

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 8 · 1981

FILM C 1333

**Blattentwicklung mit longitudinaler Entrollung
beim Nestfarn (*Asplenium nidus* L.)**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch), 16 mm, schwarzweiß, 74 m, 7 min (24 B/s). Hergestellt 1964, veröffentlicht 1979.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Botanischen Institut der Universität für Bodenkultur, Wien, Prof. Dr. R. KANDELER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE, Dr. T. HARD; Kamera: K. PHILIPP; Schnitt: H. WITTMANN.

Zitierform:

KANDELER, R., und INST. WISS. FILM: Blattentwicklung mit longitudinaler Entrollung beim Nestfarn (*Asplenium nidus* L.). Film C 1333 des IWF, Göttingen 1979. Publikation von R. KANDELER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 8/C 1333 (1981), 7 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. R. KANDELER, Botanisches Institut der Universität für Bodenkultur, Gregor-Mendel-Straße 33, A-1180 Wien.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 21034

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

RIKLEF KANDELER, Wien, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1333

Blattentwicklung mit longitudinaler Entrollung beim Nestfarn (*Asplenium nidus* L.)

Verfasser der Publikation: RIKLEF KANDELER

Inhalt des Films:

Blattentwicklung mit longitudinaler Entrollung beim Nestfarn (*Asplenium nidus* L.). Der Film zeigt in Zeitrafferaufnahmen ein typisches Beispiel für die Blattentwicklung bei Farne. Der Spitzenteil der Blattanlage wächst schneckenartig eingerollt und schützt dadurch die meristematische Scheitelkante. Gleichzeitig findet akropetal fortschreitend eine Entrollung des Blattes und eine Verbreiterung der Blattspreite statt. Die longitudinale Streckung des Blattes kann von einer tagesperiodischen Auf- und Abkrümmung begleitet sein.

Summary of the Film:

Leaf Development in the Bird's Nest Fern (*Asplenium nidus* L.) with Longitudinal Unrolling of the Lamina. The film demonstrates a typical example of leaf development in ferns by speed-up film technique. The tip of the leaf primordium is growing in a spiral thus protecting the apical row of initial cells. Simultaneously a leaf unrolling proceeds in acropetal direction and also a broadening of the lamina. The longitudinal leaf lengthening can be accompanied by circadian up- and downward movements.

Résumé du Film:

Développement des feuilles avec déroulement longitudinal de la fougère *Asplenium nidus* L. Le film montre en accéléré un exemple typique du développement des feuilles chez les fougères. La pointe des feuilles croît en restant enroulée en colimaçon, ce qui protège l'arête méristématique. Il se produit simultanément un déroulement de la feuille qui se poursuit dans la zone acropétale, et un élargissement de la feuille. L'étirement longitudinal de la feuille peut être accompagné d'un déploiement et d'une rétraction suivant le moment de la journée.

Allgemeine Vorbemerkungen

Für die späteren Stadien der Blattentwicklung ist charakteristisch, daß mit den Wachstumsprozessen zugleich Entfaltungs- oder Entrollungsvorgänge ablaufen. Die

Blätter werden hierbei in eine Position gebracht, die ihrer Funktion als Photosyntheseorgan entspricht. In der Knospenlage waren die Blattanlagen zuvor in jeweils artspezifischer Weise eingekrümmt. Diese Faltungen und Einrollungen dienen offensichtlich dazu, die wasserabgebende Oberfläche der Blattanlage zu verringern und durch eine Art „Hockerstellung“ die Blattentwicklung möglichst lange im Schutz von älteren Organen oder Organteilen ablaufen zu lassen. Die Gliederung der Blattanlage in Unter- und Oberblatt, Stiel und Spreite, Rhachis und Fiedern ist an die Tätigkeit embryonaler, voll-meristematischer Zellen gebunden. Diese besitzen zwar innerhalb der Pflanze eine vergleichsweise hohe Saugkraft (ALLSOPP [1]), sind aber gegen die Wasserabgabe an die Umgebung nicht geschützt (Fehlen der Cuticula am Protoderm). Deshalb krümmen sich die jungen Blattanlagen ein und bleiben meist längere Zeit im Schutz von robusteren Pflanzenteilen. Die Art und Weise, wie die Einkrümmungen vorgenommen werden, steht dabei in enger Beziehung zur späteren Gestalt des fertig ausdifferenzierten Blattes.

