

## Beschreibung eines Farnwedels

Von *Otto Schüepp*, Reinach BL

Manuskript eingegangen am 8. Januar 1967

### 1. Primärblätter von *Athyrium Filix-femina*

Tafel 1 zeigt eine Auswahl von Primärblättern von *Athyrium Filix-femina*, gesammelt auf engstem Raum auf einem Baumstrunk zwischen Moosen, die jungen Pflanzen zum Teil noch verbunden mit ihrem Prothallium. Wir unterscheiden mit Zimmermann (1930) an den Blattspreiten einnervige Endstücke als «Telome» von den Zwischenstücken zwischen zwei Nervenknotten, den «Mesomen». Wir numerieren wie Heidenhain (1932, Abb. 176 bis 192) alle Knotten von der gemeinsamen Basis aus. An den Blattstiel, das Mesom O-1, schliessen bei einfacher Dichotomie zwei Telome 1-2 an, von einander gesondert durch eine mehr oder weniger tief einschneidende Scheitelbucht (Fig. a bis c). Bei Blatt d hat sich der Gabelast links im Knotten 2 wiederum gegabelt; die Spreite endet mit drei Telomen 3, 3 und 2. e und f sind symmetrische Spreiten mit vier Telomen 3 3 3 3. In Blatt g ist einer der vier Aeste in Knotten 3 noch einmal geteilt; die Spreite endet in drei Telomen 3 und zwei Telomen 4. In Blatt h und i sind die ersten Knotten 1 und 2 mehr oder weniger nahe zusammengerückt zu einer Trichotomie; jedoch greift beidemale die Randbucht über Knotten 1 tiefer als die Bucht über 2. In Blatt k folgt auf die trichotome Teilung in dem Doppelknotten 1/2 im Mittelglied eine dichotome Teilung in Knotten 3, darauf zwei dichotome Teilungen in den Knotten 4. Blatt l zeigt den Übergang zur Fiederverzweigung. Zwischen paarweise genäherten Knotten 1 und 2, 3 und 4 streckt sich über Knotten 5 und 6 ein Mittelnerv, die Rachis, bis zum Telom 7. Um eine kurze Bezeichnung zu haben unterscheiden wir den Mittelnerven oder die Rachis als «Stamm» von den aus Knotten 1 bis 6 seitlich entspringenden «Ästen» und die Äste von den seitlich aus ihnen entspringenden «Zweigen». Ast 1 links von Stamm läuft über die Knotten 2 und 3 zum Telom 4. In der Verzweigung der Äste macht sich schon bei dem kleinen Blatt l eine Regel geltend, die Heidenhain bei Farnen allgemein gültig gefunden hat: Der erste Zweig aus Knotten 2 des Astes 1 steht auf der Innenseite des Astes, zwischen Stamm und Ast; die weiteren Zweige folgen alternierend. (vgl. Heidenhain 1932, S. 247, Abb. 139 B).

Mit zunehmender Anzahl der Telome und Mesome tritt ihre Zusammenordnung nach dem Typus eines gefiederten Blattes mehr und mehr hervor; die Gabelung in zwei annähernd gleich starke Teile beschränkt sich auf die Endglieder des Stammes und der Äste. Figur m zeigt ein Verzweigungsschema

mit ca. 60 Telomen, Fig. n das Endstück ab Knoten 9, Figur o den ersten Seitenast rechts. Der Weg vom basalen Knoten 1 bis zu den Telomen ist verschieden lang. Die Zweige und Zweiglein des Astes 1 schliessen ab mit Telomen 4, 5, 6 und 7; die obersten Aeste und der Stamm schliessen ab mit Telomen 12 bis 14. Von der Basis gegen die Spitze des ganzen Verzweigungssystems nimmt die Länge der Äste, ausgedrückt in der Zahl der Mesome und des Teloms sowie die Zahl aller Telome eines Astes mit seinen Zweigen ab.

Ast Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Länge	6	—	6	5	5	5	5	4	3	2	1	1	1
Telome	9	—	8	6	6	6	5	4	3	2	1	1	1

Die Gliederung einer Blattfläche wird nach zwei entgegengesetzten Vorstellungen beschrieben. Wir denken nach Figur n die Astspitzen, nach Fig. o die Zweigspitzen durch punktiert angedeutete Kurven untereinander verbunden: wir schneiden zwischen den Telomspitzen mit der Schere mehr oder weniger breite und tiefe Einbuchtungen heraus, bis zu den inneren punktierten Verbindungslinien der Buchten. Wir beschreiben die Spreitenfläche als gelappt, gespalten oder zerschnitten. Oder wir denken uns die verzweigten Nerven und Rippen bekleidet mit einem Spreitensaum, schmal an der Basis, breiter gegen die Telomspitzen, miteinander verschmolzen mehr oder weniger weit oberhalb aller Verzweigungen. «Spaltungen» einer ursprünglich einheitlichen Fläche oder «Verwachsungen» ursprünglich freier Glieder sind bildliche Ausdrücke, die aussagen, wie wir mit Papier, Bleistift und Schere die Formen erwachsener Wedel nachahmen; es sind keine Aussagen darüber, wie ontogenetisch im Wachstum die Formen sich bilden.

