

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd.

15. März 1903.

N^o 6.

Inhalt: Wiesner, Zur Biologie der Blattstellung. — Miltz, Félix Plateau: Observations sur les Erreurs commises par les Hyménoptères visitant les fleurs. — Andreea, Ueber den graduellen Unterschied der Duft- und Farbenlockung bei einigen verschiedenen Insekten. — v. Lendenfeld, Beitrag zum Studium des Fluges der Insekten mit Hilfe der Momentphotographie. — Wasmann, Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen (Fortsetzung).

Zur Biologie der Blattstellung.

Von Jul. Wiesner.

Die Lehre von der gesetzmäßigen Anordnung der Blätter am Stamme teilt das Schicksal der meisten botanischen Fragen, namentlich derjenigen, welche frühzeitig der Forschung unterworfen wurden. Man hat die einschlägigen Fragen zuerst als rein morphologische Probleme behandelt. Dabei wurde anfänglich nur auf die fertigen Zustände Rücksicht genommen, und die Behandlung des Gegenstandes war eine rein deskriptive. Später erst begann man, auf frühere Entwicklungszustände zurückzugreifen, ja diese Organe bis auf die ersten Anlagen zurückzuverfolgen. Dieses Studium der (ontogenetischen) Entwicklung blieb indes dabei doch ein bloß deskriptives. Im Bereiche der Blattstellungslehre gab aber die Erforschung der Entwicklung den ersten Anstoß zur physiologischen Behandlung des Problems. Es ging die Betrachtungsweise aus dem Stadium der bloßen Beschreibung in das der kausalen Erklärung über. Wenn ich hier von kausaler Erklärung spreche, so nehme ich den Begriff der Kausalität im gewöhnlichen und nicht in jenem philosophischen Sinne, in welchem auch die landläufige kausale Erklärung nur als eine erweiterte Form der Beschreibung zu betrachten ist.

Die Kenntnis der Morphologie der fertigen Blattanordnungen ist bekanntlich hauptsächlich Schimper und Al. Braun zu danken. Ihre Arbeiten fallen in die dreißiger Jahre des vorigen Jahr-

hundreds. Etwa 30 Jahre später erfolgten die ersten entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen über Blattstellungen durch Hofmeister, welcher große Forscher auch, und zwar auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Beobachtungen, die ersten Gedanken über die Ursachen des Zustandekommens der Blattstellungen ausgesprochen und damit die Anregung zu einer kausalen Behandlung unseres Problemcs gegeben hat.

Dieses Problem in die Bahnen der Physiologie gelenkt zu haben, ist das unvergängliche Verdienst Schwendener's¹⁾. Auf seine mechanische Blattstellungstheorie werde ich später, soweit es der Plan dieser kleinen Studie zulässt, noch zurückkommen. Hier will ich, des allgemeinen Ueberblickes halber, nur folgendes bemerken. Nach Schwendener vollzieht sich der Prozess der Anordnung der Blätter in der Ontogenese. Die Ursachen, welche die gesetzmäßige Anordnung bedingen, sind nach ihm rein mechanische und beruhen auf dem Druck — beziehungsweise Zug —, welcher an der wachsenden Vegetationsspitze durch die nach seiner Auffassung stets in Kontakt tretenden Blattanlagen hervorgerufen wird. Es scheint, dass das Blattstellungsproblem auch in Rücksicht auf seine physiologische Behandlung das Schicksal anderer ähnlicher Fragen teilt, dass man dasselbe nämlich auf zu einfache und scheinbar nächstliegende Ursachen zurückführte. Ich möchte hier daran erinnern, dass Hofmeister die Erscheinung des positiven Geotropismus auf Belastung zurückführte, indem er annahm, dass an einer horizontal liegenden Wurzel eine hinter der Wurzelspitze gelegene, angeblich plastische Gewebszone die Abwärtsneigung der Wurzelspitze bedinge, welche einfach infolge ihrer Last nach abwärts gezogen werde. Sachs hat noch im Jahre 1865 (Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen p. 92) dieser Ansicht Hofmeister's gehuldigt, ist aber bei näherem Eingehen in das Wesen des Geotropismus bald anderer Ansicht geworden. Heute ist das Zustandekommen der geotropischen Krümmung noch ungeklärt. Aber das sieht jedermann ein, dass der positive Geotropismus sich nicht als ein einfaches Belastungsphänomen behandeln lasse. Vielmehr liegt hier ein ungemein schwieriges Reizphänomen vor, dem man durch verschiedene Hypothesen beizukommen trachtet. Trotz Aufwand von vielem Fleiß, großer experimenteller Arbeit und obgleich bereits ein großes Thatachenmaterial vorliegt, ist die Art des Zustandekommens des Wurzelgeotropismus noch ein ungelöstes Rätsel.

