

40. Otto Schüepf: Zur Theorie der Blattstellung¹⁾.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 25. März 1921. Vorgetragen in der Maisitzung.)

1. Geometrische Konstruktionen (Abb. 1).

Die in der Natur vorkommenden Blattstellungen sind Lösungen des folgenden geometrischen Problems: Man bestimme alle regelmäßigen, unbegrenzt sich fortsetzenden Anordnungen von kongruenten oder symmetrischen, sowie von gleichsinnig oder ungleichsinnig ähnlichen Teilkörpern.

Bezieht sich die Konstruktion auf die fortwachsende Sproßspitze, so sind ähnliche Teilkörper anzunehmen und die Konstruktion ist durchzuführen mit Hilfe von Schneckenlinien (Spiralen), die mit gleichmäßiger Neigung an den Flächen von Rotationskegeln emporsteigen. Eine Schar entsprechender Punkte (Blattspitzen, Blattachsels usw.) verteilt sich so auf eine Schneckenlinie, daß der Abstand von der Kegelspitze in geometrischer Progression abnimmt, und daß jeder Punkt gegenüber dem vorhergehenden um einen konstanten Winkel (Divergenzwinkel) gedreht erscheint.

a) *Ficus elastica* (Fig. 1 auf Abb. 1). Jedes Sproßglied besteht aus einem zylindrischen Stengelstück, das am oberen Ende den Blattstiel und ein geschlossenes hohlkegelförmiges Nebenblatt trägt. Links in der Figur sind eine Scheitelansicht des Stengels nach Entfernung aller Blätter und Nebenblätter, sowie eine Seitenansicht nach Entfernung des ältesten Blattes und Nebenblattes dargestellt; rechts daneben sieht man die geometrischen Konstruktionslinien für einige Scharen entsprechender Punkte. Es sind Schneckenlinien auf Kegelflächen, die alle eine gemeinsame Achse und Spitze haben; die Punkte Q liegen auf der Achse selber. Im Grundriß erscheinen die Schneckenlinien als logarithmische Spiralen²⁾.

1) Die Möglichkeit, die Theorie in mathematischer Richtung auszubauen, verdanke ich der Mitarbeit meines Bruders, Prof. Dr. H. SCHÜEPP in Zürich.

2) Vielfach werden diese Spiralen im Knospenquerschnitt direkt als Blattgrenzen sichtbar. Diesen Spezialfall hat CHURCH eingehend behandelt. CHURCH: On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. Oxford 1901—1903.

