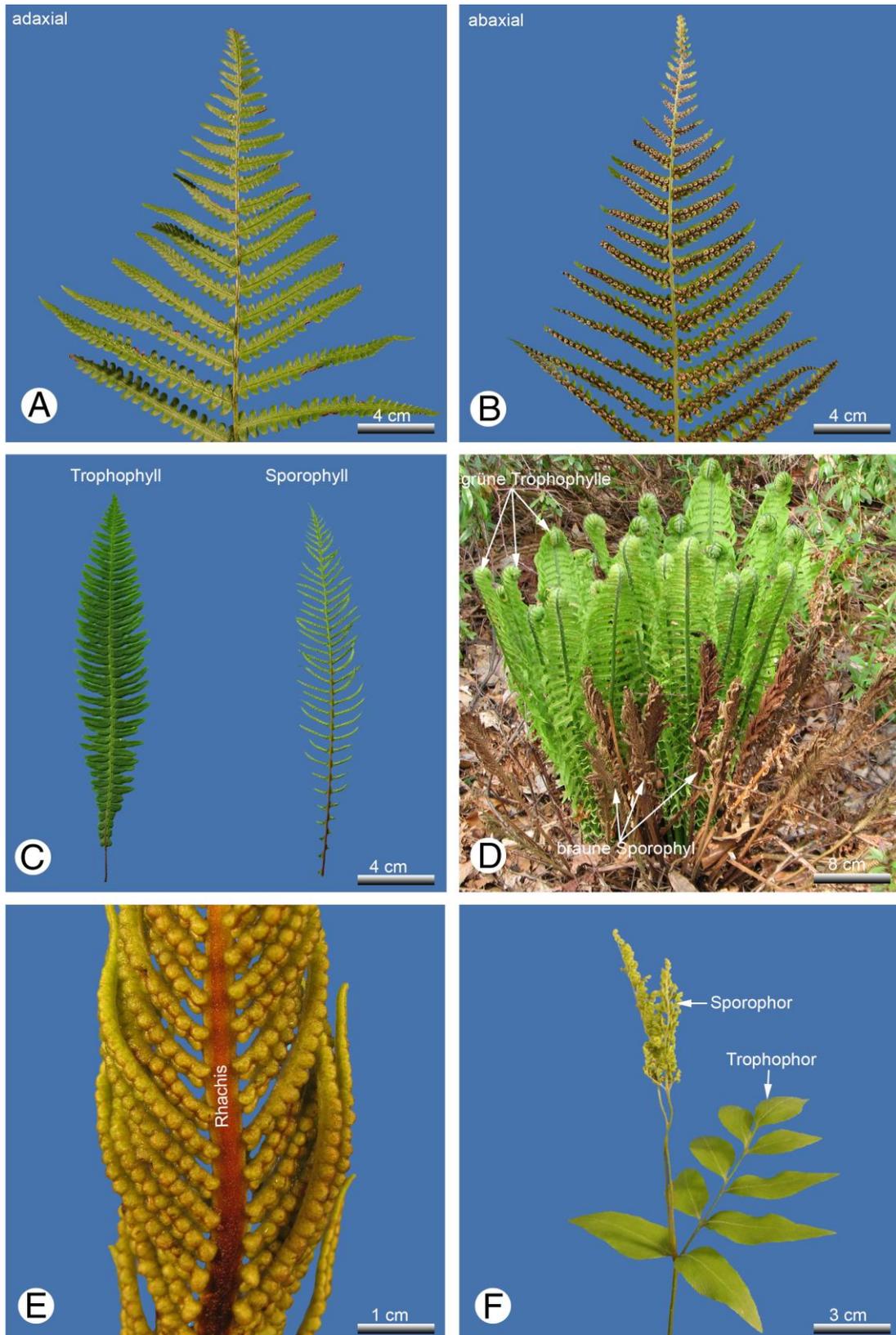


Fig. 1: Anordnung der Sporangien; **A & B:** *Dryopteris filix-mas* (Gewöhnlicher Wurmfarne); Trophosporophylle; Blätter, die sowohl der Photosynthese als auch der Sporenproduktion dienen; Sporangien in zahlreichen Sori auf der Unterseite ausgebildet; **A:** Blattoberseite; **B:** Blattunterseite mit Sori; **C:** *Blechnum spicant* (Rippenfarne); Blattdimorphismus mit Blättern die ausschließlich der Photosynthese dienen (Trophophylle) und Blätter die hauptsächlich der Sporenproduktion dienen (Sporophylle); **D & E:** *Matteuccia struthiopteris* (Straußenfarne); **D:** Deutlicher Blattdimorphismus mit grünen Trophophyllen und braunen Sporophyllen; **E:** Detail eines Sporophylls; die seitlichen Fiederblättchen sind dicht mit Sporangien besetzt; **F:** *Anemia flexuosa*; innerhalb eines Blattes gibt es einen sterilen grünen laubigen Abschnitt (Trophophor) und einen fertilen, stark reduzierten Abschnitt (Sporophor).

Durch die Lage auf der Wedelunterseite und die Ausbildung eines Indusiums sind die Sporangien gut vor Regen geschützt. Wegen der Größe des Sporophyten ist die Fallstrecke der Sporen bis zum Boden länger als bei Moosen, wodurch die Ausbreitung durch Wind deutlich verbessert ist.