W. TROLL ([3]) hat in seiner „Vergleichenden Morphologie der höheren Pflanzen“ (Bd. 1, Teil 2, 1939) eine genaue Darstellung der verschiedenen Möglichkeiten gegeben, die für die sog. Vernation, die Knospenlage der Blattanlagen, bestehen. Eine longitudinale Einkrümmung der Blattspreite ist bei Blättern mit Spitzenwachstum zu finden, so vor allem bei den Farnblättern (Einrollung zur Blatt-Oberseite hin) und bei *Drosera*-Arten (Einrollung zur Blatt-Unterseite zu). Ein anderer Fall von longitudinaler Einkrümmung ist die hakenförmige Krümmung des Blattstieles, die sowohl bei krautigen Pflanzen als auch Gehölzen vorkommt und bei Geophyten erst nach Durchstoßen des Bodens aufgehoben wird. Besonders mannigfaltig sind die transversalen Faltungen und Einrollungen. Eine Einfaltung kann entweder an der Mittelrippe erfolgen (*Cyclamen*, *Codiaeum*, *Ipomoea*, *Rhus cotinus*) oder in den Intercostalfeldern, die zwischen den Hauptnerven liegen. Hierbei sind Längsfaltungen (Palmen, *Veratrum*), Querfaltungen (*Fagus*, *Corylus*) und fächerförmige Faltungen (*Acer*, *Geranium*, *Alchemilla*, *Aralia*) zu unterscheiden. Auch die Einrollungen betreffen die Blattspreite. Entweder sind die Blattspreitenhälften jede für sich nach innen gerollt (*Malus*, *Populus*, *Tradescantia*), oder für sich nach außen gerollt (*Salix*, *Polygonum*, *Fagopyrum*), oder beide übereinandergreifend eingerollt (*Canna*, *Martiana*, *Musa*, *Dieffenbachia*). Schließlich sind als kompliziertere Knospenlagen die runzelige (*Rheum*, *Victoria*) und die schirmförmige (*Podophyllum*, *Amorphophallus*) zu nennen.

Um die Blattentwicklung und damit gleichzeitig den Übergang von der eingekrümmten Blattanlage in die gestreckte Form des erwachsenen Blattes im Film zu demonstrieren, wurde der Nestfarn, *Asplenium nidus* L., als Beispiel gewählt. Die großen Blattanlagen im Inneren der Blattrosette, der Entrollungsvorgang in etwa gleichbleibender Richtung und die resultierende einfache Blattgestalt lassen den Gesamtvorgang der Blattentwicklung in übersichtlicher Weise erfassen. Ausgeschlossen bleiben allerdings die ersten Stadien der Blattentwicklung. Wie bei den meisten leptosporangiaten Farnen (VON GUTTENBERG [2]), ist es zunächst eine zweiseitige Scheitelzelle, die am Vegetationskegel die Bildung der jungen Blattanlage übernimmt. Später wird diese Scheitelzelle in eine Reihe von Randzellen unterteilt, die

dann als Scheitelkante für das Spitzenwachstum des heranwachsenden Blattes verantwortlich sind. Die Deszendenten der Randzellen bauen durch weitere Teilungen einen mehrschichtigen Spitzenbereich auf, bei dem die Zellen der abaxialen Seite (Unterseite) zunächst wesentlich teilungsaktiver sind und dadurch die Einkrümmung der Anlage zur adaxialen Seite (Oberseite) hin herbeiführen. Diese ersten Stadien der Blatentwicklung verlaufen im Schutz eines Filzes von quellfähigen Spreuschuppen, die die Sproßspitze ebenso wie die älteren Teile des Rhizoms dicht bedecken. Erst wenn von der Blattbasis her Zellstreckungs- und Differenzierungsprozesse begonnen haben und es zu einer schneckenartigen Einrollung der Blattanlage an der Spitze gekommen ist, beginnt sich die Blattanlage aus dem Spreuschuppenfilz herauszuschieben. In der Gewebedifferenzierung eilt vermutlich das Protoderm mit der Bildung der Epidermis den übrigen Geweben voraus, so daß das heranwachsende Organ bis auf den im Inneren der Schnecke liegenden Spitzenteil bereits ganz von einer Cuticula überzogen ist und also einerseits selbst geschützt ist und andererseits den Schutz der meristematischen Blattspitze übernehmen kann.

