

**Untersuchung der Scheitelmorphologie bei
Dryopteris-Arten und *Athyrium filix-femina* L. sowie
der Verzweigung bei *Athyrium filix-femina* L.**

**Morphological investigation of the growing point in species
of *Dryopteris* and *Athyrium filix-femina* L., and of the ramification
of *Athyrium filix-femina* L.**

Von OLIVER GAILING

(Mit 3 Abbildungen)

Eingegangen am 24. 11. 1995

Keywords: Filices, *Dryopteris*, *Athyrium*, frond ontogenesis, ramification.

Summary

The position of the fronds of the ferns *Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris carthusiana* and *Athyrium filix-femina* is generally according to the rules of phyllotaxis (alternation of parts, equidistance). This is not the case in all ferns. The previously examined fern *Polypodium aureum* (STÜTZEL & GAILING 1996) for example has dorsiventral rhizomes with two rows of fronds on the dorsal side of the rhizome. But by including the ramenta it is still possible to complete the ontogenetic spiral according to the stated rules. In contrast to *Polypodium aureum* the fronds of the newly examined ferns are not substituted by ramenta in one ontogenetic spiral. The ramenta are always inserted in the area between the fronds in the same way as it is described for the emergences in angiosperms.

Dichotomous branching is observed in the rhizome of *Athyrium filix-femina*. The ontogenetic spirals of the two branches wind in opposite directions. None of the new branches continues the ontogenetic spiral of the fronds before the branching. So there is a fundamental difference to the mode of axillary branching which is predominant in angiosperms and gymnosperms.

Einleitung

In einer früheren Arbeit (STÜTZEL & GAILING 1996) wurde die Morphogenese der Wedel von *Polypodium aureum* hinsichtlich der Blattstellungsregeln untersucht. Dabei ergab sich, daß die scheinbar regelwidrige Anordnung der Wedel in zwei Zeilen auf der Dorsalseite des Rhizoms dadurch zustande kommt, daß Wedel und Spreuschuppen Glieder eines einzigen morphogenetischen Musters sind, das völlig den bekannten Stellungenregeln genügt. Bei den meisten Farnen stehen die Wedel nun selbst schon regelgerecht. Es stellt sich daher die Frage, ob bei solchen Farnen (z.B. bei den bekannten einheimischen Arten von *Dryopteris* oder *Athyrium*) die Spreuschuppen immer nachträglich zwischen Blattanlagen eingeschoben werden, wie das bei den Emergenzen der Angiospermen der Fall ist, oder ob es auch bei diesen Arten Spreuschuppen gibt, die auf derselben ontogenetischen Spirale wie die Blätter direkt am Scheitel gebildet werden. Träfe das letztere zu, könnte dies als erster Schritt zur Evolution von durch Niederblättern geschützten Knospen aufgefaßt werden, die den Farnen ansonsten fehlen. Weiterhin sollte in diesem Fall unterschiedliche Scheitelgröße mit der Bildung von Spreuschuppen oder Blättern in vergleichbarer Weise wie bei *Polypodium aureum* korreliert sein, so daß bei großer freier Scheitelfläche Spreuschuppen, bei kleiner freier Scheitelfläche dagegen Wedel (Blätter) gebildet werden.

Schließlich war zu erwarten, daß bei solchen Analysen auch Verzweigungsstadien gefunden werden. An ihnen sollte festgestellt werden, ob eine axilläre oder eine dichotome Verzweigung vorliegt und ob die axilläre Verzweigung eventuell als Extremfall der dichotomen Verzweigung aufgefaßt werden kann. Durch die neue Erkenntnis, daß Spreuschuppen die Position von Blättern einnehmen können, könnten ältere Aussagen hierzu eventuell widerlegt werden.