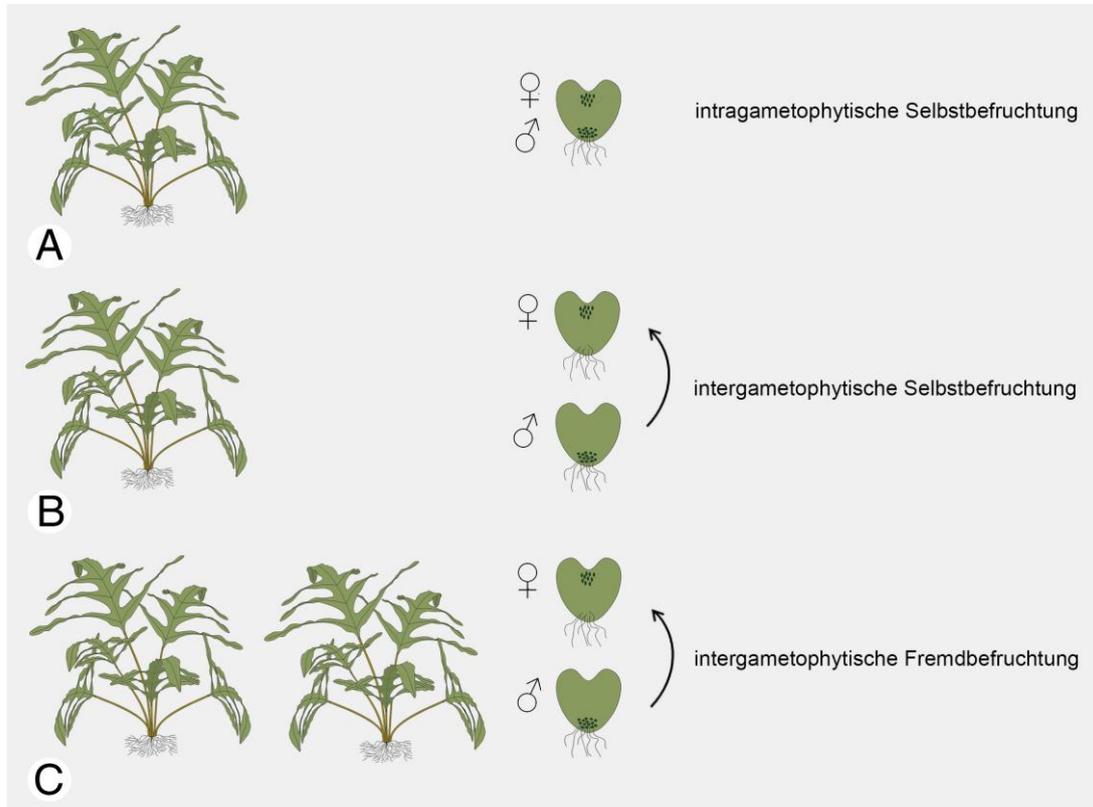


Abb. 2: Befruchtungsformen bei Farnen; **A:** Intragametophytische Selbstbefruchtung; Gameten eines zwittrigen Prothalliums verschmelzen miteinander; **B:** Intergametophytische Selbstbefruchtung; Gameten zweier eingeschlechtlicher Prothallien verschmelzen; Prothallien jedoch aus den Sporen eines gemeinsamen Sporophyten hervorgegangen; **C:** Intergametophytische Fremdbefruchtung; Gameten zweier Prothallien verschmelzen miteinander; Prothallien stammen von verschiedenen Sporophyten (genetische Neukombination).

3 Ausbildung der Gametophyten

Bei den Polypodiales sind die **Meiosporen** (durch Meiose [Reduktionsteilung] entstandene haploide Spore) alle gleich groß (**isospor**) und niemals geschlechtlich determiniert. Der sich aus der Spore entwickelnde **Gametophyt** ist zwittrig und wird auch als **Vorkeim (Prothallium)** bezeichnet. Aufgrund unterschiedlicher Reifungszeitpunkte von **Antheridien** (männliche Gametangien, die die Spermatozoiden ausbilden) und **Archegonien** (weibliche Gametangien, die die Eizellen ausbilden) ist es möglich, die (ungünstige) Selbstbefruchtungsrate (**Homozygotie**) herabzusetzen. Lediglich die Arten der Ordnung Salviniales (Wasserfarne) sind heterospor, mit einer Differenzierung der Sporen in große weibliche Makrospore (bilden Makroprothallien mit Archegonien) sowie in kleine männliche Mikrosporen (bilden Mikroprothallien mit Antheridien). Die Gametangien

sind auf die Unterseite des Gametophyten verlagert. Dies hat den Vorteil, dass sich die Spermatozoiden frei in dem Wasserfilm zwischen Gametophyt und Substrat bewegen können. Eine Spritzwasserausbreitung ist hier somit überflüssig.