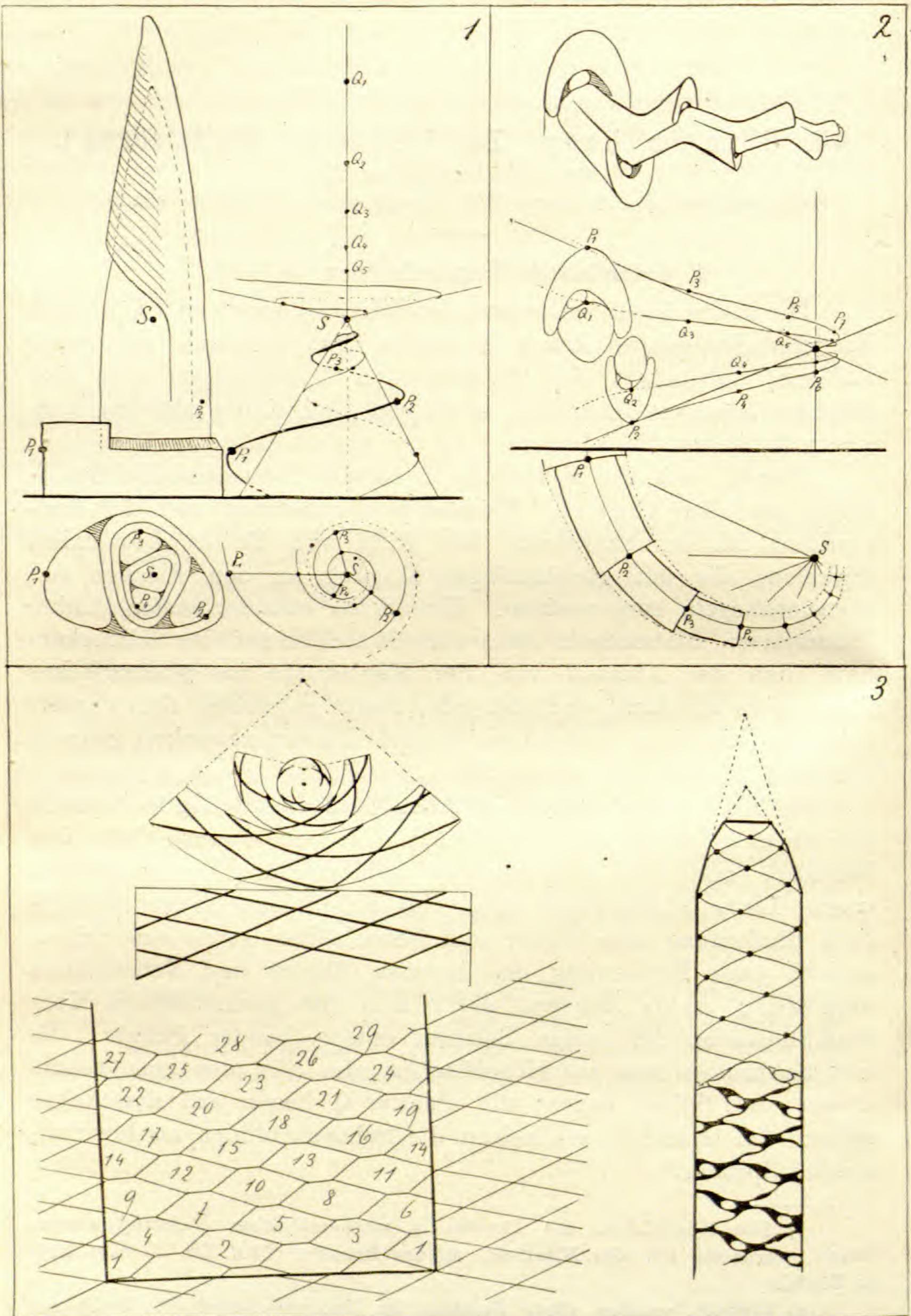


Abb. 1. Konstruktion räumlicher Blattstellungsschemata. 1. *Ficus elastica*. 2. *Lathyrus latifolius*. 3. *Victoria regia*.

b) *Lathyrus latifolius* (Fig. 2 auf Abb. 1). Die aufeinanderfolgenden Teilstücke sind nicht kongruent, sondern symmetrisch zueinander; im jugendlichen Zustand sind sie ungleichsinnig ähnlich. Jedes Teilstück ist asymmetrisch in bezug auf die Form der Blattansatzstellen und die Lage der Achselsprosse, ebenso in bezug auf die Form der Blätter, die in der Zeichnung weggelassen sind. Die oberste Figur zeigt anschaulich die Zickzackkrümmung und die hakenförmige Biegung der Achse; die unteren Figuren erläutern die Herstellung des Bildes aus einer Reihe von entsprechenden Stengelquerschnitten.

Die Teilkörper 1, 3, 5 . . . sind unter sich gleichsinnig ähnlich, ebenso die Teilkörper 2, 4, 6. Das ganze System setzt sich darum aus zwei Reihen von Teilkörpern zusammen, die die schon geschilderten Gesetzmäßigkeiten zeigen. So verteilen sich auch die entsprechenden Punkte $P_1, P_3, P_5 \dots$; $P_2, P_4, P_6 \dots$ auf zwei symmetrische Schneckenlinien, die der oberen und unteren Mantelfläche eines Doppelkegels angehören. Die zweite Schar von entsprechenden Punkten $Q_1, Q_3, Q_5 \dots$; $Q_2, Q_4, Q_6 \dots$ verteilt sich auf zwei Schneckenlinien eines zweiten Doppelkegels, der mit dem ersten Achse und Spitze gemeinsam hat. Im Grundriß zeigen sich dieselben Gesetzmäßigkeiten; nur ist hier ein kleiner Deckungswinkel zu wählen. Zu beachten ist hier das völlige Auseinanderfallen der „organischen Achse“ (Mittellinie des Stengelmarks) und der „geometrischen Konstruktionsachse“.