Weitaus tiefer als damals Hofmeister mit Rücksicht auf das Problem des positiven Geotropismus, hat Schwendener eine mechanische Blattstellungstheorie fundiert. Trotzdem muss die

1) Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

Theorie sehr eingeschränkt werden. Wenn nämlich auch die Richtigkeit der auf die Mechanik der Blattanordnungen bezugnehmenden Deduktion Schwendener's nicht angezweifelt werden kann, so bestreitet man, dass in jedem Falle die von dem genannten Forscher aufgestellte Theorie zutreffe. Schwendener's tief durchdachte und mit mathematischer Schärfe aufgebaute Blattstellungstheorie hat die physiologische Untersuchung unseres Problems in Fluss gebracht, aber es ist bis jetzt noch nicht zu einer Klärung der Grundanschauungen gekommen.

Trotzdem kann aber jetzt schon als sicher angenommen werden, dass das Zustandekommen der Blattstellungen doch ein komplizierterer Vorgang ist, als von Schwendener angenommen wird. Vor allem mehren sich die Fälle, in welchen bestimmte, selbst ganz gewöhnliche Blattstellungen auftreten, die gewiss nicht auf Raum-, Kontakt- und Druckverhältnisse zurückzuführen sind, bei denen also die von der Theorie des genannten Forschers geforderten mechanischen Momente nicht zur Geltung kommen¹⁾. Soweit in solchen Fällen äußere, die Blattanordnung bewirkende Ursachen nicht verschwunden sind, bleibt keine andere Annahme übrig als die, dass die betreffenden Blattstellungen ihren Grund in der Organisation der Pflanze haben, dass hier innere Ursachen thätig sind und dann ist die Annahme nicht abzuweisen, dass derartige Blattstellungen erblich festgehaltene Eigentümlichkeiten der Pflanze darstellen, welche im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich ausgebildet haben.

In besonderen Fällen wurde bereits vor wenigen Jahren die Mitwirkung äußerer Einflüsse auf das Zustandekommen der Blattstellung nachgewiesen, welche aber anderer Art sind als die von Schwendener angenommenen mechanischen Kräfte. Es liegt nämlich eine Untersuchung von Vöchting²⁾ vor, derzufolge bei *Phyllocactus* und anderen Cacteen nicht nur die Form des Stammes, sondern auch die an demselben auftretenden Blattstellungen vom Lichte abhängig sind. Im Dunkeln wird der Stamm von *Phyllocactus* aufrecht und dabei regelmäßig, er wird orthotrop; im Lichte hingegen entwickelt er sich schief zum Horizont und bildet sich symmetrisch aus, er wird plagiotrop. Im ersteren Falle kommen relativ kompliziertere Blattstellungen (Divergenz = $\frac{1}{3}$ oder höher) zu stande; im letzten Falle bildet sich die einfachste aller bekannten Blattstellungen (Divergenz = $\frac{1}{2}$) aus. Nach Vöchting vollziehen sich diese Umgestaltungen in der ontogenetischen Entwicklung.

1) S. die Zusammenstellung der betreffenden von Correns, Jost, Raciborski u. a. herrührenden Angaben in der weiter unten citierten Abhandlung von H. Winkler.

2) Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XXVI (1894), p. 438ff.

Der genannte Forscher weist aber auch darauf hin, dass ähnliche Umgestaltungen bei Cacteen auch phylogenetisch entstehen können.

Ich werde später ausführlich darlegen, dass bei Laubblättern, welche ja auf das Licht angewiesen sind und nur im Lichte ihrer Hauptfunktion genügen können, eine enge Beziehung zwischen dem Lichte und der spezifischen Anordnung dieser grünen Organe besteht.