## 2. Schema einer Bäumchenform

Figur 2a veranschaulicht Wachstum und Fortbildung einer «Bäumchenform». Wir übernehmen die Bezeichnung von Heidenhain 1932, S. 67 (vgl. Schüepp 1933, 1943, 1945). Neun Entwicklungsstadien sind angeordnet im Winkel zwischen den Strahlen ZO und ZS. Nacheinander erscheinen auf den Strahlen Z1 bis Z6 Knoten, aus denen Äste entspringen. In gleichen Zeitabständen je eines Plastochrons gliedert sich das endständige Telom des Stammes in ein Mesom, ein Telom des Stammes und ein Telom eines Astes. Nach zwei Plastochron ist dieses soweit erstarkt, dass es dem Telom des Stammes gleich geworden ist; im dritten Plastochron entsteht am Ast ein erster Zweig. Die Zahl der Telome vermehrt sich nach der Reihe

1    1    1    2    3    4    6    9    13    19    28    41    60    88.

Die Reihe wird fortgeführt durch Addition von je zwei Gliedern, jeweils des letzten und des drittletzten.

$$\begin{array}{rcl} Z_n + Z_{(n-2)} & = & Z_{(n+1)} \\ 41 + 19 & = & 60 \\ 60 + 28 & = & 88 \\ 88 + 41 & = & 129 \end{array}$$

In Figur 2c gliedert sich der Stamm in Mesome 1 bis 8 und ein Telom 9; Ast 1 ist gegliedert in Mesome 2 bis 6 und Telom 7. Ast 1 endet mit seinen Zweigen und Zweiglein in 9 Telomspitzen und stimmt damit überein mit dem Stammende

oberhalb Knoten 3. In Figur 2e zeigt die punktierte Linie n die Vermehrung der Spitzenzahl an den Ästen 8 bis 1; die Spitzenzahl ist im logarithmischen Massstab als Abszisse abgetragen.

In Figur 2 c bestimmen wir für jeden Stammknoten das Teilungsverhältnis Stamm: Ast nach der Zahl der Telomspitzen.

Knoten 8	Verhältnis St : A	=	1	:	1	=	1
» 7	»	=	2	:	1	=	2
» 6	»	=	3	:	1	=	3
» 5	»	=	4	:	2	=	2
» 4	»	=	6	:	3	=	2
» 3	»	=	9	:	4	=	2,25
» 2	»	=	13	:	6	=	2,17
» 1	»	=	19	:	9	=	2,11

Fortführung der Rechnung ergibt Annäherung an einen Grenzwert

$$= 189 : 88 = 2,147$$

$$= 277 : 129 = 2,148$$

In Figur 2f sind für Knoten 8 bis 1 die Endenzahlen für den Stamm als Ordinaten, für die Äste als Abszissen im logarithmischen Masstab abgetragen. Die punktierte Zickzacklinie nähert sich einer unter 45° geneigten Isometrielinie 2,148 : 1.

Für die Konstruktion der Figuren 2 a und 2 c machen wir in bezug auf das Längenwachstum aller Telome und Mesome die einfachste mögliche Annahme. Alle Teile sollen isometrisch wachsen, nach einer Gleichung (vgl. Schüepf 1963, S. 71)

$$y = y_0 \cdot e^{rt}$$

Da wir mit gleichen Altersabständen von je einer Anzahl ganzer Plastrochron rechnen, vereinfacht sich die Rechnung; die Längen der aufeinanderfolgenden homologen Glieder sind zu berechnen durch geometrische Reihen nach der Formel

$$y = y_0 \cdot q^n$$

Tabelle I

1 Glieder	2 Stammende	3 Internodium	4 Ast	5 Zweig	6 Bucht
10	7,5	2,5	—	—	—
9	10,0	3,3	—	—	—
8	13,3	4,4	7,5	—	7,50
7	17,7	5,9	10,0	—	6,75
6	23,6	7,8	13,3	7,5	6,07
5	31,8	10,4	17,7	10,0	5,47
4	41,8	13,8	23,6	13,3	4,90
3	55,6	18,4	31,4	17,7	4,41
2	74,0	24,5	41,8	23,6	3,97
1	98,5	32,5	55,6	—	3,57
0	131	—	—	—	—

Kolonne 2 der Tabelle I gibt die Längen des Stammendes von den verschiedenen Knoten bis zur Spitze als geometrische Reihe mit dem Quotienten  $q=1,33$ . Kolonne 3 gibt die Längen der Internodien zwischen zwei aufeinanderfolgenden Knoten als Differenzen der Werte in Kolonne 1. Wir beachten, dass die Differenzen zwischen den Gliedern einer geometrischen Reihe wieder eine Reihe bilden, mit dem gleichen Quotienten  $q = 1,33$ .