c) *Victoria regia* (Fig. 3 auf Abb. 1). Es ist ein häufiger Spezialfall, daß eine der zur Konstruktion dienenden Kegel- oder Zylinderflächen die „ideale Stengeloberfläche“ darstellt, das heißt die Fläche, welche man durch Abschneiden aller Blattstiele, Blattscheiden und Seitensprosse erhält; dieser Fall wurde bisher allen Konstruktionen zugrunde gelegt.

Bei *Victoria regia* stehen die Ansatzstellen der Blätter und Blüten auch beim ausgewachsenen säulenförmigen Stengel im Kontakt; sie bilden asymmetrische Figuren, die sich durch Sechsecke oder schiefe Parallelogramme schematisieren lassen. Von der ausgewachsenen Stengeloberfläche konstruieren wir zunächst die Abwicklung in eine Ebene, indem wir die Zeichnungsfläche in lauter kongruente Felder aufteilen. Diese numerieren wir von einem beliebigen Felde aus nach links ansteigend mit der Differenz 2, nach rechts ansteigend mit der Differenz 3. Bei vollständiger Durchführung der Numerierung ergibt es sich bald, daß Feld 1 doppelt auftritt. Man verbindet entsprechende Ecken der beiden Felder 1, errichtet in diesen Punkten die Senkrechten auf die

Verbindungsgerade und erhält so einen Ausschnitt der Ebene, der sich zum Zylindermantel zusammenrollen läßt.

Links oben ist dargestellt, wie sich die Konstruktion auf Kegelflächen von verschiedener Neigung übertragen läßt; rechts sieht man das zusammengefaltete körperliche Modell wiedergegeben.

2. System der Blattstellungen (Abb. 2).

Die Abbildung zeigt für jede der sechs Hauptgruppen ein Diagramm und die Ansicht einer Kegelfläche, auf der eine Schar entsprechender Punkte dargestellt ist; aus der Anordnung der Diagramme läßt sich auch die Verwandtschaft der Stellungsgesetze ableiten.

A. Sprosse aus einer Reihe von Anaphythen aufgebaut (Fig. 1, 2, 3). Jeder Anaphyth, jedes Sproßglied setzt sich zusammen aus einem vollständigen Internodium, einem Knoten an dessen oberem Ende und einem Blatt mit breiter, oft ringförmig geschlossener Ansatzstelle.

B. Sprosse mit mehreren Reihen von Anaphythen (Fig. 4, 5, 6). Der Stengel erscheint hier vielfach als ein ungegliedertes Ganzes, dem die sich wiederholenden Rindenteile und Blätter angefügt sind. Nach Art der Pericaulomtheorie werden wir also von der zentralen Achse die Anaphythen unterscheiden, die mit ihren der Stengelrinde angehörenden Teilen zu einer geschlossenen Schicht zusammengefügt sind; oft sind diese Rindenteile als Blattpolster differenziert.

Nach der Symmetrie der Teilstücke unterscheiden wir:

a) Sprosse aus asymmetrischen, unter sich kongruenten Anaphythen (Fig. 1, 4). Hier sind alle „Spiralstellungen“ zusammengefaßt, die sich dadurch auszeichnen, daß durch eine Schraubenbewegung jedes Teilstück mit seinen Nachbarn zur Deckung gebracht werden kann.

b) Sprosse aus asymmetrischen, unter sich spiegelbildlich symmetrischen Anaphythen (Fig. 3, 6). Jedes Teilstück ist das Spiegelbild seiner Nachbarstücke.

c) Sprosse aus symmetrischen Anaphythen (Fig. 2, 5). Hier wird durch Vereinigung der Eigenschaften der beiden anderen Gruppen der höchste Grad von Symmetrie erreicht.