Im Zeitrafferfilm ist zu sehen, wie nun über eine lange Zeit hinweg zwei Prozesse nebeneinander her ablaufen. Die Schnecke wird in ihrem unteren Teil durch nachgeholt Zellteilungs- und Zellstreckungsprozesse der Blattoberseite entrollt und damit weiter nach oben geschoben. So entsteht von der Basis her sukzessiv das fertige Blatt. Gleichzeitig gehen die Entwicklungsvorgänge an der Blattspitze wie bisher weiter, so daß der schneckenartig eingekrümmte Teil des Blattes trotz ständiger Entkrümmung in etwa gleichem Umfang erhalten bleibt.

Bevorzugt wird bei diesem Ablauf zunächst die Mittelrippe des Blattes ausgebildet. Die Anlage der Blattspreite bleibt zunächst ein relativ schmaler Saum, der zur Oberseite des Blattes hin orientiert ist. An der Kante dieses Saumes befinden sich protodermale Randzellen, die die Verbreiterung der Blattspreite vornehmen, wenn die Mittelrippe bereits entrollt ist. Im Zuge des Flächenwachstums öffnen sich dann die Spreitenhälften.

Der Entrollungsbewegung überlagert ist gelegentlich eine Pendelbewegung, die dem täglichen Licht-Dunkel-Wechsel folgt. Sie geht vor allem von den streckungsfähigen Teilen im Bereich der Blattmittelrippe aus und führt zu einem abwechselnden Heben und Senken der Blattspitze und der Blattflanken. In späteren Stadien der Blatentwicklung ist das Auf- und Abkrümmen der Spreitenhälften ein passiver Vorgang, der durch die Krümmungsbewegungen der Mittelrippe erzwungen wird. Das Randwachstum des Blattes bleibt hinter der Längsstreckung der Mittelrippe zurück, so daß die Blattfläche im entspannten Zustand eine bootsartige Wölbung aufweist. Findet nun eine erneute aktive Krümmung der Mittelrippe statt, muß die Fläche dieser Bewegung folgen. Es kann dabei zu einem plötzlichen Umklappen der Spreite kommen, wenn die Verbiegung der Mittelrippe von einer auf die andere Seite überwechselt. Die Wachstumsunterschiede auf der Ober- und Unterseite der Mittelrippe sind wahrscheinlich durch polar abwärts wandernde Auxinströme bedingt, deren Stärke mit dem Tag-Nacht-Rhythmus wechselt. Durch einseitiges Bestreichen der Mittelrippe mit Wuchsstoffpaste können die Bewegungen stark modifiziert werden.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

I. Demonstration der Pflanze.

1. Der Nestfarn ist in tropischen Gebieten Asiens, Australiens und Afrikas beheimatet. Er wächst dort als Epiphyt auf Bäumen des Regenwaldes. Seine Blätter werden am natürlichen Standort bis über 1 m lang und 20 cm breit; sie bilden eine trichterförmige Krone, in deren Zentrum sich der Vegetationskegel befindet.

II. Der zentrale Teil der Blattrosette.

2. Der Vegetationskegel ist dicht mit Spreuschuppen bedeckt.

III., IV. Vorbereitung der Filmaufnahme.

3. Um die Entfaltung der jungen Blattanlagen filmen zu können, wird der Vegetationskegel freigelegt. Die Entwicklung der Blattanlagen ist bei allen Farnen durch ein Spitzenwachstum charakterisiert. Es führt zu einer eingerollten Blattanlage.

Zeitraffung 1:15 000

V. Gesamtentwicklung des Blattes in Flächen- und Seitenansicht.

4. In Zeitraffung ist die Entfaltung zweier junger Blattanlagen innerhalb von etwa 4 Wochen zu sehen.

5. Während die eingerollte Blattspitze durch ein apikales Teilungsmeristem ständig weiterwächst, entfaltet sich das Blatt durch einen longitudinalen Streckungsprozeß; er beginnt an der Blattbasis und führt dazu, daß die Zellen akropetal in einen Dauerzustand übergehen.