Man sieht also, wie unter der heutigen Auffassung der Lebensvorgänge das Blattstellungsproblem in ein neues Stadium, in das der biologischen Fortschung, einzutreten beginnt. Was in der Ontogenese unter äußeren Einflüssen bei dem Vorgange der Blattanordnung sich vollzieht, wird zur Erklärung der Blattstellungen heranzuziehen sein. Das ist Aufgabe der physiologischen Untersuchung im engeren Wortsinne. Aber diese Art der physiologischen Untersuchung ist, wie man jetzt wohl schon erkennen wird, nicht im stande, des Problems vollständig Herr zu werden. Man ist genötigt, auf erblich festgehaltene, in der Blattstellung zum Ausdruck gelangende Eigentümlichkeiten der Organisation Rücksicht zu nehmen, und wird diese Besonderheiten aus dem Gesichtspunkte der phylogenetischen Entwicklung zu betrachten haben¹⁾. Aber es ist dann unabweislich, die Blattstellungen als Anpassungen an die gegebenen Lebensbedingungen ins Auge zu fassen und man wird sich, indem man die Blattstellung als biologisches Problem behandelt, nicht der Aufgabe entziehen können, den Zweckmäßigkeiten, welche die Anpassungen zweifellos im Gefolge haben, näher nachzugehen.

Bei dieser biologischen Betrachtungsweise tritt aber neben dem deskriptiven und kausalen Momente das teleologische in den Vordergrund.

Zweckbetrachtungen spielten lange Zeit hindurch in der Botanik eine große Rolle; aber die Seichtheit, mit welcher dieselben gewöhnlich angestellt wurden, erklärt uns den späteren Rückfall in einen Zustand, in welchem jede Art teleologischer Erklärung perhorresziert wurde. Sagt doch Schleiden (Grundzüge, 4. Aufl., 1860, Vorrede), dass durch die Darwin'sche Lehre „die Teleologie

1) Aehnlich so äußert sich H. Winkler in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1. Heft (1901). Nachdem er der Ueberzeugung Ausdruck verliehen hat, dass das Blattstellungsproblem derzeit wohl noch als unlösbar zu betrachten ist, sagt er (Schluss der Abhandlung): „Offenbar ist die Organbildung am Scheitel ein außerordentlich komplizierter Vorgang, der sich unter Abhängigkeit von einer ganzen Reihe verschiedenartiger Faktoren abspielt, über deren Art und Wirkungsweise wir so gut wie gar nichts aussagen können. Jedenfalls müssen wir mit Raciborski jede Theorie der Blattstellung für verfehlt halten, welche die Vorgänge im Innern der wachsenden Sprossspitze nicht in Betracht zieht. Aber nicht diese Vorgänge allein sind zu beachten. Wie bei jedem anderen Vorgange der Gestaltung müssen für die Anlage neuer seitlicher Organe drei Momente als maßgebend berücksichtigt werden: erbliche Anlage, innere Korrelation und äußere Einwirkung.“

aus der Naturwissenschaft vollständig heraus und in die erbauliche oder poetische Rede, wo sie hingehört, verwiesen wurde“. Es war dies zu einer Zeit, in welcher man philosophischerseits währte, dass Kausalität und Teleologie sich ausschließen. Aber da hat sich Schleiden's Vorausblick wahrlich nicht bewährt: denn gerade die Belebung der biologischen Forschung durch Darwin musste die Zweckbetrachtung wieder in ihr Recht einsetzen, wenn auch bei kritikloser Zustimmung zur Lehre von der artbildenden Kraft der Kampf ums Dasein und der natürlichen Auslese die offenbare Zweckmäßigkeit der organischen Einrichtungen als Wirkung blinder Naturkräfte sich darstellen konnte. Aber die Ueberwindung dieser Lehre, die sich besser als diese bewährende Aufstellung der „Zielstrebigkeit“ (K. v. Baer) und die vorurteilslose Feststellung der zahlreichen, sich als zweckmäßige Einrichtungen zu erkennen gebenden Naturvorgänge und Bildungen im organischen Reiche musste notwendigerweise wieder zur Teleologie leiten. Die Fruchtbarkeit der teleologischen Betrachtung — innerhalb der Grenze genauer vergleichender Untersuchungen — hat sich auch durchaus als fruchtbar erwiesen und hat zweifellos dazu beigetragen, dass von seite hervorragender Philosophen die Teleologie wieder in die Erkenntnistheorie Aufnahme gefunden hat und der Nachweis geführt werden konnte, dass Kausalität und Teleologie sich durchaus nicht ausschließen (Wundt).