Methoden

Die Pflanzen wurden zwischen Ende Juni und Ende September am Kalwes in Bochum gesammelt und für mindestens 3 Tage in FAA fixiert. Die Präparation erfolgte nach GERSTENBERGER und LEINS (1978), wobei die Austauschzeiten zum Teil erheblich verlängert werden mußten. Die Pflanzen wurden in 70%igem Ethanol präpariert, für 2 - 3 Tage zur chemischen Trocknung in FDA gegeben und Critical-Point getrocknet. Da der Austausch von FDA durch flüssiges CO₂ nicht zufriedenstellend war, waren die Zellen im Scheitelbereich durch die aufgetretenen Kohäsionskräfte stark eingefallen. Daraufhin wurden die Proben erheblich länger (ca. 14 Std.) in flüssigem CO₂ belassen. Der Austauschvorgang wurde währenddessen mehrmals wiederholt. Schließlich wurde bis zum Kritischen Punkt erhitzt, wieder auf 9°C heruntergekühlt, erneut ausgetauscht und nochmals bis zum Kritischen Punkt erhitzt. Der Austausch von FDA durch CO₂ konnte so ver-

bessert werden. Das gasförmige CO₂ wurde sehr langsam (4 - 7 Std.) aus der Druckkammer entlassen, so daß keine Druckdifferenz zwischen dem Innendruck des Präparates und dem Druck in der Probenkammer auftreten konnte. Auf diese Weise wurden gute Trocknungsergebnisse erzielt.

Ergebnisse

Bei ausgewachsenen Exemplaren der Arten von *Dryopteris* und *Athyrium* stehen die Wedel allseitig am Rhizom verteilt, ihre Stellung scheint von vornherein der Äquidistanz- und Alternanzregel zu genügen, ohne daß Spreuschuppen in die ontogenetische Spirale einbezogen werden müssen. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen belegen, daß die Stellung der Wedel tatsächlich durchgehend den nach der Äquidistanz- und Alternanzregel zu erwartenden Verhältnissen entspricht. Die Spreuschuppen werden nur in die Lücken zwischen den Wedeln eingeschoben und inserieren nie näher am Scheitel als die jüngste Wedelanlage, wie es bei *Polypodium aureum* der Fall war. Vorstellbar wäre jedoch, daß während der Ruheperiode im Winter der Scheitel ausschließlich von Spreuschuppen umgeben ist, bevor im Frühjahr erneut Wedel angelegt werden. Dieses Entwicklungsstadium wurde allerdings bisher nicht gefunden.

Übereinstimmend mit den Verhältnissen bei *Polypodium aureum* hat auch bei den untersuchten Arten die Größe des Scheitels, die mit dem Erstarkungsgrad der Pflanze korreliert ist (siehe unten u. Tabelle 1), einen Einfluß auf den Bildungsort der Spreuschuppen.

Tabelle 1

Art	Scheitelgröße (µm) *	Abstand jüngstes Blatt - Scheitel (µm) **	Abstand sechsjüngstes Blatt - Scheitel (µm) **	Durchmesser vom jüngsten Blatt (µm)	Lage der Spreuschuppen	Anzahl der Blätter	Anzahl der Pflanzen
<i>Dryopteris filix-mas</i>	310-440	210-230	640-780	50-100	0+1	>15	4
<i>Dryopteris filix-mas</i>	500-590	330-380	570-630	90-110	2+3	>15	3
<i>Dryopteris filix-mas</i>	170-360	90-200	830-2300	60-110	0+1	6-10	17
<i>Dryopteris dilatata</i>	390-440	230-330	730-830	80-110	1	>15	6
<i>Dryopteris dilatata</i>	610	250	870	100	2	>15	1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	300	200	900	80	1	>15	1
<i>Athyrium filix-femina</i>	200-310	140-210			2+3	>15	40
<i>Athyrium filix-femina</i>	280	190			1	>15	1

Bei *Dryopteris filix-mas* und *Dryopteris dilatata* mit großer freier Scheitelfläche (500 - 610µm Durchmesser) werden die Blätter 1 bis 3 (die jüngsten drei Blätter) in direkter Aufeinanderfolge gebildet (siehe Tabelle 2 u. Abb. 1a, b). Der Abstand der jüngsten Blätter vom Scheitel unterscheidet sich nur geringfügig. Es werden sowohl zwischen Scheitel und jüngstem Blatt als auch zwischen den jüngsten Blättern keine Spreuschuppen eingeschoben.

