© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

42. Otto Schüepp: Konstruktionen zur Blattstellungstheorie.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 20. April 1923. Vorgetragen in der Junisitzung.)

Die vorliegende Mitteilung ist eine Ergänzung meiner kurzen zusammenfassenden Ausführungen: „Zur Theorie der Blattstellung". (Diese Berichte XXXIX, 1921, S. 249—257.) Ich möchte versuchen, das Prinzip der Konstruktionen und ihrer mathematischen Begründung deutlicher hervorzuheben, und ich beschränke mich deshalb auf die Darstellung der einfachen Spiralstellung und der zweizeilig dorsiventralen Stellung sowie auf Konstruktionen in der Ebene, die schematische Knospenquerschnitte darstellen.

Weil es sich um die Darstellung wachsender Gebilde handelt, dürfen die einzelnen Blätter nicht durch kongruente, sondern nur durch ähnliche Teilfiguren dargestellt werden. Da die Blätter in gleichmäßigen Altersabständen aufeinanderfolgen und mit annähernd konstanter relativer Wachstumsgeschwindigkeit wachsen[1]), soll das Größenverhältnis der aufeinanderfolgenden ähnlichen Teilfiguren konstant sein. Beide Forderungen sind in den Konstruktionen von CHURCH und VAN ITERSON erfüllt; dagegen beschränken sich diese Forscher auf die Betrachtung von Kreisen oder vom Kreise abgeleiteten streng symmetrischen Figuren. Diese Beschränkung lasse ich fallen und lege den Konstruktionen beliebige asymmetrische Figuren, z. B. ungleichseitige Dreiecke, zugrunde.

Sobald man auch die zahlreichen Pflanzen mit typisch asymmetrischen Blättern in den Kreis der Blattstellungstheorie hineinzieht, treten zwei entgegengesetzte Fälle hervor. Bei den Monokotylen mit Scheiteltorsion finden wir eine Differenz zwischen dem „anodischen" und dem „kathodischen" Blattrand; die erwachsenen Blätter sind alle unter sich gleich und können durch eine Schraubenbewegung miteinander zur Deckung gebracht werden. Bei den Dikotylen mit „dorsiventralen" Sprossen sind die „obere" und „untere" Flanke des Blattes verschieden, es gibt zweierlei Blätter, die Spiegelbilder voneinander darstellen und in einer Zickzackreihe miteinander abwechseln.

Daß sich homologe Organe entweder in Schraubenlinien oder in Zickzacklinien anordnen, hat schon NÄGELI kurz ausgesprochen[2]);

1) SCHÜEPP: Wachstumsmessungen an Knospen und Vegetationspunkten. Verh. naturforsch. Ges. Basel XXXIV, 1923, S. 48, 49.

2) NÄGELI und SCHWENDENER: Das Mikroskop, 2. Aufl., S. 602.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

doch ist dieser Hinweis in der Blattstellungstheorie kaum beachtet worden. Die folgende Betrachtung zeigt, daß die beiden Stellungsgesetze und die beiden Möglichkeiten der Blattasymmetrie notwendigerweise zusammenhängen.