Die Äste wachsen wie der Stamm mit einer Verspätung von 2 Plastochron (Kolonne 4 der Tabelle). Die Zweige folgen dem Ast wieder mit gleicher Verspätung. Die Linien für isometrisches Wachstum von Stamm, Ast und Zweig, St. A. Z. in Figur 2e sind parallele Gerade in gleichen Abständen. Addieren wir die Längen aller Telome und Mesome, so erhalten wir für das raschere Wachstum Linien wie  $\Sigma$

Der Vorgang der Verzweigung ist in starker Schematisierung dargestellt in Figur 2d. Das Endstück  $SK_{10} = 7,5$  wächst im Verlaufe von drei Plastochron heran zu  $SK_9 = 10$ ,  $SK_8 = 13,3$  und zu einer Maximallänge  $SK_7 = 17,7$ . Im Knotenpunkt  $K_8$  verzweigt sich der Stamm. Es wird

$$\begin{array}{rcccl} \text{Telom maximal } SK_7 & = & \text{Telom minimal } SK_8 & + & \text{Mesom } K_7 K_8 \\ 17,7 & = & 13,3 & + & 4,4 \end{array}$$

Zugleich entspringt aus  $K_8$  der neugebildete Ast  $K_8 A_8$  in der Länge 7,5. Das stärkere Stammende  $K_8 S$  weicht von der Richtung des Mesoms um  $20^\circ$  ab, der schwächere Ast  $K_8 A_8$  um den grösseren Winkel  $50^\circ$ . Wächst der Ast nach dem gleichen Gesetz wie der Stamm, so wird das Astende nach drei Plastochron ebenfalls die Maximallänge 17,7 erreicht haben und sich gabeln in Ast und Zweig.

Heidenhain (1932, S. 76 ff.) unterscheidet die wahre Gabelung oder «*dichotomia vera*», Teilung des Stammes in zwei gleich starke Äste, die um gleiche Winkel von der Richtung des Stammes abweichen, von der gestreckten Gabelung, «*dichotomia stricta*», Teilung des Stammes in gleich starke Äste, von denen der eine sich in der Richtung des Stammes fortsetzt, während der andere zur Seite gedrängt wird. Unser Schema nimmt eine Ungleichenteilung an, sowohl in bezug auf die Richtung, als auch in bezug auf die Stärke der Äste; der schwächere Ast wird nach einer Erstarkungsperiode dem Stamme gleichwertig. So entsteht eine Bäumchenform, ein «*folium arborescens*». Charakteristisch ist dabei das Grössenverhältnis Stamm : Ast =  $SK_8 : A_8 K_8 = 13,3 : 7,5 = 1,77 : 1$ . Im isometrischen Wachstum von Stamm und Ast bleibt dieses Verhältnis erhalten. Tragen wir in Figur 2f die Endlängen des Stammes als Ordinaten, die Endlängen der Äste als Abszissen ab, so erhalten wir die Isometrielinie St, Punkte 8 bis 1, als Gerade unter  $45^\circ$  gegen die Achsen geneigt. Messen wir Stamm und Ast durch die Summe aller Mesome + Telome, so erhalten wir annähernd eine Parallele  $\Sigma$ . Vergleichen wir die Internodien als Ordinaten mit den anschliessenden Astlängen als Abszissen, so finden wir die Isometriergerade J mit einem Verhältnis  $1 : 1,7$  zugunsten der Aeste.

Wir unterscheiden für unser Schema der Bäumchenform drei Entwicklungsphasen:

1. Isometrisches Wachstum aller Telome und Mesome; Vermehrung der Gliederzahl durch Ungleichenteilung der Endglieder mit Verspätung der Äste und der Zweige.

2. Fortsetzung des isometrischen Wachstums nach Abschluss der Neubildung von Ästen und Zweigen.
3. Ausbildung eines Spreitensaumes an Telomen und Mesomen.

Die Randlinie der Spreite verläuft im Zickzack zwischen den vorspringenden Spitzen der Telome und den mehr oder weniger tief eingeschnittenen Buchten. Wir bestimmen in Figur 2d einen Punkt  $B_8$  auf der Winkelhalbierenden des Winkels  $S-K_8-A_8$  im Abstand 7,5 von der Winkelspitze  $K_8$ . Entsprechende Abstände für die Punkte  $B_7$  bis  $B_1$  berechnen wir als Glieder einer fallenden geometrischen Reihe

$$y = 7,5 \cdot 0,9^n$$

In den älteren, zuerst angelegten Astgabeln schneiden wir mit der Schere tiefer hinein, näher an die verdickten Rippen; ebenso verfahren wir an den Gabeln zwischen Ästen und Zweigen. So entsteht das Bild Fig. 2c mit den breit zusammenhängenden Telomen und den schmalen Spreitensäumen an der Rachis.

Oder wir denken uns nach Figur 2b einen unverzweigten Stamm mit einer Rippe, die von unten nach oben an Stärke abnimmt, während zugleich von unten nach oben der Spreitensaum sich verbreitert. Zwischen den Knoten 0 bis 8 und der Spitze  $S$  liegen Mesome  $a$  bis  $h$  und Telom  $i$ .  $a$  bis  $i$  sind Stufen einer Metamorphosenreihe vom schmal geflügelten Stiel  $a$  bis zur breiten Spreite mit dünnem Mittelnerv  $i$ . Das Bild der Mesome übertragen wir vom geraden Stamm in Figur b auf den leicht im Zickzack gebrochenen Stamm in Figur c. Bei der Übertragung des Bildes auf die Äste und Zweige beginnen wir mit Phase  $i$  an den Telomen und schliessen nach unten die Phasen  $h, g, f, \dots$  an, solange, bis wir vom Ast an den Stamm, oder vom Zweig an den Ast stossen. Wieder entsteht das Gesamtbild einer an den Enden zusammenhängenden, gegen die Basis geteilten bis zerschnittenen Blattspreite.