4 Befruchtungsmodi

Bei Farnen lassen sich drei verschiedene Befruchtungsformen unterscheiden: Bei der **intragametophytischen Selbstbefruchtung** verschmelzen die Gameten eines zwittrigen Prothalliums miteinander. Bei der **intergametophytischen Selbstbefruchtung** kommt es zur Verschmelzung der beiden Gameten zweier eingeschlechtlicher Prothallien, die sich jedoch aus den Sporen eines gemeinsamen Sporophyten entwickelt haben. Nur bei der **intergametophytischen Fremdbefruchtung** kommt es zu genetischen Neukombinationen. Hier verschmelzen die Gameten zweier Prothallien miteinander, die von verschiedenen Sporophyten abstammen. Dies setzt aber voraus, dass die Gametophyten eng genug beieinander wachsen.

5 Sporophytische Dominanz

Der junge Sporophyt entwickelt sich zunächst auf der Unterseite des Prothalliums, bevor er dieses überwächst. Im Unterschied zum Moossporophyten, der nach einem zeitlich stark begrenzten Zeitraum der Sporenproduktion abstirbt, kann der Farnsporophyt über viele Jahre hinweg Sporen bilden. Dabei werden in jedem Sporangium der höher entwickelten Farne 64 Sporen gebildet. Im Gegensatz zu Moospflanzen überwächst bei den Farnen der Sporophyt den Gametophyten. Letzterer stirbt bereits nach kurzer Zeit ab. Der höhere Materialaufwand für einen **langlebigen Sporophyten** rechnet sich durch das **vielfache Bilden von Sporen**. So entstanden bei den Farnpflanzen erstmals innerhalb der Evolution der Landpflanzen auch baumartige Wuchsformen.

