

Blätter und Spreuschuppen bei Farnen

Unterschiede und Gemeinsamkeiten unter morphogenetischen und phylogenetischen Gesichtspunkten

Leaves and ramenta in ferns: Differences and conformities considered from the morphogenetical and phylogenetical viewpoint

Von THOMAS STÜTZEL und OLIVER GAILING

(Mit 4 Abbildungen)

Eingegangen am 20. 11. 1995

Key words: Filices, ramenta, vegetation point, phyllotaxis

Summary

Ferns with horizontal rhizoms often show an irregular phyllotaxis with the leaves arranged only on the dorsal part of the rhizom. It is shown that this arrangement is not due to secondary shifts, but due to the fact that ramenta and leaves are part of the same, regular ontogenetic pattern. Young sporophytes display in the early morphogenesis a wide range of intermediate structures between leaves and ramenta. These results show that ferns also strictly follow the inhibition zone concept for lateral products of the stem. They further might have some relevance for evolutionary concepts in early cormophytes like the "Enations-theorie", which suppose a different origin for microphylls and megaphylls.

Einleitung

Bei Angiospermen sind Blätter, Emergenzen und Haare aufgrund der Reihenfolge ihrer Bildung am Vegetationsscheitel und der an der Entwicklung beteiligten Gewebeschichten immer sicher zu unterscheiden. Blätter werden als erste Organkategorie direkt am freien Scheitel unter wesentlicher Beteiligung subepidermaler Schichten gebildet, ja sie beginnt dort. An der Bildung von Emergenzen sind zwar ebenfalls Epidermis und subepidermale Schichten beteiligt, da sie jedoch nicht direkt am freien Scheitel gebildet werden, sondern nachher zwischen die Blätter und auch auf den Blättern eingefügt werden, gehorchen sie nie den

Blattstellungsregeln. Haare sind immer epidermaler Herkunft und werden nachträglich zwischen den Blättern, auf den Blättern und auch auf Emergenzen eingefügt. Da Samenpflanzen in ihren vegetativen Teilen sich ausnahmslos nach diesem Konzept interpretieren lassen, haben es Anhänger eines Kontinuumskonzeptes wie RUTISHAUSER (1984) oder SATTLER (1966, 1974) mit ihren Vorstellungen relativ schwer. Bei den Rubieae mehrgliedrige, sukzedan gebildete Blattquirle anzunehmen, wie RUTISHAUSER (1984) das tut, ist nicht nur überflüssig, sondern läßt sich auch schwerlich mit dem klassischen Hemmfeldkonzept vereinbaren, das bisher ohne wirkliche Alternative ist. Das Nebenblattkonzept für die Rubieae ist nicht zweifelsfrei widerlegt, außerdem kann man auch ein sitzendes, mehrteiliges Blatt annehmen. Die Rubieen-Blattquirle lassen sich so ohne Schwierigkeit verstehen, ohne daß man die scharfe und gerade deswegen so nützliche typologische Unterscheidung in Blätter, Emergenzen und Haare aufgeben muß.

Andererseits muß man sich zu Recht fragen, ob Blätter, Emergenzen und Haare wirklich etwas so prinzipiell verschiedenes sind, oder ob sie nicht doch im Sinne eines Kontinuumskonzeptes einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung haben, der nur bei den Blütenpflanzen zu einfachen, stark fixierten und gerade deswegen so praktischen Typen geführt hat. Ist es richtig, von den scharf abgrenzbaren Typen rückwärts vorzugehen und solche Unterscheidungen im Sinn eines Mikrophyll-Makrophyll-Konzeptes auf die Ausgangsgruppen zu übertragen, oder sollte nicht besser durch Untersuchung von Farnen und Gymnospermen festgestellt werden, wo Gemeinsamkeiten liegen, und ob es nicht durchgehende Gemeinsamkeiten im Sinn eines Kontinuumskonzeptes gibt, wie das SATTLER und RUTISHAUSER verlangen. Daß bei Farnen sowohl Blätter als auch Emergenzen und Haare aus der Epidermis hervorgehen, ist zwar allgemein bekannt, wird aber im allgemeinen ebenso großzügig übersehen, wenn es um die Definition der Begriffe geht. In der vorliegenden Arbeit soll untersucht werden, ob es Progressionen in der Entwicklung von Achsenanhangsgebilden gibt, die eine Kontinuität morphogenetischer Grundprozesse von Farnen bis hin zu Blütenpflanzen aufzeigen können. Als Einstiegsobjekte boten sich hier die Farne *Polypodium aureum* und *Nephrolepis exaltata* an. *Polypodium aureum* trägt seine Wedel ausschließlich auf der Oberseite des Rhizoms und scheint damit die Blattstellungsregeln zu verletzen. *Nephrolepis* hat Ausläufersprosse, die angeblich blattlos sind und damit ebenfalls nicht in das gängige Konzept passen, das zu Recht eine so starre Verknüpfung zwischen Blatt und Internodium feststellt. Dies geht sogar so weit, daß im Phytokonzept Pflanzen ähnlich chemischen Kalottenmodellen aus Blatt/Achse-Einheiten zusammengesteckt werden; blattlose Sprosse sind nach dem klassischen Konzept nicht möglich.