Für die einzelnen Gruppen genügt eine kurze Beschreibung:

Aa) Einfache Spiralstellung (Fig. 1 auf Abb. 2). Eine Schar entsprechender Punkte liegt jeweils auf einer Schneckenlinie. Die „organische Achse“ kann mit der Achse der Kon-

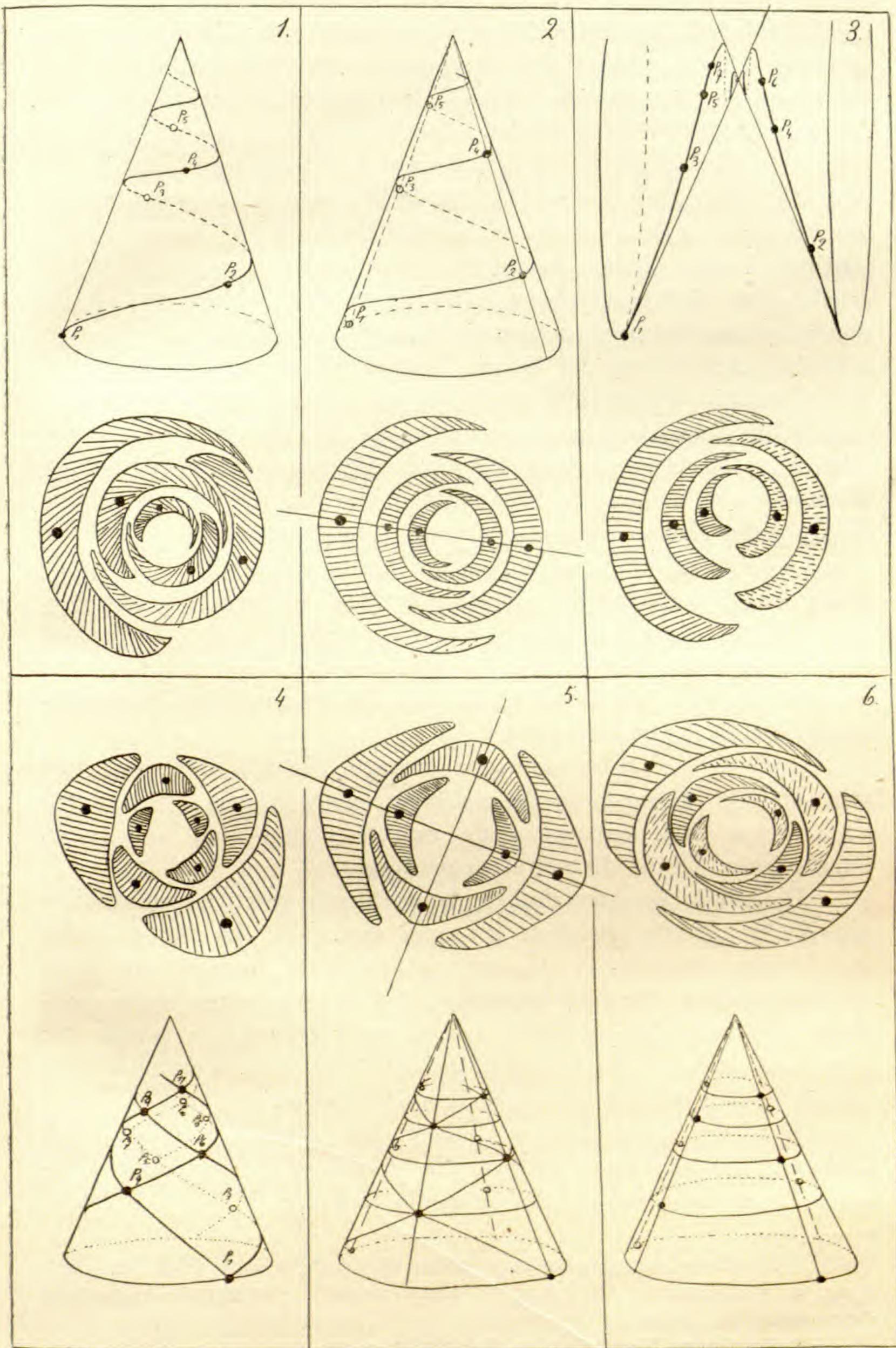


Abb. 2. System der Blattstellungen. 1. Einfache Spiralstellung. 2. Zweizeilig symmetrische Stellung. 3. Zweizeilig dorsiventrale Stellung. 4. Zusammengesetzte Spiralstellung. 5. Symmetrische Quirlstellung. 6. Schiefe Quirlstellung.

struktionskegel zusammenfallen oder sich um dieselbe herumwinden. Häufig nähert sich der Divergenzwinkel dem Werte von 180° und die Anaphythen werden annähernd symmetrisch. Dadurch geht die Stellung in die folgende über¹⁾.

Ac) Zweizeilig symmetrische Stellung (Fig. 2 auf Abb. 2). Der Divergenzwinkel ist 180° ; eine Schar entsprechender Punkte ordnet sich in zwei Mantellinien eines Kegels (Orthostichen). Jeder Anaphyth, aber auch der ganze Sproß erhält eine Symmetrieebene. Die organische Achse ist oft in dieser Symmetrieebene schlangenförmig²⁾ gekrümmt. Durch verschiedene Ausbildung der beiden Hälften des ganzen Sprosses und der einzelnen Anaphythen gelangen wir zur folgenden Stellung.

Ab) Zweizeilig dorsiventrale Stellung (Fig. 3 auf Abb. 2). Die Orthostichen der zweizeilig symmetrischen Stellung krümmen sich zu zwei Schneckenlinien, die der linken und rechten Hälfte eines Doppelkegels angehören. Die „organische Achse“ ist meist schlangenförmig oder zickzackförmig gekrümmt und regelmäßig gegen die konkave „Bauchseite“ des Sprosses hin gebogen.