Da die Teleologie dort einsetzt, wo die Kausalität versagt, müssen neue Wege erschlossen werden, um Zielstrebigkeit, zweckmäßige Einrichtungen der Organisation und zweckmäßige Anpassungen an die Außenwelt in Bezug auf ihr Zustandekommen unserem Verständnis näher zu bringen. Von Seite der Naturforscher wurde dieses dunkle Gebiet ernstlich kaum noch betreten, aber auch die von den Philosophen unternommenen einschlägigen Versuche konnten sich zu allgemeiner Anerkennung nicht durchringen. Die berufensten Forscher sind darin einig, dass sich die Zweckmäßigkeiten der Organismen mechanisch nicht erklären lassen und als eine spezifische Eigentümlichkeit als eine Grundeigenschaft¹⁾ der Lebewesen angesehen werden müssen, die man als gegeben anzunehmen habe, über deren Ursprung, Ursachen und Zustandekommen sich aber ebensowenig etwas Positives sagen lasse, wie über die Herkunft der Materie.

Wenn sich nun auch die das Leben charakterisierenden Zweckmäßigkeiten auf ihre Entstehungsursachen nicht zurückführen lassen, so ist doch die Kenntnis der mit allen Mitteln der Beobachtung festgesetzten einschlägigen Thatsachen, wie die neue

1) Die wichtigste einschlägige Litteratur über diese Frage findet sich in Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie, Berlin 1901, 2. Abschnitt.

Periode der Biologie lehrt, ein großer Gewinn, ein offener Fortschritt im Vergleiche zur vorangegangenen Periode, in welcher man jede teleologische Betrachtung als unwissenschaftlich zurückwies¹⁾.

Ehe ich darzulegen versuche, inwieweit bisher das Blattstellungsgesetz und überhaupt die Anordnung der Blätter an der Achse vom biologischen Gesichtspunkte aus behandelt wurde, erscheint es mir für das Verständnis des Darzulegenden zweckmäßig, einige Hauptpunkte der Blattstellungslehre kritisch zu beleuchten und einige prinzipiell wichtige Thatsachen aus der Geschichte dieses Gegenstandes hervorzuheben.

Die Lehre von der Anordnung der Blätter an der Achse, also das, was man gewöhnlich das Blattstellungsgesetz nennt, ist bis zu einem gewissen Grade ein abgeschlossener Gegenstand. Von einem allgemein gültigen Blattstellungsgesetz kann aber derzeit nicht die Rede sein. Man kennt nämlich einen wichtigen und weitverbreiteten Spezialfall der Blattstellung genauer, die reguläre Anordnung, wie sie namentlich an Laubsprossen, aber auch an Hüllkelchen von Kompositen, Zapfen der Koniferen etc. zu beobachten ist. Aber man hat diese reguläre Anordnung als ein Grundgesetz hingestellt, welchem alle anderen Fälle sich unterordnen sollen. Dass diese Auffassung eine irrthümliche ist, hat schon Mohl und später noch eingehender Hofmeister nachgewiesen. Die mit dem sogenannten Blattstellungsgesetz nicht übereinstimmenden Abweichungen bilden im Aufbaue der Blüte und Blütenstände die Regel, kommen aber selbst im Bereiche der Vegetationsorgane vor, wie die gründlichen und umfassenden Untersuchungen Göbel's²⁾ über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse gelehrt haben.

Es leuchtet heute wohl jedermann schon ein, dass die reguläre Blattanordnung bestimmten Lebensfunktionen entspricht oder sich als Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen darstellt, dass aber andere Funktionen, beziehungsweise andere Lebensbedingungen andere Anordnungen erfordern oder zur Folge haben können.