In Figur 2e ist für Glied 8, Ast  $A$  und Bucht  $B$  dieselbe Grösse 7,5 verzeichnet. Während im Übergang zu Gliedern 1 die Astlänge zunimmt bis auf 55,6, nimmt die Tiefe des Spreitensaums in der Bucht ab bis auf 3,57. In Figur 2f finden wir die Allometrielinie  $B$ . Für Glied 8 ist die Tiefe der Spreite 7,5 gleich der Astlänge 7,5, das Verhältnis 1 : 1. Für Glied 1 ist die Tiefe der Spreite (Ordinate in der Figur) mit 3,57 mehr als 10mal kleiner als die Astlänge (Abszisse) 55,6. Die Allometrielinie läuft quer zu den Isometrielinien; das Grössenverhältnis verschiebt sich; im Übergang von der Basis zur Spitze des Wedels findet eine Metamorphose statt. Die Gradienten für Ausbildung von Rachis und Spreite haben gegenläufiges Gefälle.

Wir numerieren alle Teile von der gemeinsamen Basis her. Von der Basis gegen die Spitze des Astes 1 folgen sich in Figur 2c

Knoten	1	2	3	4	5	6	7
--------	---	---	---	---	---	---	---

Phasen	a	d	e	f	g	h	i
--------	---	---	---	---	---	---	---

Beim Übergang vom Stamm zum Ast 1 werden die Phasen  $b$  und  $c$  der Metamorphosenreihe übersprungen. Beim Übergang vom Stamm auf Ast 1 und vom Ast 1 auf Zweig 2/1 folgen sich

Knoten	1	2	3	4	5
--------	---	---	---	---	---

Phasen	a	d	g	h	i
--------	---	---	---	---	---

Zwischen Stamm und Ast werden übersprungen die Phasen b und c, zwischen Ast und Zweig die Phasen e und f. Das Vorausgreifen der Metamorphose an Ästen und Zweigen bewirkt, dass an allen Telomen gleichzeitig die Endphase i zur Ausbildung kommt. Trotz verspäteter Anlage wird der gleiche Abschluss erreicht.

Das Schema der Figur 2 kann in verschiedener Weise variiert und dadurch zur Verwendung bei der Beschreibung verschiedener Farne angepasst werden. Es können für die Berechnung der geometrischen Reihen verschiedene Quotienten gewählt werden. Es kann das Verhältnis Stamm: Ast und damit die Verspätung des Astes gegenüber dem Stamm verändert werden; es kann die Dauer des Teilungswachstums, die Zahl der Glieder am Stamm klein oder gross sein. Wir werden zweckmässig einen gut ausgebildeten Wedel beschreiben im Vergleich mit einer schematischen Konstruktion und fragen, welchen Regeln etwa die Abweichungen gehorchen.

### 3. Zahlenbild eines grossen Wedels

Die Gesamtzahl aller Telome des Wedels beläuft sich schätzungsweise auf ca. 60 000. Ein Teil der Aste wurde ausgezählt und ihr Verzweigungsschema in Skizzen festgehalten. Tabelle II gibt eine Übersicht.

Tabelle II

1 Ast Nummer	2 Zweige Nummer	3 Zweiglänge	4 Telome am Ast
1	2 – 35	35	321
5	6 – 55	51	839
11	12 – 88	78	2261
17	18 – 94	78	3196
23	24 – 92	70	2168
29	30 – 99	71	1240
35	36 – 81	47	352
41	42 – 76	36	136
47	48 – 75	29	71
53	54 – 73	21	32
59	60 – 71	13	15
65	66 – 72	8	8
78 – 95		1	1
96 Telom		1	1

Die Kurve S-S der Tafel 3 ist zu vergleichen mit der punktierten Kurve n in Figur 2e. Der Anstieg der Telomzahl von 321 für Ast 1 bis 3196 für Ast 17 ist so zu verstehen dass das Teilungswachstum der ersten Äste in seiner Dauer beschränkt ist; sie werden darum an Zahl der Telome von den längere Zeit

sich fortbildenden Ästen um Glied 17 überholt. Man sieht auch bei der Entfaltung der Wedel aus der schneckenförmig eingerollten Spitze heraus, dass die Äste akropetal fortschreitend ausreifen. Äste 11 bis 23 zeigen mit über 2000 Telomen das Maximum der Aststärke. Von Ast 23 mit 2168 bis Ast 78 mit 1 Telomen verläuft die Linie S-S, im logarithmischen Masstab fast gerade. Das entspricht einer geometrischen Progression

$$\begin{aligned}1 \cdot q^{55} &= 2168 \\55 \cdot \log q &= 3,3361 \\ \log q &= 0,0607 \\ q &= 1,15\end{aligned}$$

Die entsprechende Rechnung ergibt für Figur 2e Ast 1 mit 9 Telomen bis Ast 6 mit 1 Telom

$$\begin{aligned}1 \cdot q^5 &= 9 \\ q &= 1,55\end{aligned}$$

Der grosse Wedel in Figur 3 unterscheidet sich von dem kleinen Wedel des Schemas Tafel 2 und von dem kleinen Jugendblatt Tafel 1 m, n, o im Verhältnis zweier aufeinanderfolgender Aeste,  $q = 1,15$  gegen  $q = 1,55$ . Der grosse Wedel zeigt eine grössere Anzahl von Ästen und kleinere Schritte der Metamorphose von Ast zu Ast. So ist auch am grossen Wedel der Endteil des Stammes mit 18 unverzweigten kleinen Ästen länger als der entsprechende Endteil in Figuren 2e und 1n mit nur drei unverzweigten Ästen.