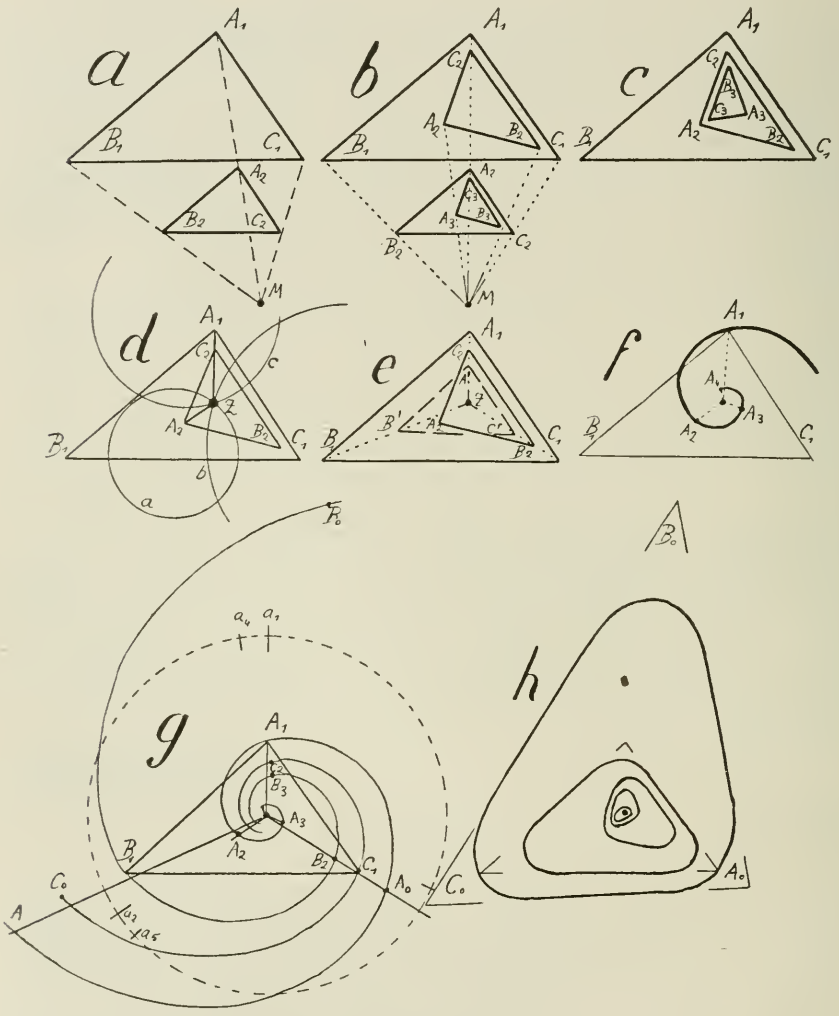

Abb. 1.

Konstruktion der einfachen Spiralstellung. In Figur 1a verbinden wir die Ecken des Dreiecks $A_1B_1C_1$ mit einem beliebig gewählten Punkt M, halbieren die Strahlen MA_1, MB_1 und MC_1 und erhalten so das ähnliche Dreieck $A_2B_2C_2$. In Figur 1b ist das kleinere Dreieck $A_2B_2C_2$ in beliebig gedrehter Stellung in das größere Dreieck hineingezeichnet. Die gegenseitige Lage der Drei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ecke läßt sich dadurch charakterisieren, daß die Punkte A_1 und C_2 sowie C_1 und B_2 Nachbarpunkte geworden sind.

Wir stellen uns die Aufgabe, zu den beiden Figuren eine ganze Figurenreihe herzustellen, so daß das Größenverhältnis zweier aufeinanderfolgender Figuren immer gleich ist, und daß zwei aufeinanderfolgende Figuren immer in derselben Lagebeziehung stehen.

Zu diesem Zwecke verkleinern wir die Figur 1b mit Hilfe von Strahlen nach dem Punkte M wieder auf die Hälfte. $A_1B_1C_1$ geht dabei über in $A_2B_2C_2$; aus $A_2B_2C_2$ erhalten wir $A_3B_3C_3$. Die beiden kongruenten Dreiecke $A_2B_2C_2$ der Figur 1b sind in Figur 1c zur Deckung gebracht. Damit haben wir 3 Glieder unserer Figurenreihe erhalten und könnten nach demselben Verfahren beliebig viele weitere Glieder konstruieren.

Wir suchen aber eine andere Methode, die rascher zum Ziel führt. Beim fortgesetzten Verkleinern ziehen sich die Figuren allmählich gegen einen Punkt zusammen, das Zentrum unserer Konstruktion. Es ist möglich, dieses Zentrum direkt zu konstruieren, sobald die beiden ersten Figuren unserer Reihe gegeben sind (Fig. 1d). Dazu dienen die Apollonischen Kreise a, b und c, die sich im Zentrum Z schneiden. Kreis a ist der geometrische Ort aller Punkte, deren Abstände von A_1 und A_2 sich verhalten wie 2 : 1; entsprechendes gilt für die Kreise b und c. Für die Abstände der Dreieckspunkte von Z gilt:

$$ZA_1 : ZA_2 = ZB_1 : ZB_2 = ZC_1 : ZC_2 = 2 : 1.$$

Ferner läßt sich beweisen, daß die Winkel A_1ZA_2, B_1ZB_2 und C_1ZC_2 (Fig. 1d) gleich groß sind; wir nennen diesen charakteristischen Drehungswinkel den Divergenzwinkel des Systems, und können uns die Überführung einer Figur der Reihe in die folgende nun auch in folgender Weise vorstellen (Fig. 1e):