Hier muß die Frage gestellt werden, ob so essentielle Regeln wie die Blattstellungslehre tatsächlich einen eingeschränkten Geltungsbereich haben und wie und worauf der Geltungsbereich gegebenenfalls eingeschränkt werden muß. Für das Verständnis morphogenetischer Gestaltungsprinzipien wäre es allerdings nützlicher, wenn es gelänge allgemeine, durchgehende Gestaltungsprinzipien für die Embryophyta insgesamt zu finden.

Material und Methoden

Zu Untersuchungen wurden Jungpflanzen von *Polypodium aureum* aus dem Botanischen Garten der Ruhruniversität Bochum verwendet. Die Art spórt sich dort in den Farn- und Orchideenhäusern selbst aus und ist daher ganzjährig in ausreichenden Mengen verfügbar. Sehr junge Stadien wurden aus den Prothallien herauspräpariert oder noch auf dem Prothallium untersucht. Neben klassischen histologischen Untersuchungsmethoden wurden auch rasterelektronenmikroskopische Untersuchungstechniken angewendet. Dabei erwies sich die nach GERSTENBERGER und LEINS (1978) durchgeführte Critical-Point-Trocknung als unerwartet problematisch. Die Diffusion war auch bei relativ kleinen Proben stark behindert. Das Intermedium war nur nach mehrfachem Austausch des CO₂ mit dazwischen geschalteten Wartezeiten von vier bis acht Stunden soweit aus dem Objekt herauszubringen, daß brauchbare Ergebnisse erzielt werden konnten. Sehr junge Sporophyten, die eben erst aus dem Archegonium herauschauten, wurden deshalb mit besserem Erfolg ohne Trocknung frisch im lebenden Zustand im REM untersucht.

Das Material von *Nephrolepis exaltata* stammt ebenfalls aus dem Botanischen Garten der Ruhr-Universität. Es wurden ausschließlich die Spitzen der Ausläufer rasterelektronenmikroskopisch und anatomisch untersucht.

Ergebnisse und Diskussion

Obwohl es zahlreiche Untersuchungen zur Ontogenie von Farnblättern gibt und auch die Ontogenie von Spreuschuppen gut bekannt ist, gibt es bisher keine Untersuchungen, in denen die Morphogenese von Blättern und Spreuschuppen detailliert verglichen und auf Gemeinsamkeiten und Unterschiede untersucht wurde. Das Muster der Anordnung von Spreuschuppen scheint bisher überhaupt nicht von Interesse gewesen zu sein. Viele Untersuchungen zur Blattmorphogenese sind an Arten wie *Ceratopteris filiculoides* oder Hymenophyllaceen durchgeführt worden, die keine oder fast keine Spreuschuppen aufweisen, da solche Objekte leichter zu präparieren sind.

Dabei wurde schon von HOFMEISTER (1851) auf die Anordnung der Spreuschuppen von *Polypodium aureum* in parastichenartigen Reihen hingewiesen. Die Abbildungen 1a und 1b zeigen diese Parastichen an sproßscheiden, bei denen die Spreuschuppen entfernt wurden und nur