Bei der durchgehenden Numerierung aller Teile von der gemeinsamen Basis am Blattstiel finden wir am Stamm Telom 96, an den Aesten 11 bis 29 ähnliche Endnummern  $88 + 1 = 89$  bis  $99 + 1 = 100$ . Die betreffenden Astspitzen sind nach der Zahl der Glieder gleich weit von der Blattbasis entfernt wie die Stammspitze (aber ungleich wegen verschiedenen Internodienlängen). Höhere Äste 41-65 sind kürzer als das Stammende über ihrem Ursprungsknoten.

Tafel 3 enthält weitere Kurven für die Zahl der Telome an den Ästen  $A_1$   $A_5$ ,  $A_{11}$ ,  $A_{17}$ ,  $A_{41}$ . Die Kurven beginnen mit steigenden Werten von 25, 38, 97, 80. Es schliessen an (nicht eingezeichnet) Äste 23, 29, 35, mit abnehmenden Anfangswerten 94, 63, 21, 8. Ast 17, der stärkste ausgezählte Ast trägt von Knoten 18 bis Knoten 44 fast gleichlange Zweige mit ca. 100 Telomen. Der Rest des Astes von Glied 45 bis 95 ist annähernd kongruent mit dem Stamm ab Knoten 45. Die höheren Äste um den Ast 41 bleiben stärker hinter der Stammspitze zurück.

So wie stärkere Äste die Ausbildung des Stammes wiederholen, so wiederholen auch stärkere Zweige die Ausbildung des Astes. Wir vergleichen mit der Kurve für Ast 41 die Kurve für den Zweig 37/17. Die Figuren 3a, b, c und d zeigen Abschnitte dieses Zweiges. Figur a zeigt wie aus dem Ast 17 am Knoten 37 der Zweig entspringt, beginnend mit zwei kurzen Internodien 37-38 und 37-39. Das Zweiglein 38/37/17 reicht bis zu einem Telom 46. Figur b zeigt am selben Zweig die benachbarten Knoten 42 und 43, Telom des Zweigleins 42 als Glied 48. In Figur c ist das Zweiglein 54 verkürzt auf 3 Glieder. Die Zweigspitze in Figur d mit unverzweigten Zweiglein reicht bis Glied 67.

#### 4. Ausmessung eines Astes

Figur 4a zeigt einen Abschnitt des Stammes mit den Knoten 49 bis 52 und die Basis der Äste 49 und 51, die Figur b die Spitze des Astes 51 von Knoten 65 bis Telom 75. Mit dem Doppelinternodium des Stammes von Knoten 49 bis 51 vergleichen wir am Ast 51 die Doppelinternodien 52-54 und 53-55; die verkürzten Anfangsinternodien des «sitzenden» Blattes schalten wir beim Vergleich aus. Der Übergang vom Stamm auf den Ast erfolgt mit sprunghafter Metamorphose. Der Ast beginnt (wie im Schema Fig. 2c) mit einer Stufe der Metamorphose, die am Stamm erst später erreicht wird. Am Stamm messen wir Internodienlänge von 4,3 mm, am Ast 1,1 und 1,2 mm. Am Stamm ist die dicke Rippe von einem schmalen Spreitensaum begleitet; am Ast bleiben die Einbuchtungen der Spreite in grösserem Abstand von der schwächeren Rippe.

Die punktierte Kurve für die Zahl der Telome an den Zweigen 52 bis 74 in Figur 4c ist vergleichbar der Kurve A41 in Figur 3. Für die Internodienlängen zeichnen wir Kurve J. An der Astbasis folgen sich lange Internodien mit sehr kurzen Internodien 52-53 und 54-55; die Zweige stehen gepaart. Gegen die Astspitze, ab Knoten 65 sind die Internodien in der Länge ausgeglichen; die Zweige alternieren. Die Zweiglängen Z nehmen von der Astbasis gegen die Astspitze rascher ab als die Internodien. Die Summe aller Mesom- und Telomlängen im Zweig (Kurve  $\Sigma Z$ ) vereinigt sich im Knoten 67 mit der Kurve Z. Die Länge der Telomspitze 75 übertrifft sowohl Internodium als auch Zweig 74.

In Figur 4d ist für Zweiglänge und Doppelinternodien  $J^*$  (schwarze Kreise) und für Astlänge und Zweiglänge (helle Kreise) der Wachstumsvergleich durchgeführt. Beim Vergleich  $ZJ^*$  liegen die beiden Punkte 52 und 53 abseits; der Zweig 52-58 ist zehnfach so lang wie das Internodium 51-52. Die weiteren Punkte 54 bis 73 liegen auf einer Allometrielinie; die Zweiglänge sinkt vom Zweifachen des Internodiums auf gleiche Länge. Allometrie stellen wir auch fest beim Vergleich Zweig als Ordinate mit Ast als Abszisse. Der basale Zweig 52 steht zur Astlänge 52-75 im Verhältnis 1 : 5. Der zweitletzte Zweig 73 steht zum Astende 73-75 im Verhältnis 1 : 2. Der letzte Zweig 74 fällt etwas aus der Reihe.

