

Generationswechsel Gymnospermen (Nacktsamer)

Auch wenn der Generationswechsel der Selaginellales (Moosfarne) schon recht komplex und hoch spezialisiert erscheint, besteht aber nach wie vor das Problem, dass es selbst in dichten Beständen immer noch schwierig ist, die Mikrosporen genau in den Öffnungsspalt der Makrospore zu platzieren. Da bei den Selaginellales bereits viel an Nähr- und Reservestoffen in die Makrospore investiert wird, ist dieser aus energetischer Sicht teure Aufwand umsonst gewesen, wenn keine Mikrospore dort landet. Eine weitere Modifikation des Selaginellales-Generationswechsels wäre nun, nur solche Makrosporen mit Nähr- und Reservestoffen auszustatten, die bereits erfolgreich befruchtet wurden. Hinsichtlich der Befruchtungsabhängigkeit von freiem äußerem Wasser ist zwar eine starke Minimierung von den Moosen über die Farnpflanzen bis hin zu den Moosfarne zu beobachten. Jedoch ist eine völlige Unabhängigkeit noch immer nicht erreicht. Gymnospermen haben als erste Landpflanzengruppe das Problem einer wasserunabhängigen Befruchtung gelöst.

Es ist relativ sicher, dass Vorläufer der heutigen Gymnospermen (Nacktsamer), die **Progymnospermen**, mehr oder weniger denselben Evolutionsweg wie die Samenbärlappe eingeschlagen hatten. Dies geschah in beiden Gruppen zwar parallel, aber dennoch unabhängig voneinander. So wies die Gruppe der Progymnospermen entsprechend den Samenbärlappen ähnliche samenartige Strukturen auf. Ausgehend von dieser Situation fanden die weiteren evolutiven Schritte hin zu den modernen Gymnospermen statt.

Neben der Loslösung des Generationswechsels vom Vorhandensein von freiem äußerem Wasser war ein weiterer wichtiger Evolutionsschritt die drastische Reduktion des Nährstoffeinsatzes für nicht befruchtete Makroprothallien. Bei den Gymnospermen werden nun erstmals ausschließlich befruchtete Makroprothallien mit Nährstoffen ausgestattet. Im Zuge dessen wurde einerseits die Sporenwand der Makrospore reduziert, zum anderen ist die rezeptive Struktur für die Mikrospore nicht länger mehr das Makroprothallium, sondern das Makrosporangium.