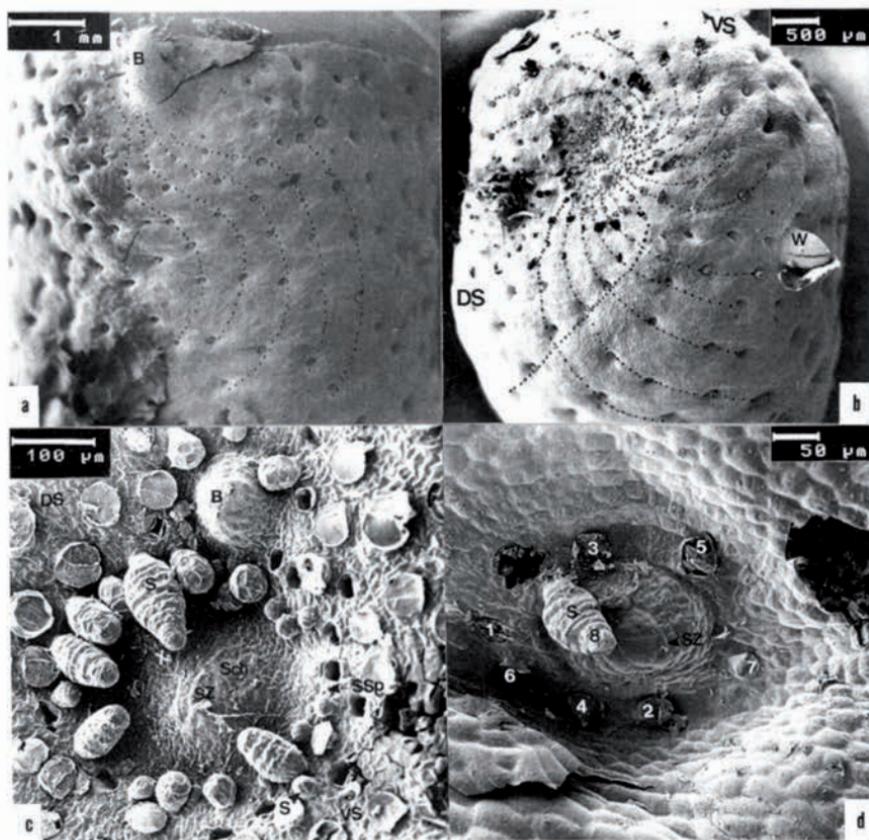


Abb. 1. *Polypodium aureum*. a), b) Parastichenanordnung der Spreuschuppen. c) Sproßscheidung, der ausschließlich von Spreuschuppen umgeben ist. Ein Seitensproß wird nahe am Sproßscheidung angelegt. In seinem Umkreis ist die Neubildung von Spreuschuppen zu beobachten. x: voraussichtlicher Entstehungsort der nächsten Blattanlage. d) junger Seitensproß, der nur von Spreuschuppen umgeben ist. Die Spreuschuppen sind ihrer Anlegungsfolge nach von der ältesten bis zur jüngsten Spreuschuppe durchnummeriert. B: Blatt, S: Spreuschuppe, Sch: Scheitel, SZ: Scheitelzelle, W: Wurzel, DS: Dorsalseite, VS: Ventralseite.

die Abrißnarben erkennbar sind, Abb. 3 zeigt einen Querschnitt durch die Spitzenregion des Sprosses von *P. aureum*. Da die Sprosse etwas dorsiventral sind und der Scheitel etwas auf die Oberseite des Rhizoms verschoben ist, ist es fast unmöglich, den Schnitt so zu führen, daß sich ein völlig radiärsymmetrisches Bild ergibt. Dennoch sind lange Reihen von Parastichen ähnlich wie auf Schnitten durch Blütenköpfchen von Asteroaceen oder Eriocaulaceen deutlich zu erkennen. Es liegt nahe, daraus den Schluß zu ziehen, daß diese Spreuschuppen unmittelbar am Scheitel

nach der Äquidistanz- und Alternanzregel gebildet sein müssen. REM-Untersuchungen am Scheitel sollten daher zeigen, ob die Spreuschuppen hier wirklich nach Blattstellungsregeln angelegt werden.

Untersucht man die Stellung der Wedel auf dem Rhizom, so fällt sofort auf, daß die Blätter in einer Zickzacklinie auf der Dorsalseite des Rhizoms angeordnet sind, ihre Anordnung folgt also nicht den üblichen Blattstellungsregeln. Der Abstand zwischen den Blättern auf dem Rhizom kann variieren, ohne daß es äußere Anzeichen für ein interkalares Wachstum des Rhizoms gibt. Die Untersuchungen am Scheitel sollten hier Aufschluß geben, ob die Blätter zwar entsprechend den Blattstellungsregeln angelegt, aber durch sekundäre Wachstumsprozesse verschoben werden, oder ob sie tatsächlich entsprechend dem äußeren Schein in einer Weise angeordnet sind, die mit den Blattstellungsregeln nicht vereinbar ist.

Legt man den Scheitel von *P. aureum* frei, so sieht man, daß die anlagenfreie Scheitelregion eine kleine Erhebung in einer kraterförmigen Einsenkung darstellt. Dies ist auch an Frischmaterial unter dem Stereomikroskop gut erkennbar und daher sicher kein Artefakt der problematischen Critical Point Trocknung. Die Blattanlagen entstehen immer als erste Bildung unmittelbar am Scheitel und werden nicht nachträglich zwischen schon bestehenden Spreuschuppen eingefügt. Insofern stimmt die Bildung der Blätter bei *P. aureum* mit den Verhältnissen bei Angiospermen überein. Die älteren Blattanlagen befinden sich aber alle auf der Dorsalseite des Rhizoms und es gibt keinerlei Anzeichen, daß sie durch sekundäre Wachstumsprozesse dorthin verschoben würden. Die Wedel werden also nicht nach den Blattstellungsregeln ausgegliedert.