Das Schema Figur 2c, 2f war aufgebaut auf der Annahme durchgehender Isometrie, der nur bei der Bestimmung der Einbuchtungen des Blattrandes eine Allometrie entgegengesetzt war: die Auszählung und Ausmessung eines grossen Wedels lässt überall Allometrien erkennen. Das eintönige Bild des Schemas wird durch grössere Abwechslung ersetzt, die doch wieder feineren Gesetzmässigkeiten folgt.

In Figur 4a und b vergleichen wir noch die Astspitze, Knoten 67 bis Telom 75 mit dem Zweig 52-58. Der Ast ist zugespitzt, der Zweig abgestumpft. Der Ast überwiegt stark gegenüber seinen Zweigen; Zweiglein 53 am Zweig 52 ist halb so lang wie das Zweigende; Zweiglein 57 erscheint neben dem Telom 58 des Zweiges als gleichstarker Gabelspross. Dieselben Unterschiede finden wir innerhalb des Zweiges 37/17 beim Vergleich des Zweigendes (Figur 3d) mit dem basalen Zweiglein 38 (Figur 3a). Dieselben Unterschiede bestehen zwischen dem Stammende (Glieder 78-95) und den vorangehenden Ästen in der Höhe Knoten 55-65.



## 5. Form und Ontogenie. Schönheit und Zweckmässigkeit

Die Formen entstehen und verändern sich im Wachstum. Entscheidend für die Zahlen und die Grössenverhältnisse sind die Vorgänge, die innerhalb der spiralig eingerollten jungen Wedelspitzen ablaufen, dem Zählen und Messen schwer zugänglich. Dort findet im Verborgenen die Vermehrung der Telome statt, durch Teilung der Telomspitzen in zwei Telome und ein tragendes Mesom. Wir überlegen nach Figur 2d, dass die Randkurve des Teloms der Bogen B<sub>8</sub>SB<sub>7</sub> im Laufe eines Plastochrons übergeht in den Bogen B<sub>7</sub>SB<sub>8</sub>A<sub>8</sub>B<sub>6</sub>.

Wie man sich diesen Vorgang als Wachstumsprozess vorstellen soll, studiere man anhand der Mikrophotographien, Zeichnungen und Schemata von Hagemann (1965) in seinen vergleichenden Untersuchungen über die Blattentwicklung in der Gattung *Adiantum*.

Die Form eines grossen Farnwedels mit seinen Tausenden von Mesomen und Telomen wirkt auf den unbefangenen Betrachter durch ihre Schönheit. Der Systematiker erfasst gefühlsmässig Übereinstimmungen und Unterschiede zwischen Arten, Varietäten, Bastarden und versucht, nachträglich Unterscheidungsmerkmale festzustellen und in Worten auszudrücken. Der Physiologe sieht in den Wedeln Organe, Werkzeuge für die Assimilation, in den Rippen Träger, in den Leitbündeln Bahnen für den Transport von Wasser, Nährlösung, Assimilaten. Die Mannigfaltigkeit und feinere Ausgestaltung der Blattformen ist für diese Leistungen gleichgültig. Der Morphologe zeigt, dass die Formen in der Ontogenie sich bilden nach strengen, aber vielfach differenzierten Wachstumsordnungen, als sichtbarer Ausdruck für die Eigenart der Farne. Zählung und Messung und mathematische Verarbeitung derselben – in etwas grösserem Umfang als es unter Botanikern üblich ist – hilft die Regeln, nach denen die Natur Formen bildet, klarer zu erfassen, ohne dass dadurch unsere Freude an schönen Formen Schaden leidet.

### Literatur

- 1965 Hagemann W.: Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Farnsprosses II. Die Blattentwicklung in der Gattung *Adiantum* L. Beitr. Biol. Pflanzen 41 S. 405-468.
- 1932 Heidenhain H.: Die Spaltungsgesetze der Blätter. Eine Untersuchung über Teilung und Synthese der Anlagen, Organisation und Formbildung sowie über die Theorie der korrelativen Systeme, 424 Seiten, 221 Abbildung. Gustav Fischer, Jena
- 1933 Schüepp O.: Über Spaltungsgesetze der Blätter. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 60, S. 443-451.
- 1943 ——— Schemata für gefiederte Verzweigung. Verh. Schweiz. Nat. Ges. 1943, S. 115-116.
- 1945a ——— Konstruktionen über Fiederverzweigung. Verh. Schweiz. Nat. Ges. 1945, S. 166.
- 1945b ——— Allometrie und Metamorphose. Konstruktion eines Schemas eines einfachen Fiederblattes Verh. Nat. Ges. Basel 56, 2. Teil, S. 261-271.
- 1945c ——— Statistische Beschreibung der Blattverzweigung bei *Aspidium filix mas* und bei *Delphinium elatum*. Arch. Julius Klaus-Stiftung 20, Ergänzungsband, S. 326-341.
- 1963 ——— Mathematisches und Botanisches über Allometrie. Verhandl. Nat. Ges. Basel, 74, S. 69-105.
- 1930 Zimmermann W.: Phylogenie der Pflanzen Jena.
- 1938 ——— Die Telomtheorie. Der Biologe 7, S. 385-391.

## Erklärung der Figuren

### Tafel 1, S. 143

Athyrium Filix-femina. Primärblätter.