Man halbiert im Dreieck $A_1B_1C_1$ die Strahlen A_1Z, B_1Z und C_1Z, erhält dadurch das ähnliche Dreieck $A'B'C'$ (gestrichelt); dieses dreht man, indem man den Punkt Z festhält, um den Divergenzwinkel. Gleiches Verkleinern und Drehen führt zu allen folgenden Gliedern der Reihe.

Zur raschen Durchführung der Konstruktion ist es praktisch, zunächst alle Punkte A zu konstruieren (Fig. 1f), indem man den Strahl ZA_1 um den Divergenzwinkel dreht und halbiert; man erhält den Punkt A_2 und aus demselben in gleicher Weise A_3, A_4, A_5. Denkt man sich Drehung und Verkürzung des Strahles als gleichzeitige, gleichmäßige Bewegung, so durchläuft der Punkt A

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die eingezeichnete logarithmische Spirale; durch Rückwärtsdrehen und Verlängern des Strahles läßt sich diese nach außen verlängern.

In Figur 1g sind auch die Spiralen hinzugefügt, auf denen die Punkte B und C liegen; in Figur 1h sind diese Punkte wieder zu Dreiecken verbunden. Runden wir noch die Ecken derselben ab, so ist das Schema einer einfachen Spiralstellung mit einer Divergenz von ca. 120° und mit drei deutlichen Orthostichen fertig. Man vergleiche dazu die Figuren 54, 58, 59, 60, 61 und 62 bei HIRMER[1]).

Konstruktion der zweizeilig dorsiventralen Stellung. Diese erfolgt nach denselben Methoden wie die Konstruktion der einfachen Spiralstellung; sie führt aber zu wesentlich verschiedenen Resultaten, weil sich die Figurenreihe aus zweierlei Figuren zusammensetzt, die sich als Spiegelbilder entsprechen.

In Figur 2a wird zunächst wieder das ungleichseitige Dreieck $A_1B_1C_1$ durch Halbieren der Strahlen MA_1, MB_1 und MC_1 in das ähnliche Dreieck A'B'C' verwandelt; dieses geht durch Umklappen in sein Spiegelbild $A_2B_2C_2$ über. Es ist nun auf den Drehungssinn zu achten, in welchem die Buchstaben ABC in den drei Dreiecken aufeinanderfolgen; er ist jeweils durch einen gekrümmten Pfeil hervorgehoben. Die Dreiecke $A_1B_1C_1$ und A'B'C' sind „gleichsinnig ähnlich"; die Dreiecke $A_1B_1C_1$ und $A_2B_2C_2$ sind „ungleichsinnig ähnlich". Wir setzen nun das Dreieck $A_2B_2C_2$ in beliebiger Stellung in das Dreieck $A_1B_1C_1$ hinein (Fig. 2b). Die gegenseitige Lage der Dreiecke ist dadurch gekennzeichnet, daß A_1 und A_2 sowie C_1 und B_2 Nachbarpunkte geworden sind.

Wir stellen uns die Aufgabe, zu den beiden Figuren eine ganze Figurenreihe herzustellen, so daß immer zwei aufeinanderfolgende Figuren ungleichsinnig ähnlich sind, immer im selben Größenverhältnis stehen und immer dieselbe gegenseitige Lagebeziehung aufweisen.