Gelegentlich findet man bei der Präparation der Scheitel jedoch auch Stadien, in denen der Scheitel vollständig von Spreuschuppen umgeben ist und auch die jüngste Blattanlage nicht in direktem Kontakt zur freien Scheitelkuppe steht (Abb. 1c). Bei der Bildung von Seitensprossen am Rhizom kann man sogar Stadien finden, bei denen der Scheitel ausschließlich von Spreuschuppen umgeben ist und keine Blattanlagen vorhanden sind. In solchen Fällen ist es wahrscheinlich, daß die Anlegung der Spreuschuppen nach den Blattstellungsregeln in spiralförmiger Weise erfolgt. Tatsächlich läßt sich eine spiralförmige Anordnung in solchen Fällen nachweisen. Die Spreuschuppen sind in der Abb. 1d entsprechend ihrer Anlegungsfolge durchnummeriert. Die dreischneidige Scheitelzelle ist im Zentrum der Scheitelkuppe gut erkennbar. Die Reihenfolge der Spreuschuppen ist in der Abbildung nur schwer nachvollziehbar, da von allen Spreuschuppen mit Ausnahme der jüngsten nur die abgerissenen Stielbasen zurückgelassen wurden. Ließe man sie jedoch am Objekt, so könnte man nicht sehen, ob durch die Spreuschuppen eine oder mehrere

Blattanlagen verdeckt werden. Der Präparationsgang liefert hier ein deutlicheres Bild, als eine Abbildung es wiedergeben kann.

Die Untersuchungen am Vegetationsscheitel von *Polypodium aureum* ergeben somit die paradoxe Situation, daß sich zwar die Spreuschuppen, nicht aber die Blätter nach den Blattstellungsregeln zu richten scheinen. Eine Lösung aus diesem Dilemma würde sich nur ergeben, wenn Blätter und Spreuschuppen einem einzigen morphogenetischen Muster angehören würden, wenn also Blätter und Spreuschuppen auf einer einzigen ontogenetischen Spirale liegen würden. An Scheiteln erstarkter Rhizome gelang dieser Nachweis nicht. Zum einen war die Zahl der Spreuschuppen zu groß. Zum anderen bilden sich sehr früh an den Basen der Blattanlage ebenfalls Spreuschuppen und es ist oft nicht klar zu entscheiden, ob Spreublattanlagen in diesen Bereichen dem Blatt oder dem Sproß zuzuordnen sind. Erstarkte Sprosse sind daher zu unübersichtlich. An jungen Sporophyten, die gerade erst aus dem Archegonium herauswuchsen, war eine ontogenetische Spirale nachweisbar, auf der in unregelmäßiger Folge Spreuschuppen und Blattanlagen angeordnet waren (Abb. 2a, c). Wie Abb. 4a, b zeigen, ist der Blattstellungswinkel nicht so konstant, wie man das von Angiospermen in der Regel, vor allem aus dem Bereich der Blüte gewohnt ist. Die Größenunterschiede von Blattanlagen und Spreuschuppen erzwingen solche Unterschiede jedoch geradezu. Die angenommene Blattfolge läßt aber keine Anlage aus und schreitet kontinuierlich fort. Es fällt auf, daß alle auflösbaren Blattfolgen eine rechtslaufende Spirale (von der älteren zur jüngeren Anlage) aufweisen. Es ist aber nicht sicher, ob es sich hierbei um ein allgemeines morphogenetisches Prinzip oder um ein Zufallsergebnis handelt. Die Anzahl der Präparationen macht einen Zufall aber eher unwahrscheinlich.

Da nach diesen Ergebnissen Blätter und Spreuschuppen einem einzigen morphogenetischen Muster angehören, ist auch ohne weiteres einsichtig, wie Wedel nach den Regeln des Hemmfeldkonzeptes angelegt werden können, ohne selbst nach Alternanz und Äquidistanz angeordnet zu sein. Die nach den Stellungsregeln scheinbar fehlenden Positionen sind mit Spreuschuppen besetzt. Mit dieser Beobachtung ist das Phänomen jedoch keinesfalls umfassend und befriedigend erklärt. Es stellt sich nun die Frage, ob bereits zum Anlegungszeitpunkt erkannt werden kann, ob aus einer Blattanlage eine Spreuschuppe wird oder ein Blatt. Dafür gibt es tatsächlich eindeutige Anzeichen, die auch schon von früheren Bearbeitern festgestellt wurden. Untersucht man an Längsschnitten, in welchem Abstand von der Scheitelzelle des Rhizoms die erste Anlage von Blättern und von Spreuschuppen erkennbar werden, so stellt man fest, daß die Blattanlage deutlich näher an der Scheitelzelle entsteht als die Spreublattanlage. Alleine auf Grund von Längsschnitten sind solche