Die relative Abhängigkeit des Generationswechsels der Farne von Feuchtigkeit beim Übergang von der gametophytischen zur sporophytischen Generation erlaubt noch nicht (bis auf wenige Ausnahmen) die Besiedlung trockener Standorte. Aber bereits innerhalb der Farnpflanzen lassen sich Progressionsreihen erkennen, die sich diesbezüglich den Verhältnissen bei den Spermatophyta (Samenpflanzen) annähern.

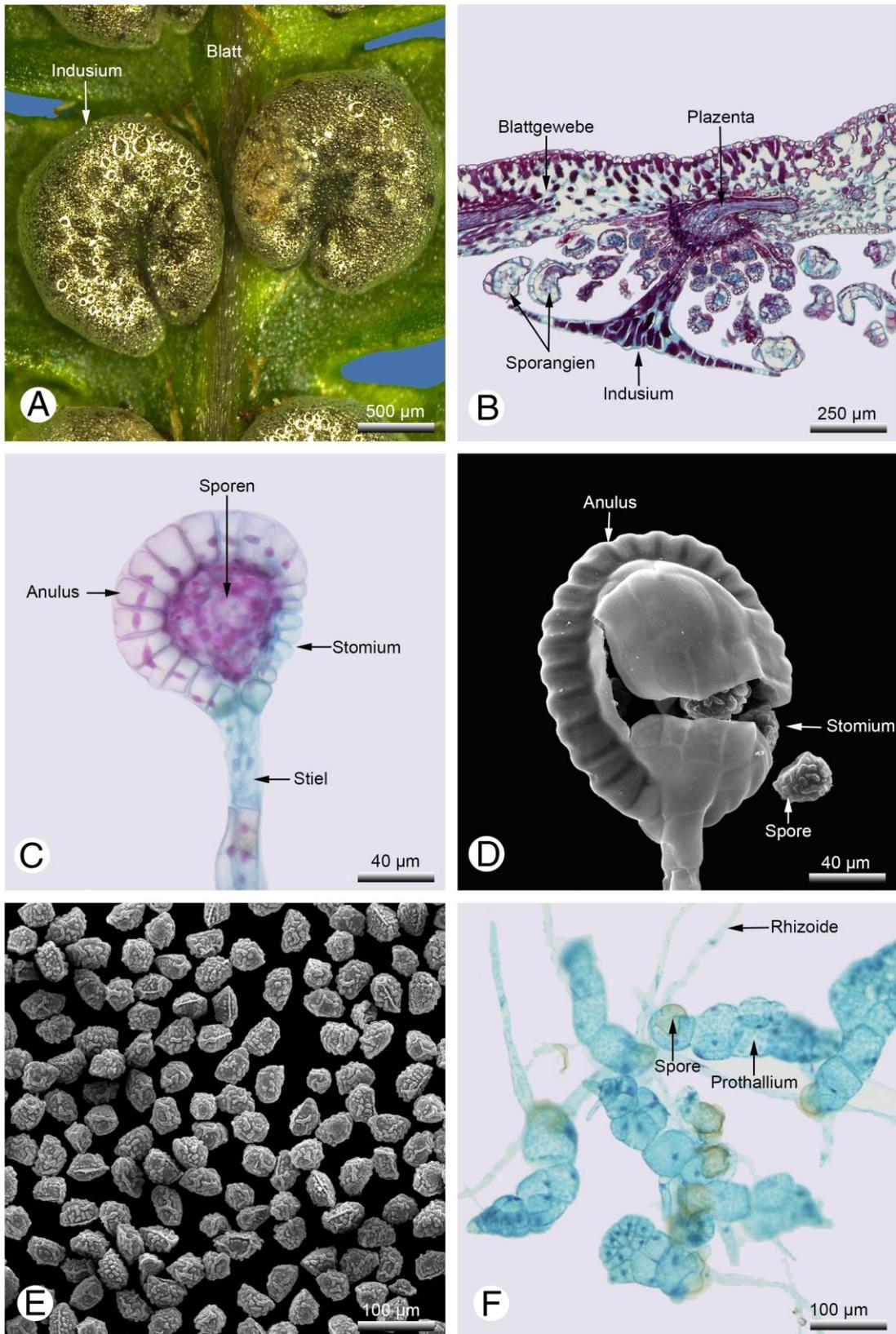


Fig. 3: Sporenproduktion und Sporenkeimung; **A-C:** *Dryopteris filix-mas* (Gewöhnlicher Wurmfarne); **A:** Sporangien sind auf der Unterseite der Wedel in Gruppen (Sori) zusammengefasst; die Sporangien sind von einem häutigen Schleier (Indusium) bedeckt; **B:** Längsschnitt durch einen Sorus, mit zentraler Plazenta und zahlreichen daran stehenden Sporangien und umgebendem Indusium; **C:** Reifes Sporangium; mit deutlichem, bogenförmigen Anulus aus abgestorbenen Zellen auf dem Rücken des Sporangiums; **D:** *Polystichum falcatum* (Japanischer Sichelfarne), reifes Sporangium; der Anulus trocknet aus und das Sporangium öffnet sich an einer vordefinierten Naht (Stomium), um die Sporen zu entlassen; **E-F:** *Dryopteris filix-mas* (Gewöhnlicher Wurmfarne); **E:** Alle Farne sind isospor (alle Sporen gleich gestaltet) (rasterelektronenmikroskopisches Bild); Ausnahme die Wasserfarne (Arten der Ordnung Salviniales), diese sind heterospor; **F:** Keimende Sporen; junge Prothallien bereits mit Rhizoiden.