Zu diesem Zwecke verkleinern wir wieder in Figur 2b die aus den Dreiecken $A_1B_1C_1$ und $A_2B_2C_2$ zusammengesetzte Figur auf die Hälfte und erhalten die beiden Dreiecke A'B'C' und A''B''C''. Die aus diesen gebildete Figur klappen wir um und erhalten in ihrem Spiegelbild ein zweites Mal das Dreieck $A_2B_2C_2$ und darin eingeschlossen das Dreieck $A_3B_3C_3$. Die beiden kongruenten Dreiecke $A_2B_2C_2$ aus der Figur 2b sind in Figur 2c zur Deckung gebracht. Wir haben ein drittes Glied unserer Figuren-

---

1) HIRMER, M.: Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Jena 1922.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

reihe erhalten und können nach demselben Verfahren beliebig viele weitere Glieder gewinnen.

Doch führt wieder eine andere Methode rascher zum Ziel. Auch hier ziehen sich die Figuren beim fortgesetzten Verkleinern

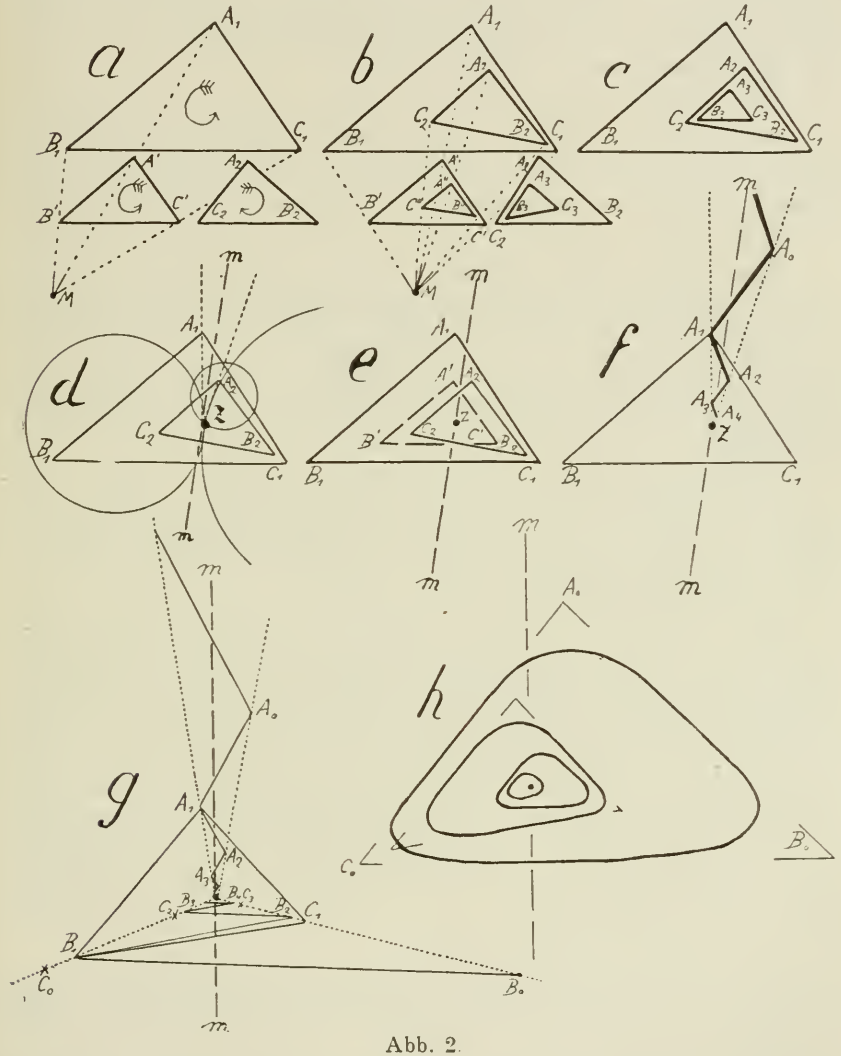

Abb. 2.

allmählich gegen ein Zentrum zusammen; und wieder läßt sich dieses mit Hilfe von Apollonischen Kreisen direkt konstruieren, sobald die beiden ersten Teilfiguren in ihrer gegenseitigen Lage gegeben sind (Fig. 2d). Für die Abstände des Zentrums von den Ecken gilt wieder:

$$ZA_1 : ZA_2 = ZB_1 : ZB_2 = ZC_1 : ZC_2 = 2 : 1.$$

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Außer dem Zentrum ist diesmal die Mittellinie (m in Fig. 2d) wichtig für die Konstruktion. Wir erhalten sie, indem wir den Winkel A_1ZA_2 halbieren; es läßt sich beweisen, daß sie auch die Winkel B_1ZB_2 und C_1ZC_2 halbiert. Ist einmal Zentrum und Mittellinie bestimmt, so können wir uns wieder eine einfachere Vorstellung bilden von der Art, wie eine Figur der Reihe in die folgende übergeführt wird (Fig. 2e).