Bei Exemplaren mit kleiner freier Scheitelfläche (170 - 440µm Durchmesser) inserieren Spreuschuppen zwischen den jüngsten Blättern (siehe Tabelle 2 u. Abb. 1c, d). In einigen Fällen weisen die jüngsten Spreuschuppen hier den gleichen Abstand zum Scheitel auf wie das jüngste

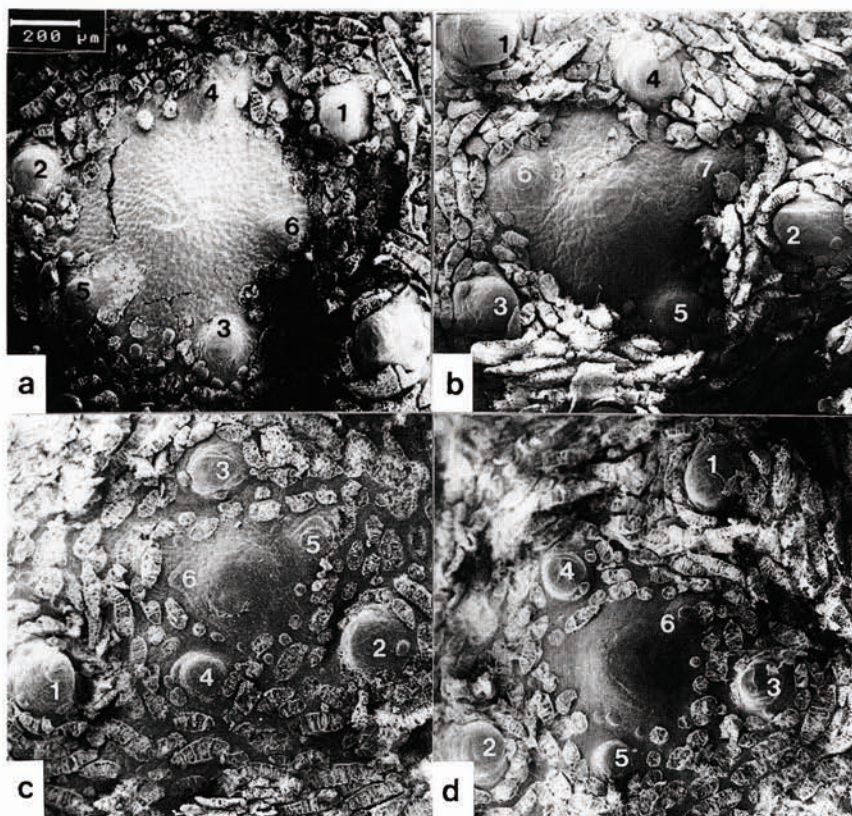


Abb. 1. *Dryopteris filix-mas*, Scheitelansichten, a) große freie Scheitelfläche, genealogische Spirale linksläufig, b) große freie Scheitelfläche, rechtsläufig, c) kleine freie Scheitelfläche, Spreuschuppen unmittelbar am Scheitel, linksläufig, d) wie c). Siehe auch Tabelle 2.

Tabelle 2
Dryopteris filix-mas (siehe Abb. 1)

Präparat Nr.	Abstand Blatt - Scheitel (μm)						Scheitel- größe (μm)	Lage der Spreu- schuppen
	1.(jüng- stes) Blatt ***	2.Blatt	3.Blatt	4.Blatt	5.Blatt	6.Blatt		
a (9)	380	380	380	440	560	600	590	3
b (7)	330	330	380	440	500	570	500	3
c (1)	210	250	330	350	570	700	320	1
d (3)	230	330	350	440	500	640	400	0

Blatt. Diese Spreuschuppen lassen sich aber nicht in die genetische Spirale der Blätter einordnen. Der Abstand der jüngsten 3 Blätter zum Scheitel nimmt in diesem Fall deutlich mit dem Alter der Blätter zu. Bei jungen Pflanzen wurden keine Exemplare mit großer freier Scheitelfläche und dicht aufeinanderfolgender Blattbildung gefunden.

Der Durchmesser des jüngsten Blattes ist nicht eindeutig mit dem Abstand zum Scheitel korreliert. Bei Individuen von *Dryopteris filix-mas* mit großer freier Scheitelfläche ist der Durchmesser des jüngsten Blattes nicht merklich größer als bei Pflanzen mit kleiner freier Scheitelfläche (siehe Tabelle 1).