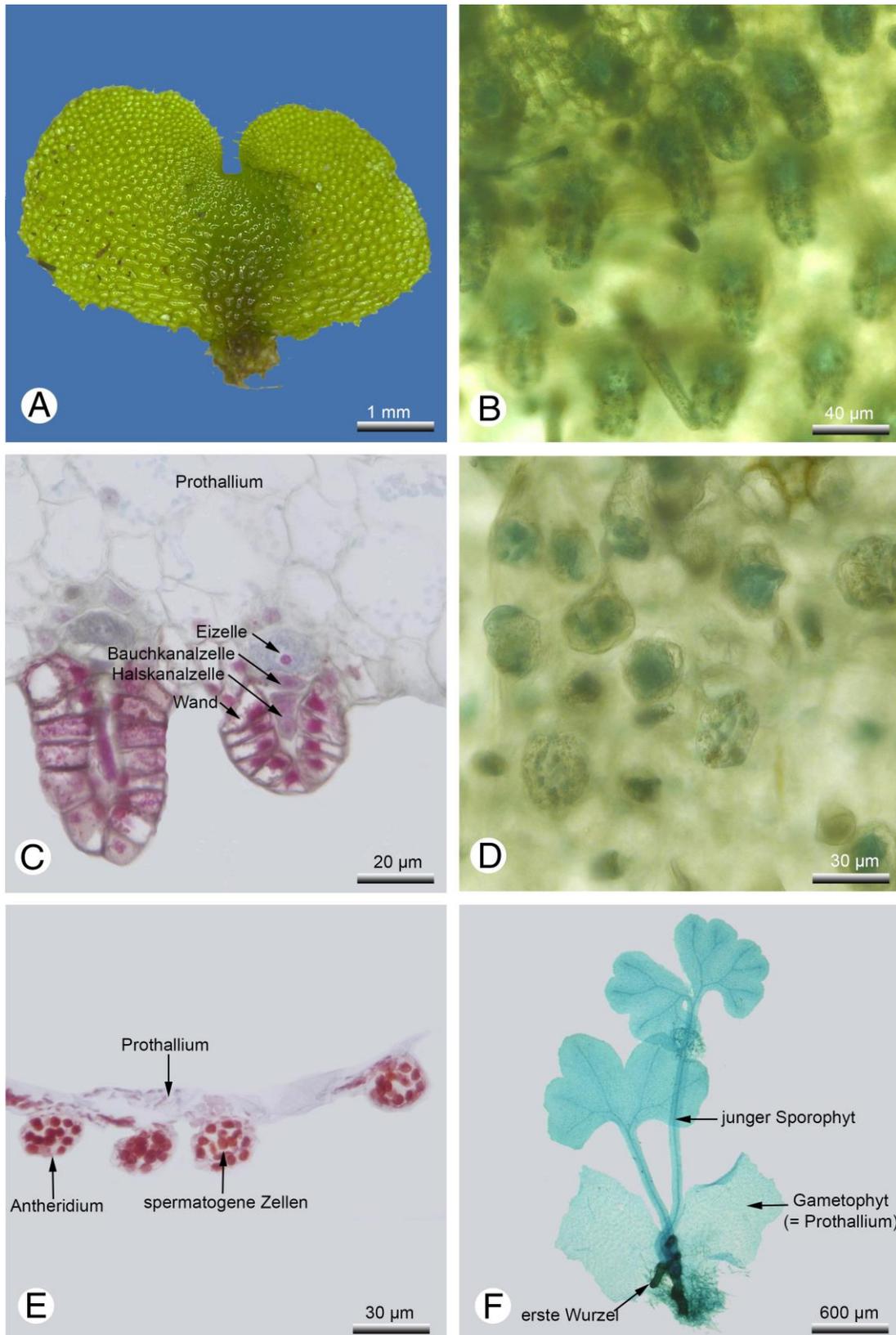


Fig. 4: Der Farngametophyt; **A:** *Adiantum venustum* (Frauenhaarfarn); Aufsicht auf einen Farngametophyten; bei den meisten Arten ist dieser herzförmig; **B-F:** *Dryopteris filix-mas* (Gewöhnlicher Wurmfarne); **B:** Aufsicht auf die Unterseite eines Prothalliums im Bereich der Archegonien; **C:** Detail eines reifen Archegoniums; es gibt nur eine einzige Eizelle sowie eine Bauchkanalzelle und einer Halskanalzelle; **D:** Aufsicht auf die Unterseite eines Prothalliums im Bereich der Antheridien; **E:** Detail eines reifen Antheridiums mit zahlreichen spermatogenen Zellen; **F:** Der junge Sporophyt entwickelt sich zunächst auf dem Gametophyt und wird von diesem versorgt; nachdem die ersten Wurzeln ins Substrat eingedrungen sind, degeneriert der Gametophyt und der Sporophyt wächst zur eigenständigen, ausdauernden Generation heran.