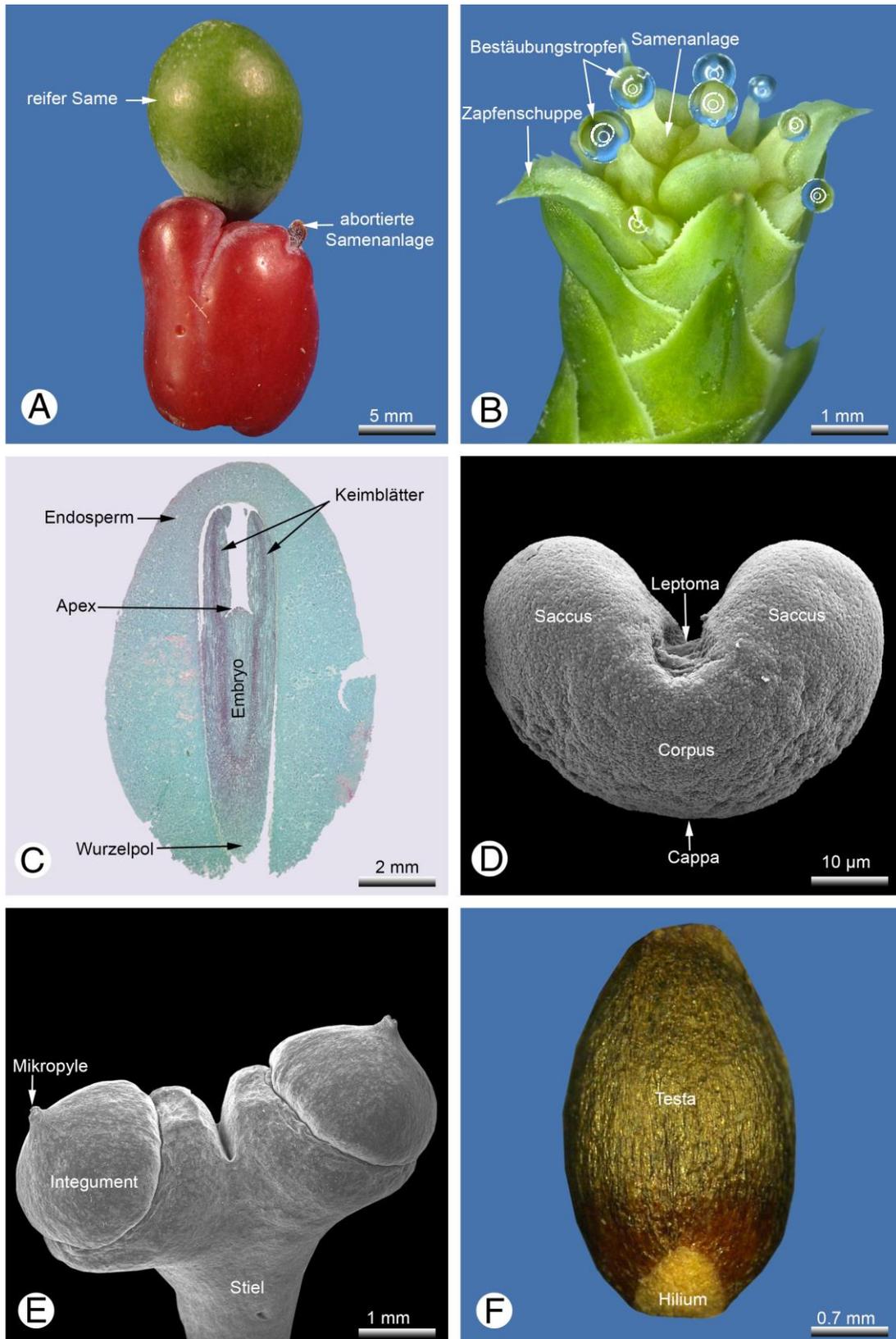


Fig. 1: Wichtige evolutionäre Neuerungen in den Gymnospermen (Nacktsamern); **A:** nur erfolgreich befruchtete Samenanlagen werden gefördert und entwickeln sich weiter zu Samen, nicht befruchtete abortieren; *Podocarpus macrophyllum* (Großblättrige Steineibe); **B:** Ausbildung des Bestäubungstropfens im Bereich der Mikropyle als rezepive Struktur zum Pollenfang; *Cupressus vietnamensis* (Vietnamesische Gold-Zypresse); **C:** der Embryo (junger Sporophyt) ist von einem gut entwickelten Nährgewebe (Endosperm) umgeben; *Pinus sylvestris* (Wald-Kiefer); **D:** das männliche Mikroprothallium entwickelt sich nicht mehr als freilebende Generation, sondern endospor, also innerhalb der Mikrospore (Pollenkorn); *Cedrus deodara* (Himalaya-Zeder); **E:** Samenanlage zur Bestäubung; das Makrosporangium (Nucellus) ist von einer weiteren Hülle (Integument) umgeben, die an ihrer Spitze die Mikropyle (Öffnung) ausbildet; *Ginkgo biloba* (Ginkgo); **F:** Ausbildung von Samen; die äußere feste Samenschale (Testa) wird vom Integument gebildet; das Hilium markiert die Ansatzstelle des Samens an der Plazenta; *Platycladus orientalis* (Morgenländischer Lebensbaum).

Die Schutzfunktion der stark reduzierten Makrosporenwand wird bei den Gymnospermen von der Sporangienwand und von einer zusätzlichen sterilen Hülle (**Integument**) übernommen. In seiner frühen Entwicklung ist das Makrosporangium, welches bei den Samenpflanzen als **Nucellus** bezeichnet wird, wenig differenziert und nur als Gewebekern erkennbar. Es wird vom Integument bis auf eine kleine Öffnung (**Mikropyle**), vollständig umschlossen. Der auf dem Sporophyten weiterwachsende Nucellus mit dem umgebenden Integument, dem sich darin entwickelnden Makroprothallium bezeichnet man nun als **Samenanlage**. Mit zunehmender Reife entwickelt sich daraus der Same. So stellt bei den Gymnospermen der Embryo als junger Sporophyt erstmals die Ausbreitungseinheit dar. Dabei ist der Sporophyt von Nährgewebe, die sowohl aus der gametophytischen als auch sporophytischen Generation stammen, umgeben.