Der Entwicklungsunterschied zwischen aufeinanderfolgenden Blättern ist bei erstarkten Pflanzen kleiner als bei Jungpflanzen. Er kann bei Vergleichen als Ersatz für die bei diesen Arten schlecht zu messende Dicke der Sproßachse herangezogen werden. Hierzu wurde der Abstand vom Scheitelmittelpunkt zum Mittelpunkt des sechstjüngsten Blattes gemessen. Es zeigt sich, daß der Entwicklungsgrad der Pflanze mit der Größe der freien Scheitelfläche korreliert ist (siehe Tabelle 1).

Bei *Athyrium filix-femina* inserieren die Spreuschuppen nur in 2 Fällen ungefähr so nah am Scheitel wie das jüngste Blatt. In einem Fall setzen sie an der Trennungslinie zwischen den neu entstandenen Scheitelpunkten der Fortsetzungssprosse an (Abb. 3a). Der zweite Fall ist vielleicht der Zustand vor der Verzweigung. In allen anderen Fällen ist der Scheitelbereich frei von Spreuschuppen und zwischen den beiden jüngsten Blättern setzen keine Spreuschuppen an. Die Blätter sind nahe dem Scheitel weiter entwickelt als bei *Dryopteris* und sind über den Scheitel geneigt. Die aufeinanderfolgenden Blätter schließen dicht aneinander an. Die Spreuschuppenbildung beginnt auf der scheidelabgewandten Seite der Blätter. Der Windungssinn der genetischen Spirale ist innerhalb einer Art unterschiedlich. Bei *Dryopteris filix-mas* und *Dryopteris dilatata* war die genetische Spirale (ausgehend vom ältesten Blatt) in der

Hälfte der untersuchten Pflanzen links-, in der anderen Hälfte rechtsläufig. Bei *Athyrium filix-femina* war die genetische Spirale überwiegend rechtsläufig.

Verzweigung bei *Athyrium filix-femina*

Das Rhizom von *Athyrium filix-femina* verzweigt sich nur sehr selten. So wurden frühe Stadien der Verzweigung nur bei 2 von 40 untersuchten Pflanzen gefunden. Da die Verzweigung bei *Athyrium filix-femina* ein derart seltener Vorgang ist, sollen die beiden gefundenen Verzweigungsstadien hier dokumentiert werden.

Der Vegetationskegel teilt sich in zwei Äste, die sich parallel entwickeln und in annähernd gleicher Geschwindigkeit Blätter bilden (Abb. 2 u. Abb. 3). An der Trennungslinie zwischen den neuen Scheitelpunkten bilden sich Spreuschuppen. Die Verzweigungsform kann als dichotome Verzweigung bezeichnet werden. Die genetische Spirale der Blätter am Hauptsproß¹ vor der Verzweigung läßt sich rekonstruieren, wenn man die Lage des ehemaligen Scheitels (auf der Trennungslinie zwischen den beiden neuen Scheiteln) als Drehpunkt heranzieht. Die erste Blattanlage am Fortsetzungssproß kann sich an der Trennungslinie zwischen den Fortsetzungssprossen (Abb. 3b, Blatt 1, wird dem rechten Fortsetzungs-

Tabelle 3
Athyrium filix-femina (siehe Abb. 2)

Präparat Nr.	Abstand Blatt - Scheitel (µm)						Scheitel- größe (µm)	Lage der Spreu- schuppen
	1. (jüngstes) Blatt	2.Blatt	3.Blatt	4.Blatt	5.Blatt	6.Blatt		
b (33)	140	180	250	310	460	460	240	3
c (33)	150	180	310	310	420	420	200	3
d (13)	210	230	380	400	430		310	3

0: die jüngsten Spreuschuppen in gleicher Entfernung vom Scheitel wie das jüngste Blatt (1. Blatt)

1: die jüngsten Spreuschuppen weiter vom Scheitel entfernt als das jüngste Blatt, aber näher am Scheitel als das zweitjüngste Blatt (2. Blatt)

2: die jüngsten Spreuschuppen genauso weit wie oder weiter vom Scheitel entfernt als das 2. Blatt

3: die jüngsten Spreuschuppen genauso weit wie oder weiter vom Scheitel entfernt als das 3. Blatt

* angegeben ist der Durchmesser der anlagenfreien Scheitelfläche

** es wurde der Abstand zwischen Mittelpunkt der Blattanlage und Mittelpunkt des Scheitels gemessen.

*** die Blätter werden hier aufgrund der besseren Vergleichbarkeit vom jüngsten bis zum ältesten Blatt durchnummeriert. In den Abbildungen erfolgt die Nummerierung gemäß der Konvention vom ältesten bis zum jüngsten Blatt.