Bb) Schiefe Quirlstellung (Fig. 6 auf Abb. 2). Es handelt sich hier um ein seltenes Stellungsgesetz, das aber von Interesse ist, weil es das System abrundet und die gegenseitige Verwandtschaft der Gruppen klarlegt³⁾.

Eine Schar entsprechender Punkte verteilt sich auf vier symmetrisch angeordnete Mantellinien eines Kegels (vier Orthostichen); je zwei entsprechende Punkte liegen sich auf einem Parallelkreis (Quirl) diametral gegenüber.

Die stark asymmetrischen, sichelförmig gekrümmten Blätter der *Rochea falcata* zerfallen in zwei Gruppen, die Spiegelbilder voneinander darstellen. Je zwei benachbarte Reihen von Anaphythen zeigen, für sich betrachtet, die Eigenschaften eines zweizeilig dorsiventralen Sprosses, dessen organische Achse gerade ist; man kann also in der schiefen Quirlstellung eine Vervielfachung der zweizeilig dorsiventralen Stellung erblicken.

Wird der Abstand aller Orthostichen gleich (90° bei zweizähligen Quirlen) und werden die einzelnen Anaphythen symmetrisch, so erhalten wir die folgende Stellung.

1) Die Entwicklungsgeschichte vieler Monokotyledonen zeigt den Übergang in umgekehrter Richtung. „Scheiteltorsion“. GOEBEL: Allgemeine Organographie, p. 206.

2) SCHÜEPP, Jahrb. f. wiss. Bot. LVII, p. 32.

3) Beispiel: *Rochea falcata*. Beschreibung und Abbildungen bei GOEBEL, l. c., p. 208.

Bc) Symmetrische Quirlstellung (alternierende Quirle) (Fig. 5 auf Abb. 2). Entsprechende Punkte liegen auf Quirlen und Orthostichen. Jeder Anaphyth ist symmetrisch gebaut, und der ganze Sproß zeigt so viele Symmetrieebenen, als Punkte auf einem Quirl vorkommen.