Man halbiert die Strahlen ZA_1, ZA_2 und ZA_3 und gewinnt so aus dem Dreieck $A_1B_1C_1$ das gleichsinnig ähnliche Dreieck $A'B'C'$. Dieses verwandelt man durch Drehen um die Achse m in sein Spiegelbild $A_2B_2C_2$. Aus diesem gewinnt man durch Wiederholung der Konstruktion $A_3B_3C_3$.

Praktischer ist es wieder, zunächst alle Punkte A zu konstruieren (Fig. 2f); sie liegen auf einer Zickzacklinie, die zwischen den Strahlen ZA_1 und ZA_2 hin und her läuft, wobei sich jedesmal der Abstand vom Zentrum auf die Hälfte verkürzt, oder, wenn wir die Konstruktion nach außen fortsetzen, sich auf das Doppelte verlängert.

In Figur g ist auch die Zickzacklinie für die Punkte B hinzugefügt. Figur 2h gibt das Resultat der ganzen Konstruktion wieder, indem die Punkte wieder zu Dreiecken verbunden und die Ecken derselben abgerundet sind.

Man vergleiche die Konstruktion mit dem Querschnitt durch eine Knospe von *Vicia Cracca*, den GOEBEL abbildet (Allg. Organographie, 2. Aufl., S. 303), indem man dort jeweils die zusammengehörigen Blattrippen, Fiederblätter, Nebenblätter und Blütenstände in einheitliche Umrißlinien zusammenfaßt. In folgenden Punkten stimmen Konstruktion und Wirklichkeit gut überein: Unterschied der oberen und unteren Flanken, Gleichartigkeit der Teile links und rechts von der Mittellinie, zickzackförmige Anordnung einzelner Punkte oder entsprechender Organe (obere Nebenblätter, Blütenstände, untere Nebenblätter).

In den vorhergehenden Ableitungen ist neben der Regelmäßigkeit der Anordnung die asymmetrische Form der Teile zur Voraussetzung gemacht worden; symmetrische Teilfiguren hätten zur Konstruktion der gewöhnlichen zweizeilig symmetrischen Blattstellung geführt, welche als gemeinsamer Grenzfall die beiden geschilderten Stellungen verbindet.

Von der zweizeilig symmetrischen Stellung ausgehend hat neuerdings HIRMER (l. c.) die einfache Spiralstellung einem genaueren Studium unterworfen und ein wertvolles Tatsachenmaterial zu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sammengestellt. Ich hebe folgendes hervor: „Für die Monokotylen dagegen besteht kein fester Divergenzwert“ (S. 28). Es bestehen aber häufig Zusammenhänge zwischen Umrißform des Vegetationspunktes und Größe der Divergenz (S. 33). Dies ist namentlich auch der Fall für die „Orthotristichie“ und die „Spirotristichie“ (S. 43), die, wie auch die Konstruktion unserer Figur 1 deutlich macht, gern mit Dreiecksgestalt des Vegetationspunktes sich verbinden.