¹ Als Hauptsproß wird in diesem Text der Sproß unterhalb der dichotomen Verzweigung verstanden.

sproß zugeordnet) oder gegenüber der Trennungslinie bilden (Abb. 3b, Blatt 1, linker Fortsetzungssproß und Abb. 3a, Blatt 1, rechter Fortsetzungssproß). Die ersten beiden Blattanlagen (Blätter 1, 2) am rechten Fortsetzungssproß in Abb. 3b nehmen zu dem vorangehenden Blatt am Sproß unterhalb der Verzweigungsstelle (Blatt 7*) einen Winkel zwischen 110° und 115° ein. Die aufeinanderfolgenden Blattanlagen 1 und 2 weisen annähernd den für die zerstreute Blattstellung typischen Divergenzwinkel von $137,5^\circ$ zueinander auf. Idealisierend ergibt sich daraus ein Winkel von $111,25^\circ$ zwischen der dem Fortsetzungssproß vorausgehenden Blattanlage und den ersten Blattanlagen des Fortsetzungssprosses. Die ersten Blattanlagen des Fortsetzungssprosses nehmen so

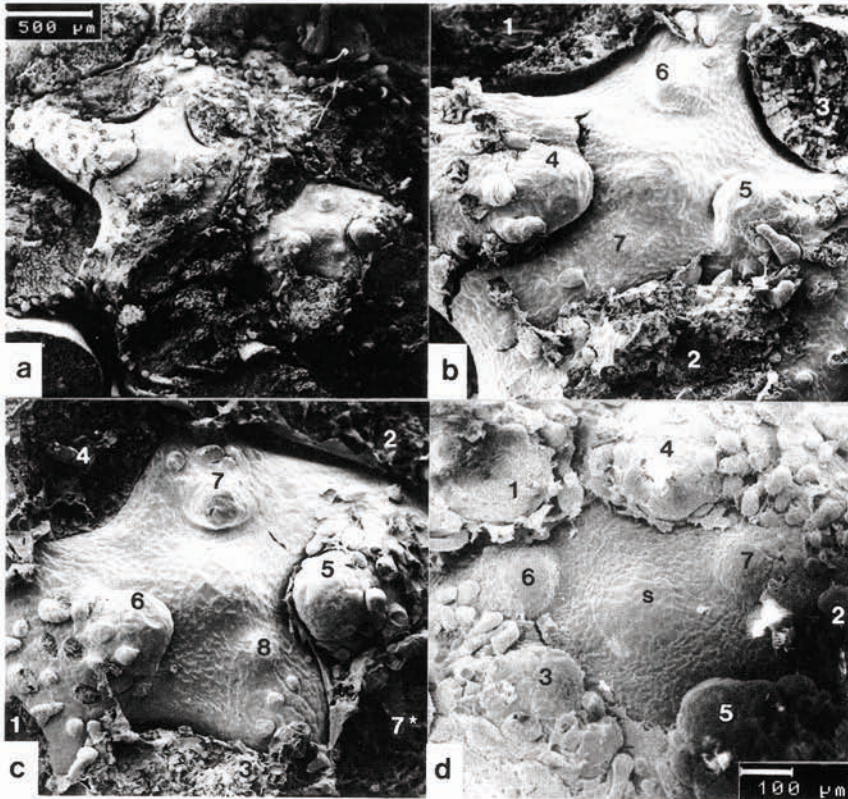


Abb. 2. *Athyrium filix-femina*, a) Verzweigung, b) linker Fortsetzungssproß, genetische Spirale linksläufig, c) rechter Fortsetzungssproß, rechtsläufig, d) Sproßscheitel, rechtsläufig. s: Scheitelzelle. Der Maßstab unten rechts bezieht sich auf b, c, d. Siehe auch Tabelle 3 und Abb. 3.