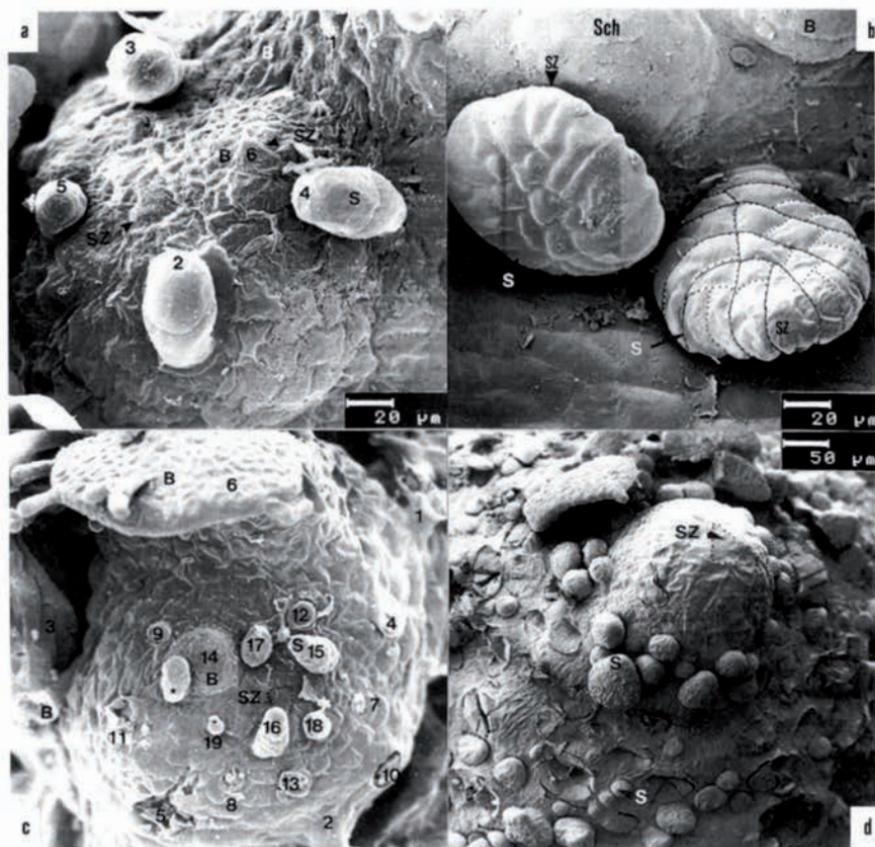


Abb. 2. a) - c) *Polypodium aureum*, a), c) junge Sporophyten, bei denen sich Blätter und Spreuschuppen in eine genetische Spirale einordnen lassen. In a) weist die jüngste Blattanlage eine dreischneidige Scheitelzelle auf. b) Seitensproß mit Spreuschuppen, die eine zweischneidige Scheitelzelle und eine daraus resultierende flächige Gestalt aufweisen. Die von der Scheitelzelle ausgehende Teilungsfolge ist sehr gut zu erkennen. Die Spreuschuppen zeigen hier Merkmale, die ansonsten für Blätter charakteristisch sind. d) *Nephrolepis exaltata*. Ausläuferproß mit interkalarem Wachstum. Es werden hier scheitelfern Spreuschuppen zwischen diejenigen eingeschoben, die unmittelbar am Scheitel gebildet worden sind. Der Maßstab von d) bezieht sich auch auf c).

Aussagen kaum möglich, da es immer schwieriger ist, zu beurteilen ob die getroffene Anlage auch die dem Scheitel am nächsten liegende ist, zusammen mit den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen sind die Ergebnisse jedoch eindeutig. Es zeigt sich, daß eine Blattanlage etwa zwei Zellen (junge Pflanzen) bis vier Zellen (erstarkte Pflanzen) von der Scheitelzelle entfernt entsteht. Die Anlage einer Spreuschuppe wird dagegen in einer Entfernung von etwa 2 - 3 Zellen (junge Pflanze) bis

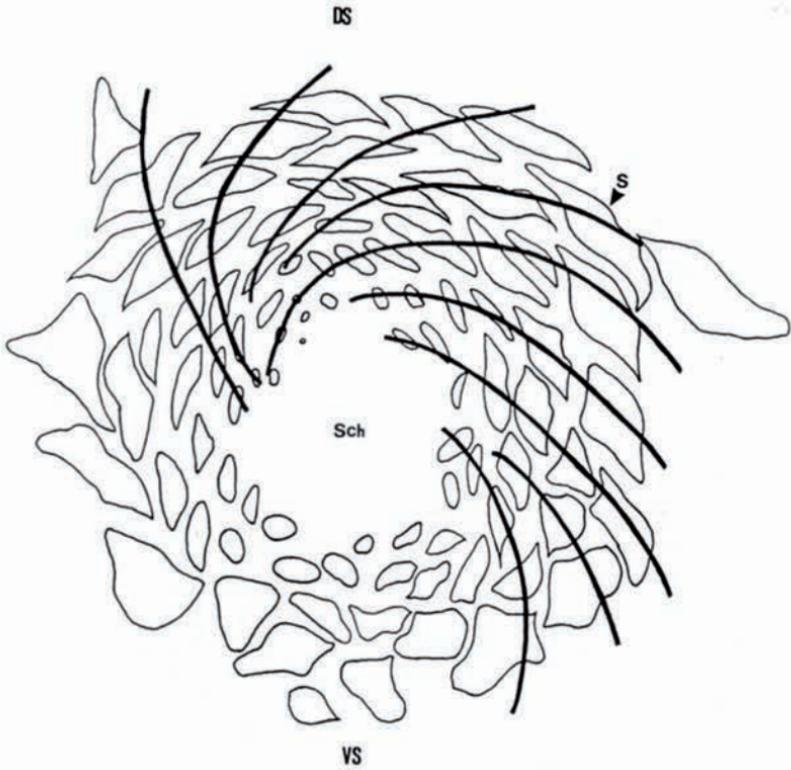
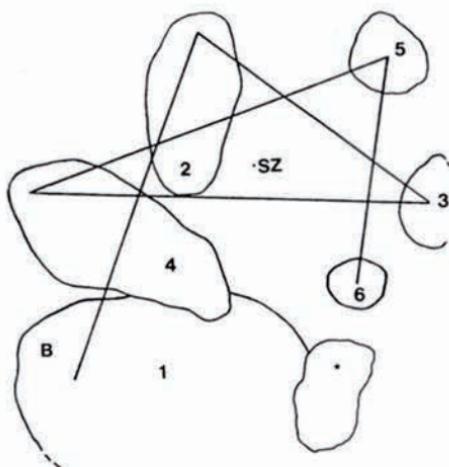