6. Gleichzeitig mit dem Längenwachstum des Blattes durch Zellstreckung vergrößert sich der Blattrand mit Hilfe eines Randmeristems; die Blattspitze verbreitert sich durch Flächenwachstum. Aus dem Zusammenspiel von Längen-, Flächen- und Randwachstum ergibt sich die Form des ausgewachsenen Farnblattes.

Gegen Ende der Entfaltung stellt das Spitzenmeristem das Wachstum ein und geht ebenfalls in einen Dauerzustand über.

VI. Wiederholung des Vorganges in Seitenansicht.

7. Hier noch einmal eine Zeitrafferaufnahme der Blattentfaltung von der Seite gesehen. Die eingerollte Blattanlage entfaltet sich dadurch, daß sich im wachsenden Bereich der Anlage die Innenseite, die spätere Blattoberseite, stärker in die Länge streckt, als die Außenseite. Der Entrollungsbewegung ist hier eine Pendelbewegung überlagert, die dem täglichen Hell-Dunkel-Wechsel entspricht. Sie erfaßt die Blattflanken und die Blattspitze gleichermaßen.

VII. Anfangsstadien in Großaufnahme.

8. Vor der Entfaltung ist die junge Blattanlage im Filz der Spreuschuppen verborgen. Sie wird durch das Längenwachstum, das im Blattstiel beginnt, aus den Spreuschuppen herausgehoben. Das Spitzenmeristem bleibt geschützt, da die Blattanlage zur Oberseite hin schneckenförmig eingerollt ist. Sie besteht in diesem Stadium

¹ Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film. – Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

hauptsächlich aus der Mittelrippe; die Blattspreite beginnt oberhalb des Blattstiels und ist als schmaler Saum zu erkennen.

VIII. Junge und späte Stadien in Großaufnahmen.

9. Während die Blattspitze durch Zellteilungen ständig weiterwächst, setzen sich die Zellstreckungs- und Differenzierungsprozesse spitzwärts fort. Da sich die Oberseite der Blattanlage stärker streckt als die Unterseite, kommt es zu einer longitudinalen Entrollungsbewegung, die die älteren Blatteile in eine gestreckte Lage bringt. Das Flächenwachstum der Blattspreite, das an der Basis nahezu abgeschlossen ist, setzt sich ebenfalls spitzwärts fort.

10. In diesem Stadium hört das Spitzenwachstum auf. Der longitudinale Streckungsprozeß führt zur vollständigen Entrollung des Blattes.

IX. Wiederholung der Blattentwicklung in Detailaufnahmen.

11. Während der longitudinalen Streckung und des Flächenwachstums der Blattspreiten sind die zunächst schmal angelegten Blattflanken nach oben gekrümmt. Durch die Teilungsaktivität des Randmeristems verlängern sich die Blattränder. Dabei öffnen sich die Spreitenhälften und nehmen an den Pendelbewegungen der Mittelrippe teil. In einem späteren Stadium bleibt das Randwachstum hinter der Längsstreckung der Mittelrippe zurück. Die Blattfläche wölbt sich dann bootsförmig. Wenn die Verbiegung der Mittelrippe von einer Seite auf die andere überwechselt, erzwingen ihre Krümmungsbewegungen ein passives Umklappen der Spreitenhälften.

12. Sowohl der longitudinale Streckungsprozeß, der die Farnblattentfaltung bewirkt, als auch die tag-nacht-induzierten Pendelbewegungen der Mittelrippe werden wahrscheinlich durch Wuchsstoffströme bedingt, die von der Blattspitze ausgehen und im Blatt abwärts wandern.

Literatur

- [1] ALLSOPP, A.: The significance for development of water supply, osmotic relations and nutrition. In: W. RUHLAND (Ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 15, 1, 504–552, Berlin–Heidelberg–New York 1965.
- [2] GUTTENBERG, H. v.: Histogenese der Pteridophyten. In: K. LINSBAUER (Hrg.), *Handbuch der Pflanzenanatomie*. 2. Auflage, Spezieller Teil, Band VII, Teil 2, Berlin-Nikolassee 1966.
- [3] TROLL, W.: *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. 1. Bd.: Vegetationsorgane, 2. Teil, Berlin 1939.