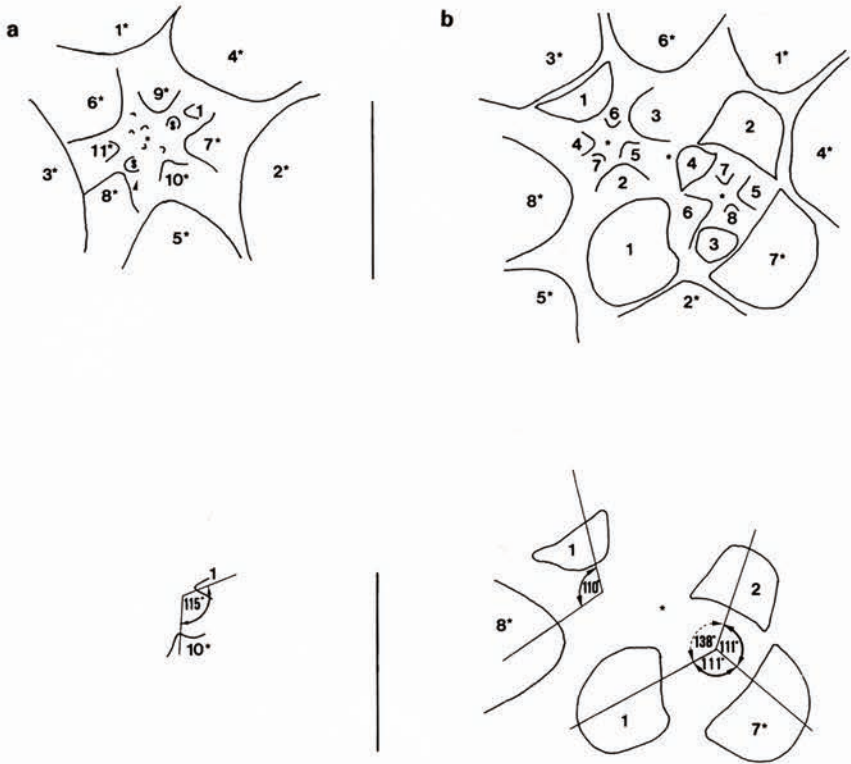


Abb. 3. Verzweigung bei *Athyrium filix-femina* (siehe auch Abb. 2), a) frühes Stadium, der Pfeil kennzeichnet den voraussichtlichen Entstehungsort der ersten Blattanlage des linken Fortsetzungssprosses, sie entsteht in einem Winkel von ca. 110° zur vorausgehenden Blattanlage des Hauptsprosses (11*). s: durch dichotome Verzweigung entstandene Scheitelpunkte. 1: jüngste Blattanlage des rechten Fortsetzungssprosses, in einem Winkel von 115° zur vorausgehenden Blattanlage am Hauptsproß (10*) bezogen auf den Sproßmittelpunkt des rechten Fortsetzungssprosses, *: Lage des Scheitelpunktes vor der dichotomen Verzweigung (Drehpunkt für die genetische Spirale des Hauptsprosses). Der Hauptsproß ist rechtsläufig. b) späteres Stadium, 1. Blattanlage des linken Fortsetzungssprosses (1) und 1. und 2. Blattanlage (1 u. 2) des rechten Fortsetzungssprosses in einem Winkel von 110° bzw. 111° zum jeweils vorausgehenden Blatt des Hauptsprosses (8* bzw. 7*). Der linke Fortsetzungssproß ist linksläufig, der rechte rechtsläufig. Der Hauptsproß ist ebenfalls rechtsläufig. Die mit einem * gekennzeichneten Blätter sind dem Hauptsproß zugeordnet, die ohne * den Fortsetzungssprossen. *: Lage des Scheitelpunktes vor der dichotomen Verzweigung.

unter Einhaltung des Divergenzwinkels von $137,5^\circ$ den maximal möglichen Abstand zu der am Hauptsproß vorausgehenden Blattanlage ein.

Wird die erste Blattanlage an der Trennungslinie zwischen den Fortsetzungssprossen gebildet, weisen die ersten beiden Blattanlagen des Fortsetzungssprosses einen Winkel von $111,25^\circ$ zu dem am Hauptsproß vorangehenden Blatt auf (Abb. 3b, rechter Fortsetzungssproß). Wird das erste Blatt des Fortsetzungssprosses gegenüber der Trennungslinie gebildet, weist nur die erste Blattanlage am Fortsetzungssproß einen Winkel von $111,25^\circ$ zu dem am Hauptsproß vorangehenden Blatt auf (Abb. 3b, linker Fortsetzungssproß).