Abb.3. *Polypodium aureum*. Parastichenmuster der Spreuschuppen. S: Spreuschuppe, Sch: Scheitel, DS: Dorsalseite, VS: Ventralseite.

8 Zellen (erstarkte Pflanze) von der Scheitelzelle gebildet. Das bedeutet, daß die Größe der anlagenfreien Scheitelkuppe pulsiert. Ist die Scheitelkuppe groß, so werden die klein bleibenden Spreuschuppen gebildet, ist sie dagegen klein, so werden die vergleichsweise sehr groß werdenden Wedel gebildet.

Der Effekt eines solchen in seiner Größe variierenden Scheitels könnte in der Phylogenie der Pflanzen von grundlegender Bedeutung sein. Es ist eine zwar bekannte, aber meist unbeachtete Tatsache, daß Blüten- oder Infloreszenzscheitel bei Angiospermen meist größer sind als die Scheitel an vegetativen Sprossen, und daß umgekehrt die von diesen Scheiteln gebildeten Blattorgane bei Blüten und Infloreszenzen kleiner sind als im vegetativen Bereich. Wesentlicher Unterschied ist dabei, daß die erzielten Unterschiede so gering sind, daß dabei im Gegensatz zu Farnen offenbar niemals die Kategorie der gebildeten Anhangsorgane gewechselt wird.

a



b

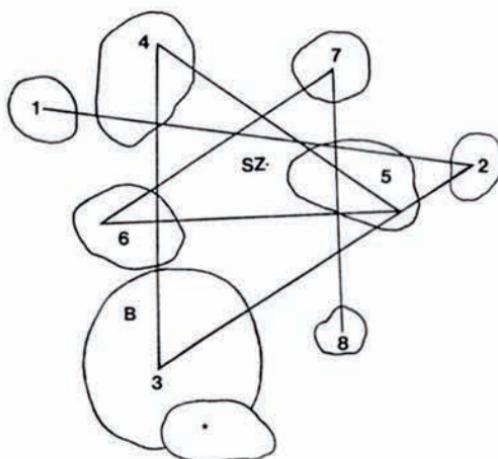


Abb. 4. *Polypodium aureum*. Blätter und Spreuschuppen lassen sich in eine genetische Spirale einordnen. Die aufeinanderfolgenden Anlagen sind miteinander verbunden. Die Ansatzstellen der Spreuschuppen und die Scheitelzelle der Blattanlage wurden als Orientierungspunkte gewählt. b) Zeichnung nach Abb. 2c). B: Blatt (alle übrigen Anlagen sind Spreuschuppen), SZ: Scheitelzelle, *: dem jüngsten Blatt zugeordnete Spreuschuppe.

Das beschriebene Pulsieren der Scheitelkuppe wurde natürlich nicht beobachtet. Die Objekte wurden bei der Präparation zerstört und konnten nicht weiterwachsen. Es wurden nur unterschiedliche Größen des Scheitels beobachtet und daraus auf dieses Pulsieren geschlossen. Wenn es dieses Pulsieren und die behauptete Korrelation mit der Art der gebildeten Anhangsorgane aber tatsächlich gibt, dann müßten bei intermediären Scheitelgrößen intermediäre Organe zwischen Blättern und Spreuschuppen gebildet werden. In der Praxis werden solche an ausgewachsenen Exemplaren nicht beobachtet. Da intermediäre Organe weder für die Assimilation noch für den Schutz des Rhizoms und des Vegetationsscheitels brauchbar sind, ist ohne weiteres einsichtig, daß die Entstehung solcher intermediärer Organe unterdrückt wird oder diese frühzeitig degenerieren. Anhangsorgane werden normalerweise nur gebildet, wenn der Scheitel ein Maximum über- oder ein Minimum unterschritten hat. Bei der Anlage von Seitenachsen oder bei Jungpflanzen ist die Sproßachse jedoch noch nicht erstarrt und die Grenzen für die Schwankung der Größe des Scheitels sind daher viel enger. Wenn die Vorstellung eines pulsierenden Scheitels richtig ist, dann sollten die erwarteten Zwischenstadien hier auftreten. Da der Scheitel am Anfang am kleinsten ist, sollte das erste gebildete Organ an einem Farnembryo ein typisches Blatt sein oder zumindest einem Blatt ähnlicher sein als einer Spreuschuppe.