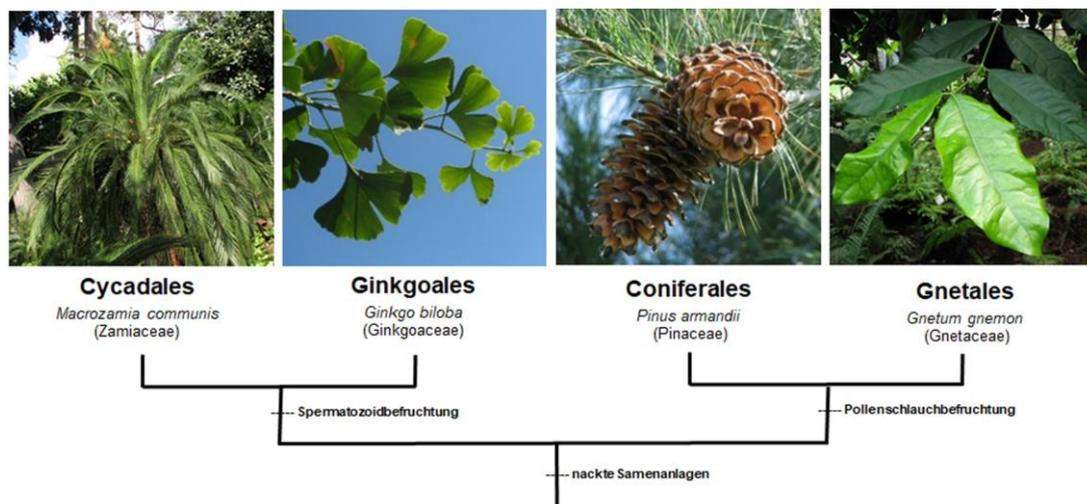


Abb. 2: Befruchtungsmodi innerhalb der Nacktsamer; die Palmfarne (Cycadales) und *Ginkgo* (Ginkgoales) weisen noch die ursprüngliche Spermatozoidbefruchtung auf; alle übrigen Nacktsamer wie die Koniferen (Coniferales) und Gnetaten (Gnetales) haben eine Pollenschlauchbefruchtung, wie sie auch für alle Angiospermen (Bedecktsamer) typisch ist.

Das Einfangen der Mikrospore (Pollenkorn) erfolgt bei fast allen Gymnospermen durch einen vom Makrosporangium (Nucellus) gebildeten **Bestäubungstropfen**. Zur Modifikation der kritischen Phasen im Generationswechsel wurden in den Gymnospermen unterschiedliche Evolutionswege eingeschlagen. Dabei weisen die Palmfarne (Cycadales) und *Ginkgo* (Ginkgoales) noch die sehr ursprüngliche Spermatozoidbefruchtung mit begeißelten, frei beweglichen Keimzellen auf. Alle übrigen Gruppen von Samenpflanzen zeigen eine Pollenschlauchbefruchtung.

Lange Zeit war der evolutionäre Zusammenhang der Generationszyklen der Landpflanzen weitestgehend unklar. Man ging davon aus, dass sich die Generationszyklen der Samenpflanzen (Nacktsamer und Bedecktsamer) unabhängig von denen der Moose und Farnpflanzen entwickelt hatten. Heute hingegen ist es allgemein akzeptiert, dass es sich bei den Generationszyklen der Landpflanzen um eine evolutionäre Progressionsreihe handelt. Diese ist maßgeblich durch eine fortlaufende Reduktion der gametophytischen und Förderung der sporophytischen Phase gekennzeichnet, und zwar unter stetiger Reduktion der Abhängigkeit der Generationswechsel vom Vorhandensein von freiem äußeren Wasser und der Reduktion in die Investitionen in nicht befruchtete Prothallien. Daher erstaunt es nicht, dass aufgrund dieses Hintergrundes zahlreiche unterschiedliche Fachbegriffe existieren, die jedoch homologe Strukturen bei den Moosen und Farnpflanzen auf der einen Seite und den Samenpflanzen auf der anderen Seite beschreiben.

Moose & Farne		Samenpflanzen
Makrosporophyll	≅	Karpell
Makrosporangium	≅	Nucellus
Makroprothallium	≅	Embryosack
Mikrosporophyll	≅	Staubblatt
Mikrosporangium	≅	Pollensack
Mikrospore	≅	Pollenkorn

Tab. 1: Überblick über die verschiedenen Fachbegriffe, die homologe Strukturen in den Moosen und Farnen auf der einen Seite und den Samenpflanzen auf der anderen Seite beschreiben.