Die Fortsetzungssprosse in Abb. 3b sind, läßt man die Blattanlage 1 des rechten Fortsetzungssprosses unbeachtet, spiegelsymmetrisch. Die Symmetrieachse geht durch den Drehpunkt für die genetische Spirale der Blätter der Hauptachse, markiert also die Lage des Scheitels vor der Verzweigung (Abb. 3b). Der rechte Fortsetzungssproß hat allerdings einen kleinen Entwicklungsvorsprung.

Die Spiegelsymmetrie wird dadurch erreicht, daß die genetischen Spiralen der Fortsetzungssprosse gegenläufig sind. Der linke Fortsetzungssproß ist links-, der rechte Fortsetzungssproß ist rechtsläufig. So kann auch bei gleich weit entwickelten Fortsetzungssprossen verhindert werden, daß an den jungen Fortsetzungssprossen die gleichalten Anlagen (entspräche Blattanlage 2 des linken Fortsetzungssprosses und Blattanlage 3 des rechten Fortsetzungssprosses in Abb. 3b) in unmittelbarer Nähe gebildet werden und sich so im Wachstum behindern. Die beiden Fortsetzungssprosse wären in diesem Fall absolut spiegelsymmetrisch. So kann unter Einhaltung der Äquidistanz- und Alternanzregel der zur Verfügung stehende Raum optimal genutzt werden.

Diskussion

Farne mit aufrechtem Rhizom bilden ihre Blätter offensichtlich durchgängig nach der Äquidistanz- und Alternanzregel. Sie unterscheiden sich dadurch von Farnen mit dorsiventralem Rhizom, die ihre Blätter nur auf der Dorsalseite in zwei Zeilen scheinbar entgegen der Äquidistanz- und Alternanzregel bilden. Anstelle der fehlenden Blätter auf der Unterseite des Rhizoms inserieren hier Spreuschuppen (siehe *Polypodium aureum*).

Bei den untersuchten Arten der Gattung *Dryopteris* können die Spreuschuppen nahe am Scheitel entstehen, wenn der Abstand der jungen Blattanlagen vom Scheitel in einem solchen Maße zunimmt, daß Lücken zwischen den Blättern für die Spreuschuppen entstehen. Wenn die Blät-

ter in dichter Folge (in kurzen Zeitabständen) am Scheitel entstehen, gibt es nahe dem Scheitel keine Lücken für die Spreuschuppenbildung. Die Spreuschuppen werden in diesem Fall ähnlich wie die Emergenzen der Angiospermen in größerer Distanz vom Scheitel als die jüngsten Blätter gebildet. Bei *Athyrium filix-femina* tritt dies immer auf, wohingegen der Bildungsort der Spreuschuppen bei den *Dryopteris*-Arten vom Erstarkungsgrad der Pflanze abhängig ist. Bei *Dryopteris* ist der Scheitel der Pflanzen, die ihre Blätter in dichter Folge gebildet haben, größer als der Scheitel der Pflanzen, die Spreuschuppen nahe dem Scheitel einfügen. Bei den erstgenannten Pflanzen ist der Abstand der jüngsten Blätter vom Scheitel größer, der Durchmesser der jüngsten Blattanlage aber nicht größer als bei Pflanzen mit kleinerem Scheitel. Dies läßt sich dahin deuten, daß sowohl Blätter als auch Spreuschuppen bei Erstarkung des Scheitels in größerem Abstand vom Scheitel gebildet werden. Da die Blätter dicht aufeinanderfolgen, bleibt zwischen den jüngsten Blättern kein Platz für Spreuschuppen.

Der Windungssinn der genetischen Spirale innerhalb einer Art ist nicht genetisch festgelegt, sondern wird erst bei der Bildung des 2. Blattes einer jungen Pflanze bestimmt.