Um intermediäre Strukturen zwischen Blatt und Spreuschuppe erfassen zu können, ist es wesentlich, zunächst einmal die Ontogenie des typischen Organs in den wesentlichen Teilen zu beschreiben. Dies kann in sehr groben Zügen geschehen, da das wichtigste bereits bei HOFMEISTER (1851) und WETTER & WETTER (1954) dargestellt ist.

Die Spreuschuppe entwickelt sich aus einer einschneidigen Scheitelzelle, die nach hinten mehrere Segmente abgliedert und damit zuerst eine fädige Struktur erreicht. Wenn der Faden etwa sechs bis acht Zellen lang ist, treten in den mittleren Zellen Längsteilungen auf, in deren Folge die Spreuschuppe eine einschichtige, blattartig flächige Gestalt annimmt. Über der Basis bildet sich meist in der dritten Zelle ein dorsaler Auswuchs, durch den die Spreuschuppe anschließend hypopeltat wird. Eine Spreuschuppe ist im Unterschied zu einer Blattanlage niemals von Spreuschuppen umgeben, die auf einer morphogenetischen Spirale um diese herumlaufen. Es stehen auf einer Spreuschuppe auch niemals andere Spreuschuppen.

Die Blattanlage beginnt ihre Entwicklung dagegen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Da sich die Derivate der Scheitelzelle frühzeitig senkrecht zur Teilungsebene der Scheitelzelle teilen, entsteht frühzeitig ein kegelförmiger Pflock und nie eine fädige oder flächige Struktur. Die Basis der Blattanlagen wird bereits von Spreuschuppen eingehüllt,

bevor sich die Spitze ventralwärts in die typische Knospenlage der Farnblätter einrollt. Von der Basis beginnend wird die Blattanlage bald vollständig von Spreuschuppen bedeckt.

An jungen Seitenachsen wurden nun verschiedentlich Strukturen beobachtet, die intermediär zwischen Blattanlagen und Spreuschuppen sind. Sie weisen eine zweischneidige Scheitelzelle auf wie Blätter, sind aber wie Spreuschuppen in eine stielartige Basis verschmälert, nicht von Spreuschuppen umgeben und unterscheiden sich darin von Blättern (Abb. 2b). Diese Organe stellen ebenso wie Spreuschuppen ihre Entwicklung frühzeitig ein. Der intermediäre Charakter ist daher nur in der frühen Ontogenese erkennbar, später degenerieren diese Bildungen. Sie sind dann makroskopisch kaum mehr von normalen Spreuschuppen zu unterscheiden. Seitliche Vegetationsscheitel an Rhizomen erstarken offenbar immer recht deutlich, bevor die ersten Anhangsorgane gebildet werden. Diese sind folglich immer zuerst Spreuschuppen oder Zwischenformen, die Spreuschuppen ähnlicher sind als Blätter.

Bei der Analyse von Farnembryonen hat sich der erwartete Effekt bestätigt und das erste gebildete Organ war immer ein flächiges, blattähnliches Gebilde. Im Unterschied zu den folgenden Blättern trug es sehr frühzeitig und unregelmäßig verteilt Haare, die sich nicht zu typischen Spreuschuppen weiterentwickelten. Sonst entsprachen die Ergebnisse den Erwartungen. Man könnte kritisieren, daß die Untersuchungen in diesem Punkt überflüssig waren, da doch detaillierte Beschreibungen der Entwicklung des ersten Blattes vorliegen. Indessen schienen diesen Bearbeitern von HOFMEISTER (1851) bis GOEBEL (1913) die Spreuschuppen offenbar so unwesentlich, daß sie in ihren Beschreibungen in diesem Zusammenhang gar nicht erwähnt werden und für die vorliegenden Fragen nicht verwertbar waren.