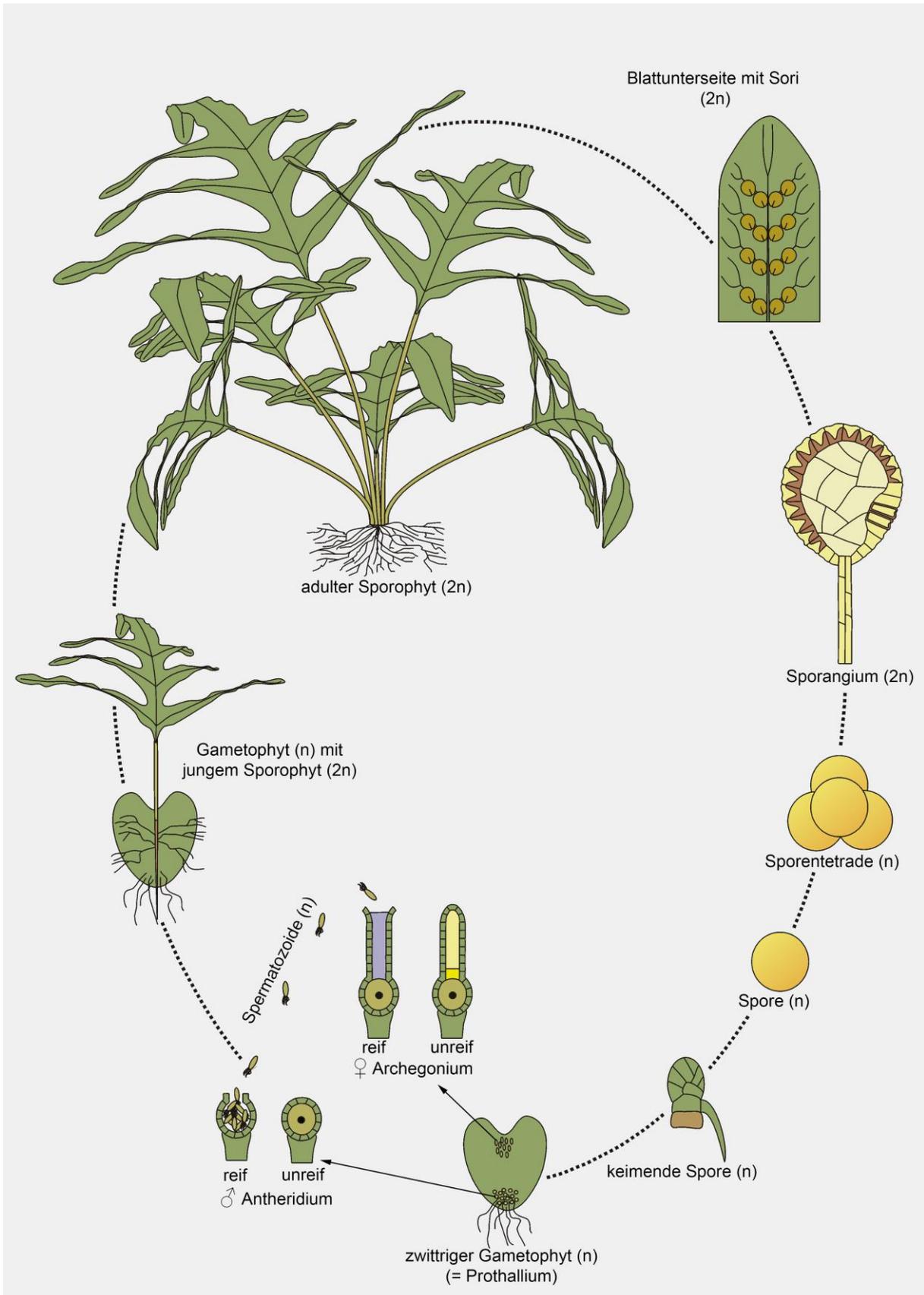


Abb. 5: Übersicht über den Generationswechsel eines isosporen Farns.

6 Weiterführende Literatur

- AICHEL 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 (Horneophytopsida), Tracheophyta p.p.: Rhyniophytina, Lycophytina, "Trimerophytina", Moniliformopsis ("Pteridophyta"), Radiatopses (Progymnospermopsida). – In: FREY W. (ed.): Syllabus of plant families, ADOLF ENGLERS´S Syllabus der Pflanzenfamilien, 13th ed. – Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996).** Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3rd 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.
- 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. – Wiesbaden, Quelle und Meyer.
- STÜTZEL T. (2015).** Botanische Bestimmungsübungen, 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.

TAYLOR T.N., TAYLOR E.L. & KRINGS M. (2009). Paleobotany, the biology and evolution of fossil plants. 2nd ed. – Academic Press, Burlington, London, San Diego, New York.

WILSON N.S. & ROTHWELL G.W. (1993). Palaeobotany and the Evolution of Plants, 2nd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.