### Tafel 2, S. 144

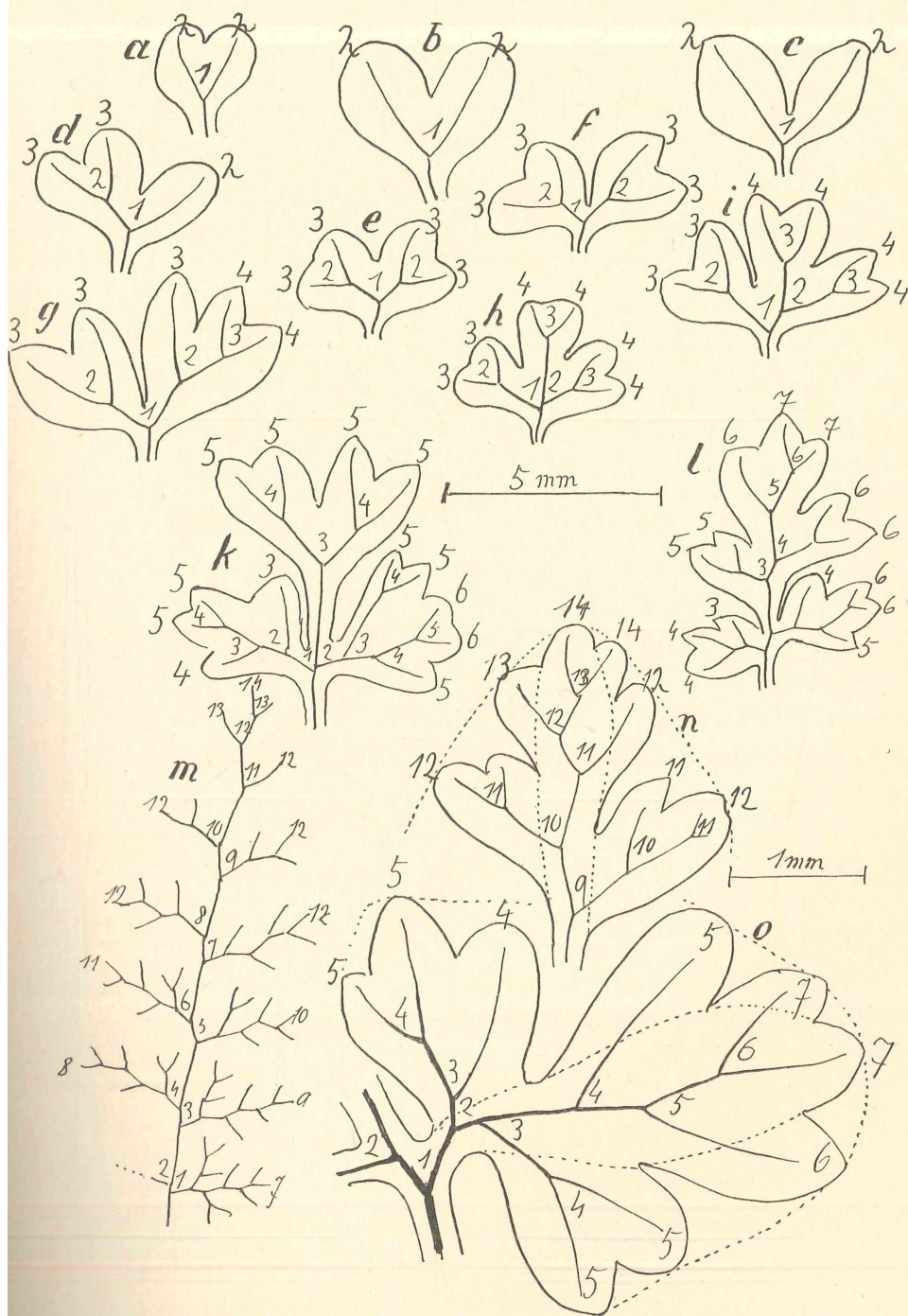
Wachstumsschema. a Wachstum und Verzweigung während 8 Plastochron. — b Stamm mit Knoten 1 bis 8, Mesomen a bis h und Telom i. — c Verzweigungsschema, Numerierung aller Knoten und Telomspitzen von der gemeinsamen Basis des Stammes aus, Astspitzen 7 7 7 7 7 8 9 ausgerichtet auf Geraden gegen die Stammspitze 9 konvergierend. Randkurve über Stammknoten 1 tief, über Knoten 8 wenig eingeschnitten. — d Verzweigung der Stammspitze. Im Telom der Stammspitze Lage der zukünftigen Knoten  $K_9$  und  $K_{10}$ ,  $K_8 A_8$  jüngster Ast mit Anfangslänge  $K_8 A_8 = K_{10} S$ .  $K_8 B_8$  Tiefe des Spreitensaumes in der Winkelhalbierenden über Knoten 8. — e Wachstumsschema, Ordinaten Nummern 0 bis 8 der Knoten. Abszissen im logarithmischen Masstab. n Anzahl der Telome an den Aesten 1 bis 8. St.-St. Endlänge des Stammes über den Knoten 0 bis 10. A-A Längen der Aeste 1 bis 8. Z-Z Längen der Zweige über Knoten 3 bis 6.  $\Sigma$  Summe der Längen aller Telome und Mesome oberhalb der Stammknoten 3 bis 8. B-B Tiefe des Spreitensaumes in den Buchten über Stammknoten 1 bis 8. — f Wachstumsvergleich, im doppelt logarithmischen Masstab. Diagonalen 10:1, 1:1 und 1:10 als Isometrielinien. n Teilungsverhältnis Stamm: Ast nach der Anzahl der Telome, St Teilungsverhältnis Stamm: Ast nach der Länge,  $\Sigma$  Teilungsverhältnis Stamm: Ast nach der Summe aller Nervenlängen, J Verhältnis Internodienlänge: Astlänge, B Verhältnis der Bucht KB zum Ast KA.