Die Ausläufer von *Nephrolepis exaltata* sind seit langer Zeit als blattlose, nur mit Spreuschuppen besetzte Organe bekannt. Es war daher zu vermuten, daß diese Ausläufer eine ungestörte spiralgige Anordnung der Spreuschuppen aufweisen (Abb. 2d). Während direkt am Scheitel die erwartete Spirale deutlich erkennbar ist, wird sie bereits kurz hinter dem Scheitel stark gestört. Es setzt in diesem Bereich ein deutliches interkalares Wachstum ein, in dessen Folge zwischen die vorhandenen, spiralgig am Scheitel des Ausläufers angelegten Spreuschuppen weitere Spreuschuppen eingeschoben werden. Die sekundär eingeschobenen Spreuschuppen sind in der Regel kleiner und schmaler und daher von den zuerst gebildeten meist gut unterscheidbar. Dies bedeutet, daß an diesen Ausläufern zwar über einige Zeit keine Wedel gebildet werden, daß es aber zwei verschiedene Typen von Spreuschuppen gibt, die sich in ihrer Morphologie nicht oder kaum unterscheiden, die aber Glieder

unterschiedlicher morphogenetischer Muster sind. Dabei entsprechen die zuerst am Scheitel gebildeten Spreuschuppen von ihrer Ontogenie her Blättern und werden wie diese in spiraliger Folge nach den Blattstellungsregeln angelegt. Die anderen Spreuschuppen werden im Verlauf des interkalaren Wachstums sekundär zwischen diesen eingeschoben und entsprechen von daher nicht Blättern, sondern Emergenzen.

Zusammenfassung

Die unregelmäßige Anordnung der Wedel auf der Dorsalseite der Rhizome bei *Polypodium aureum* widerspricht nicht dem Hemmfeldkonzept oder den Blattstellungsregeln. Die regelgerechte Blattmorphogenese ist dadurch gegeben, daß sich die Spreuschuppen am Rhizom von der Ausgliederungsfolge und Stellung her wie Blätter verhalten. Dies ist auch später am Rhizom noch durch klare Parastichenbildung der Spreuschuppen zu erkennen. Lediglich am Ansatz der Wedel werden die Verhältnisse unübersichtlich, da hier mitunter nicht gut erkennbar ist, ob eine Spreuschuppe zum Wedel hin orientiert ist und damit nicht zur Blattspirale gehören kann, oder ob sie am Rhizom inseriert ist und sich in das Parastichenmuster einfügt. Bei *Nephrolepis* treten an den Ausläufersprossen zwei verschiedene Typen von Spreuschuppen auf. Die größeren scheinen eine blattähnliche Morphogenie und Stellung zu haben, die kleineren werden eindeutig nachträglich zwischen die bereits vorhandenen Spreuschuppen eingeschoben und weisen dieselbe relativ regellose Anordnung auf wie Emergenzen an Angiospermen.

Bei den Farnen ist offenbar nicht zu erwarten, daß sich irgendwelche Beobachtungen finden lassen, die in direktem Widerspruch zur Blattstellungslehre stehen. Die Beobachtungen sind auch für eine Mikrophyll/Makrophyll-Hypothese nicht günstig. Morphologisch sind beide Strukturen in jedem Fall gleichwertig. Die Untersuchungen zeigen weiterhin, daß es Übergänge zwischen Blättern und Emergenzen im Sinne der von Sattler vertretenen Kontinuumsmorphologie gibt, obwohl solche Konstruktionen innerhalb der Angiospermen zum Verständnis der Phylogenie möglicherweise überflüssig sind.

Weitere Untersuchungen müssen zeigen, wieweit sich innerhalb der Farne die Annäherung an Gymnospermen und Angiospermen in bezug auf morphogenetische Grundprinzipien der Sproßgestaltung verfolgen läßt. Die in strenger Korrelation mit den gebildeten Achsenanhangsgebilden pulsierende freie Scheitelfläche erinnert jedenfalls stark an die Verhältnisse bei der Niederblatt- und Wedelbildung bei Cycadeen oder bei der Bildung brakteoser und frondoser Blätter bei Angiospermen.

Literatur

- GERSTBERGER, P. u. P. LEINS (1978): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphica*, Solanaceae. Anwendung einer neuen Präparationsmethode. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 91: 381 - 387.
- GOEBEL, K. (1928): Organographie der Pflanzen 1 - 3. Teil 3. Auflage. Jena: Fischer.
- HOFMEISTER, W. (1851): Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Reprint Vaduz: J. Cramer 1979.

- RUTISHAUSER, R. (1984): Blattquirle, Stipeln und Kolleteren bei den Rubieae (Rubiaceae) im Vergleich mit anderen Angiospermen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 59: 375 - 424.
- SATTLER, R. (1966): Towards a more adequate approach to comparative morphology. *Phytomorphology* 16: 417 - 429.
- SATTLER, R. (1974): A new conception of the shoot in higher plants. *J. Theor. Biol.* 47: 367 - 382.
- WETTER, R. & WETTER, C. (1954): Studien über das Erstarkungswachstum und das primäre Dickenwachstum bei leptosporangiaten Farnen. *Flora* 141: 598 - 631.

Anschrift der Autoren:

THOMAS STÜTZEL

OLIVER GAILING

Lehrstuhl Spezielle Botanik
Ruhr-Universität Bochum
D-44780 Bochum