Die theoretischen Ausführungen HIRMERs gehen aus von der Tatsache, daß die Keimpflanzen durchweg die zweizeilig symmetrische Blattstellung zeigen und von dieser zur Spiralstellung übergehen. Dem entspricht der Begriff der „Scheiteltorsion“ (GOEBEL, Allg. Org., S. 206). HIRMER führt diese zurück auf „asymmetrisches Wachstum“ (S. 17) und spricht davon, daß wiederholt ein „Sektor eingeschoben“ werde (S. 17). Diese Vorstellung ist mathematisch nicht sehr klar, da doch die Summe der Sektoren immer 360° bleibt. Wenn weiterhin HIRMER bemerkt, daß durch seine Betrachtungen am Knospenquerschnitt von *Cordyline rubra* „der Beweis für die tatsächliche Ungleichheit im Wachstum zu beiden Seiten der Blastostiche erbracht“ sei (S. 21), so muß gesagt werden, daß diese Wachstumsdifferenzen genau so hypothetisch sind wie die Druckwirkungen und Verschiebungen in der Theorie SCHWENDENERs. Die Möglichkeit, daß sie vorhanden sein können, muß natürlich zugegeben werden. Aber die von HIRMER mitgeteilten Tatsachen machen in keiner Weise eine solche komplizierte Vorstellung von den Wachstumsprozessen im Vegetationspunkt nötig; denn nach der oben geschilderten Methode kann man Schemata konstruieren, welche den Zusammenhang zwischen asymmetrischer Form und gedrehter Anordnung der Blätter vollständig darstellen; bei der Zeichnung dieser Schemata ist aber vorausgesetzt worden, daß das Wachstum in allen Teilen vollständig gleichmäßig erfolge.

Ein Beweis für die Annahmen HIRMERs müßte sich auf genaue Betrachtungen am Zellnetz oder auf Zählungen der Kernteilungsfiguren stützen.

Die nach dem Prinzip der Ähnlichkeit und der übereinstimmenden gegenseitigen Lage der Teile gezeichneten Schemata können an verschiedene Einzelfälle angepaßt werden durch die Wahl der Ausgangsfigur, des Größenverhältnisses zweier aufeinanderfolgender Figuren und durch die Stellung der beiden ersten Figuren; alles weitere ist dadurch bestimmt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wenn wir so bei der Konstruktion die äußere Form der jungen Anlagen zugrunde legen, so dürfen wir doch in ihr nicht das eigentlich Bestimmende für die Blattstellung sehen; die äußere Form hängt ab von der inneren Struktur und ist ein Ausdruck für diesen unbekannten entscheidenden Faktor.

Im Verlaufe des Wachstums machen die Blattanlagen einen Formwechsel durch, der in den Schemata nicht zur Darstellung kommt. Hier spielt sicher asymmetrisches Wachstum eine Rolle. Asymmetrische Ausbildung der Leitbündel kann verschiedene Ernährung zur Folge haben. Der Wechsel der Form kann Druck und Verschiebungen bedingen. Doch können solche sekundären Veränderungen den Typus der Blattstellung nicht mehr beeinflussen.

Von einer vollständigeren Kenntnis der Blattstellungsgesetze ist eine „Erklärung" derselben, das heißt eine Ableitung derselben aus physikalisch-chemischen Notwendigkeiten, die sich bei der Entwicklung nebenbei ergeben, nicht zu erwarten. Die mechanische Theorie, welche Kontakt und Druck als wirksame Faktoren voraussetzt, die ernährungsphysiologische Auffassung, welche Konkurrenz der Anlagen um die Nährstoffe annimmt, und auch die Theorie SCHOUTEs von der Diffusion von Wuchsenzymen können alle die Regel der Äquidistanz, und was aus ihr mathematisch folgt, begreiflich machen. Aber gerade bei den hier behandelten Stellungsgesetzen gilt diese Regel nicht.

Schon aus dem Buche VAN ITERSONs geht die Notwendigkeit hervor, bei der zusammengesetzten Spiralstellung nicht nur Äquidistanz, sondern auch regelmäßige Fortsetzung des Stellungsverhältnisses vorauszusetzen. Gerade diese Voraussetzung mußten wir bei der Ausdehnung der Betrachtung auf asymmetrische Figuren festhalten.

Wir betonen damit den wesentlichen Gesichtspunkt von DE CANDOLLE aufs neue, und weisen, wie schon die Brüder BRAVAIS auf die mathematische Analogie zwischen den Gesetzen der Blattstellung und denjenigen der Kristallstruktur hin.

Das Gesetz der Blattstellung ist ein Hinweis auf eine innere Ordnung im Protoplasma.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 41

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

Artikel/Article: Konstruktionen zur Blattstellungstheorie 255-262