### Tafel 3, S. 145

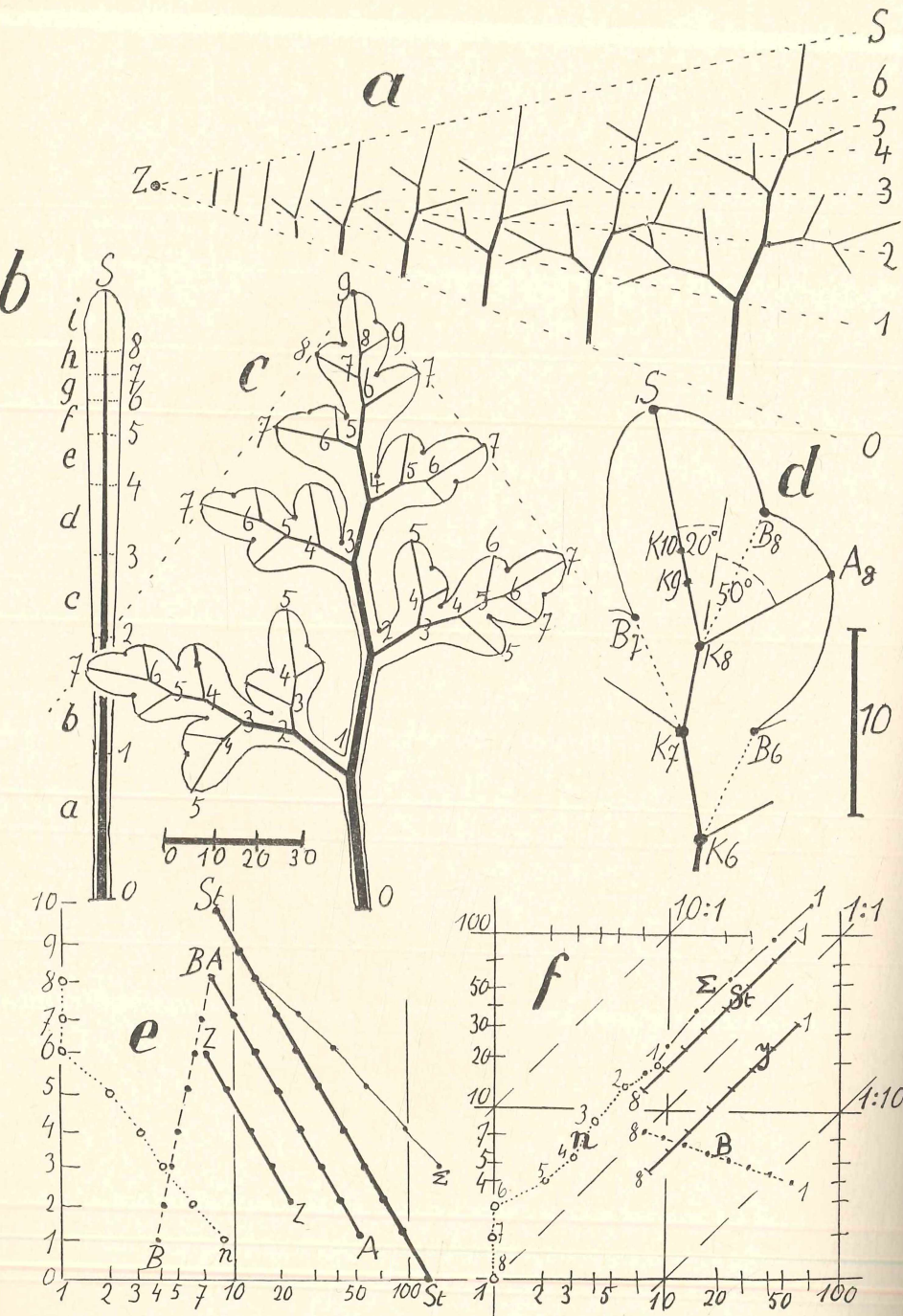
Ordinaten Nummer der Knoten, Abszissen Anzahl der Telome am Stamm Kurve S-S, an Aesten A1, A5, A11, A17, A41, und an Zweig 37/17 — a, b, c, d Teilstücke des Zweiges 37 am Ast 17.

### Tafel 4, S. 146

a Stammglieder 49 bis 52 mit Basis der Aeste 49 und 51. — b Spitze des Astes 51 — c Wachstumskurven für Ast 51, Glieder 52 bis 75. n Zahl der Telome am Zweig, J Internodienlänge, Z Zweiglänge,  $\Sigma$  Z Summe der Nervenlängen am Zweig. — d Wachstumsvergleich. Isometrielinien 10:1 bis 1:10. Schwarze Kreise: Allometrie Zweiglänge: Internodienlänge, helle Kreise: Zweiglänge: Astlänge.



Tafel 2  
 O. Schüpp







Tafel 4

O. Schüepp