Durch Reduktion auf „einzählige Quirle“ würden wir wieder die zweizeilig symmetrische Stellung erhalten; wichtiger ist der Übergang zur letzten Stellung, der dadurch vermittelt wird, daß sich entsprechende Punkte auch durch Schneckenlinien verbinden lassen, die nach links und rechts in gleicher Zahl und mit gleicher Neigung ansteigen, und die oft in Knospenquerschnitten deutlich sichtbar werden.

Ba) Zusammengesetzte Spiralstellungen (Fig. 4 auf Abb. 2). Dieses Stellungsgesetz ist theoretisch weitaus am besten bearbeitet worden, so daß hier der Hinweis auf wenige Punkte genügt.

Eine Schar entsprechender Punkte liegt an den Kreuzungsstellen zweier Systeme von Schneckenlinien, die in entgegengesetzter Richtung an einer Kegelfläche aufsteigen. Jedes System besteht aus kongruenten Schneckenlinien, die in gleichen Abständen sich auf die Kegelfläche verteilen. Charakteristisch ist namentlich die Anzahl dieser „Parastichen“ oder „Kontaktzeilen“.

Haben die Parastichenzahlen keinen gemeinsamen Faktor (5 und 3; 3 und 2; 2 und 1), so läßt sich eine „genetische Spirale“ konstruieren. Wird diese auch zur Kontaktzeile und schließlich zur einzigen Kontaktzeile, so erhalten wir den Übergang zur einfachen Spiralstellung.

Haben die Parastichenzahlen einen gemeinsamen Faktor, z. B. 2 und 6 den Faktor 2, so liegen je zwei Anaphythen auf einem Quirl. Wird Zahl und Neigung der beiderlei Parastichen gleich groß, so entstehen aus den „gedrehten Quirlen“ die symmetrischen Quirle.

Häufig wird in beiden Systemen die Distanz der Parastichen gleich groß und es schneiden sich außerdem die Parastichen rechtwinklig; in diesen Fällen können die Ansatzstellen der Blätter durch sich berührende Kreise auf einer Kegelfläche schematisch dargestellt werden¹⁾²⁾.

1) VAN ITERSON, Math. u. mikroskop. anatomische Studien über Blattstellung, Jena 1907.

2) Die in diesem Aufsatz nicht behandelte Erscheinung der Anisophyllie umfaßt Zwischenformen von Blattstellungen niedriger und hoher Symmetrie, die aus ungleichen Teilstücken bestehen.

3. Mathematische Begründung des Systems.

Das geschilderte System der Blattstellungen ist entstanden durch die Vereinigung biologischer Beobachtungen mit geometrischen Überlegungen; es ist nicht nur in biologischer, sondern auch in mathematischer Beziehung ein geschlossenes System.

Die in der Natur vorkommenden Blattstellungen stellen die Gesamtheit der Lösungen des folgenden Problems dar: Man bestimme alle regelmäßigen, unbegrenzt sich fortsetzenden Anordnungen von gleichsinnig oder ungleichsinnig ähnlichen Teilkörpern. Die geforderte Regelmäßigkeit der Anordnung bedeutet, daß jeder Teilkörper mit seinen Nachbarkörpern in gleicher Art und mit entsprechenden Flächen zusammenhänge. Die Ähnlichkeit im strengen mathematischen Sinn bedeutet Formgleichheit und Wachstum in geometrischer Progression.

Damit das Problem lösbar sei, damit die Teilkörper in Flächen zusammenhängen und sich nicht bloß in Punkten berühren, müssen bestimmte Bedingungen erfüllt sein. Für die Anordnung in einer Reihe lauten diese sehr einfach: Jeder Teilkörper muß zwei gleichsinnig oder ungleichsinnig ähnliche Grenzflächen haben, die man sich anschaulich als Schnitte durch den Stengel oder die Stengelrinde vorstellen kann. Für die schichtförmige Anordnung in zwei sich kreuzenden Richtungen kommen weitere Bedingungen über Ähnlichkeitsverhältnis (Wachstumsgröße) und gegenseitige Lage der Grenzflächen hinzu.