Die bei *Athyrium filix-femina* beobachtete dichotome Verzweigung wird für viele Farnpflanzen beschrieben (GOEBEL 1913, FAHN 1990). Sie ergibt sich aus einer Zweiteilung der Scheitelzelle, wodurch zwei neue Scheitelpunkte gebildet werden. Das Wachstum hört in der bisher eingehaltenen Richtung auf und setzt sich aus den zwei neuen Scheitelpunkten in divergierenden Richtungen fort (SACHS 1874). Es sollen auch Übergänge zur lateralen Verzweigung auftreten, wenn ein Fortsetzungssproß gegenüber dem anderen im Wachstum gefördert ist.

Bei den *Hymenophyllaceae* (z.B. *Trichomanes brachypus*) können Blatt- und Knospenzeilen zusammenfallen, so daß jedes Blatt in seiner Achsel eine Knospe trägt (METTENIUS 1860). Dieser Fall kann als axilläre Verzweigung gedeutet werden (SCHOUTE 1938). Da bei *Athyrium filix-femina* keiner der beiden Fortsetzungssprosse die genetische Spirale des Hauptsprosses fortsetzt, tritt hier ein grundsätzlicher Unterschied zur lateralen, axillären Verzweigung der Angiospermen und Gymnospermen auf. Durch die Förderung eines Fortsetzungssprosses wäre dieser Unterschied nicht behoben. In diesem Sinne kann die Beschreibung TROLL's (1937) verstanden werden, die dichotome Verzweigung sei unabhängig von der Beblätterung. Die Lagebeziehung zwischen dem am Hauptsproß vorangehenden Blatt und dem ersten Blatt des Fortsetzungssprosses ist bei *Athyrium filix-femina* festgelegt (Bezugspunkt ist der Scheitel des Fortsetzungssprosses), so daß man die Verzweigung auch hier als phyllokonjunkte Verzweigung bezeichnen könnte. Diese Aussage

stellt keinen Widerspruch zur beschriebenen dichotomen Verzweigung dar. Der zur Verfügung stehende Raum wird nur bestmöglich unter Einhaltung der Äquidistanz- und Alternanzregel ausgenutzt.

Zusammenfassung

Die Wedel der Farne der *Dryopteris*-Arten und von *Athyrium filix-femina* werden durchwegs nach der Alternanz- und Äquidistanzregel angelegt. Es wechseln nicht wie bei *Polypodium aureum* Wedel und Spreuschuppen in einer einzigen genetischen Spirale ab. Die Spreuschuppen inserieren wie die Emergenzen bei den Angiospermen in den Lücken zwischen den Wedeln bzw. Blättern.

Das Rhizom von *Athyrium filix-femina* verzweigt sich dichotom. Die genetischen Blattspiralen der beiden Fortsetzungsprossen sind gegenläufig. Es tritt hier ein grundsätzlicher Unterschied zur axillären Verzweigung auf, da an keinem der beiden Fortsetzungsprossen die genetische Spirale der Blätter vor der Verzweigung fortgesetzt wird.

Literatur

- FAHN, A.: Plant Anatomy, 4. Aufl. Frankfurt 1990.
- GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., Bd. 1, Jena 1913.
- GERSTEBERGER, P. & LEINS, P.: Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. – Ber. Deutsch. Ges. 91: 381 - 387 (1978).
- METTENIUS, G.: Über Seitenknospen bei Farnen. – Sächs. Akad. Wiss., Math. Phys. Kl. Abh. 5: 611 - 628 (1860).
- SACHS, J.: Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874.
- SCHOUTE, J.C.: Morphologie. – In: Verdoorn, Manual of Pteridology. 1 - 64. The Hague (1938a). – Reprint Amsterdam: A. Asher u. Co. (1967).
- STÜTZEL, T. & GAILING, O.: Blätter und Spreuschuppen bei Farnen. Unterschiede und Gemeinsamkeiten unter phylogenetischen und morphogenetischen Gesichtspunkten. Beitr. Biol. Pflanzen. 69: 1 - 13 (1996).
- TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1, Teil 1, Berlin 1937. Nachdruck 1967.

Anschrift des Verfassers:

OLIVER GAILING

Markstraße 118a, Zi. A14

44803 Bochum

Tel. 0234/38 27 27

am Institut für Spezielle Botanik

Ruhr-Universität Bochum

Universitätsstraße 150

44780 Bochum