Dehnt man das Problem aus auch auf die regelmäßigen Anordnungen kongruenter oder symmetrischer Körper, so kommen neue Möglichkeiten hinzu; ich erwähne die fünf regulären Polyeder, die als Symmetrieformen niedriger Organismen ebenfalls von Bedeutung sind¹⁾.

Betrachtet man ferner die Anordnung kongruenter oder symmetrischer Teilkörper nach drei im Raume sich kreuzenden Richtungen, so erhält man als Lösungen die sämtlichen Symmetrieklassen der Kristalle.

4. Biologische Bedeutung des Systems.

Die mathematische Bearbeitung leistet dem Biologen den Dienst, für das Gesetz der Blattstellungen eine zusammenfassende Formulierung zu geben; sie zeigt auch, welche Voraussetzungen notwendig gemacht werden müssen. Sache des Biologen ist es, die Bedeutung dieser Voraussetzungen und damit des ganzen Systems zu prüfen.

1) Man vergleiche das „promorphologische System“ HÄCKELS in der „Generellen Morphologie der Organismen“.

Voraussetzung ist die periodische Entstehung gleicher Stücke aus der embryonalen Masse des Vegetationspunktes.

Voraussetzung ist ferner das Wachstum dieser Stücke nach dem Gesetz der geometrischen Progression¹⁾.

Voraussetzung ist eine gegenseitige Anpassung der Teilstücke, die sich wohl aus der Entstehungsweise derselben und der Mitwirkung mechanischer Spannungen erklären läßt.

Die Art der Blattstellung scheint dann bestimmt zu sein durch die Form der Teilstücke. Unsymmetrische, unter sich gleiche Teilstücke bedingen Spiralstellung; unsymmetrische Teilstücke in zweierlei spiegelbildlich gleichen Gestalten bedingen dorsiventrale zweizeilige Stellung oder schiefe Quirle; symmetrische Teilstücke bedingen die symmetrischen Sproßformen. Breite Ansatzstellen der Blätter bedingen die Stellungen in einer Reihe, schmale Ansatzstellen die Anordnungen in mehreren Reihen.

Es läßt sich also die Art der Blattstellung in weitgehendem Maße mit der Form der Teilkörper in Verbindung bringen. Setzt man die Form der Teilkörper als gegeben voraus, so läßt sich daraus die Art der Blattstellung ableiten.

Die Regelmäßigkeit der Blattstellungen aber, welche die auffälligste Tatsache ist, wird dadurch nicht erklärt; die Regelmäßigkeit mußte bei der mathematischen Bearbeitung des Problems ausdrücklich unter die Voraussetzungen aufgenommen werden.

Die Analogie der Formgesetze spricht für den Versuch, die Regelmäßigkeit der Blattstellungen wie diejenige der Kristallformen auf eine regelmäßige Anordnung der kleinsten Teile zurückzuführen.

Das Protoplasma, von dem die Formbildung ausgeht, ist ein Kolloid, das durch Intussusception wächst; es muß also nach unseren physikalisch-chemischen Vorstellungen voneinander getrennte Teilchen enthalten, zwischen denen eine starre Verbindung nicht bestehen kann. Soll dennoch eine Ordnung zustande kommen, die die ganze embryonale Masse zur Einheit werden läßt, so müssen wir die Annahme machen, daß die isolierten Protoplastenteilchen Richtkräfte aufeinander ausüben können.

In den Gesetzen der Blattstellung erkennen wir eine von innen heraus bedingte Ordnung, einen Hinweis auf die Autonomie des Lebens.

Reinach bei Basel, März 1921.

1) Man vergleiche: O. SCHÜEPP, Über Form und Darstellung der Wachstumskurven. Diese Berichte XXXVIII, 1920, p. 193—199.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Schüepp (Schuepp) Otto

Artikel/Article: [Zur Theorie der Blattstellung 249-257](#)