Blattstellungen, welche sich dem bekannten unten noch näher zu betrachtenden „Blattstellungsgesetz“ absolut nicht unterordnen lassen, werden in besonders klaren Beispielen von Göbel nachgewiesen, z. B. bei *Caulerpa prolifera*, wo am horizontal kriechenden Stamme die Blätter stets oben (an der Rückenseite), die Wurzeln stets unten, d. i. dem Substrat zugewendet (an der Bauchseite) erscheinen,

1) Auch jetzt noch lehnen manche Botaniker jede teleologische Behandlung von Lebensvorgängen ab, so z. B. H. Winkler in der oben citierten Abhandlung p. 69. Sehr lichtvoll behandelt Reinke (l. c. p. 90ff.) die Bedeutung der Teleologie für die organische Naturwissenschaft, zunächst unter Berufung auf Kant, E. v. Hartmann und K. E. v. Baer.

2) Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. II (1882), p. 352 ff.

oder an den Inflorescenzachsen von *Vicia Cracca*, wo die Blüten, in Parastichen (über diese siehe weiter unten) angeordnet, nur an der Außenseite (Bauchseite) des Blüten sprosses stehen¹⁾. Alle Versuche, auch diese Fälle dem „Gesetze“ unterzuordnen, sind von Göbel als verfehlt nachgewiesen worden.

Ich werde mich in der nachfolgenden Darstellung nur auf jene Fälle beziehen, welche sich dem „Blattstellungsgesetze“ unterordnen. Wie schon gesagt, dominieren diese Fälle im Pflanzenreiche, und alle biologischen Betrachtungen, welche über Blattanordnungen an gestellt werden, bewegen sich nur innerhalb dieses Rahmens. Dass aber auch alle übrigen Fälle der Anordnung von Blättern oder überhaupt seitlicher Pflanzenorgane (wie z. B. die merkwürdige Blütenanordnung bei *Vicia Cracca*) einer Prüfung vom biologischen Gesichtspunkte aus wert sind, braucht wohl nicht näher auseinander gesetzt zu werden²⁾.

Die Geschichte der Auffindung des „Blattstellungsgesetzes“ ist kurz folgende. Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts wurde nur zwischen gegenständiger, wirtelständiger und wechselständiger Blattanordnung unterschieden. Bezüglich der letzten war als komplizierteste Form jenes Stellungsverhältnis bekannt, welches man mit dem Namen Quincunx belegte, das im wesentlichen jener weitverbreiteten Blattanordnung entspricht, welches man heute als $\frac{2}{5}$ bezeichnet. Diese Blattstellungsformen sind bei Bonnet³⁾ zusammengestellt. Er fügt derselben einen neuen, von Calandrini entdeckten, von Bonnet als *Ordre à spirales redoublées* bezeichneten Typus bei. Wie der Name besagt, entdeckte Calandrini die Parastichen (siehe unten) und hat es verstanden, aus diesen Stellungsformen abzuleiten, die wir heute als $\frac{3}{8}$ oder als andere noch höhere Stellungsformen bezeichnen würden.

Die erfolgreichsten Schritte in der Kenntnis des Thatbestandes

1) Göbel l. c. p. 357, 396ff.

2) Die beiden oben vorgeführten Beispiele sind biologisch vollkommen klar. Dass an dorsiventralen *Caulerpa*-Sprossen, welche am Grunde des Meeres wurzeln, sowohl die nach dem Oberlichte gerichteten Blätter als die nach unten gekehrten, also dem festen Substrate zugewendeten Wurzeln die denkbar zweckmäßigste Lage besitzen, leuchtet wohl ein. Aber auch der die Blütenstände von *Vicia Cracca* betreffende Fall ist verständlich. Das Wenden der Blüten nach außen, vom Mutter sprosse weg, erweist sich in mehrfacher Beziehung als zweckmäßig. Die Blüten werden dem stärkeren Lichte zugewendet, ihre Schaubarkeit wird verstärkt, was bei Insektenbefruchtung Vorteil bringt u. a. m. Dieses Nachaußenwenden der Blüten tritt außerordentlich häufig auf und kommt entweder schon in der Ontogenese, in zahllosen Fällen, durch Heliotropismus oder durch Phototropie (Wiesner, Biol. Centralbl. 1901, p. 801 ff.) zu stande, oder bereitet sich wie bei *Vicia Cracca* bereits phylogenetisch vor, ist also, wie Göbel nachgewiesen hat, zu einer erblich festgehaltenen Eigenschaft geworden.

3) Ch. Bonnet, Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. Goettingue et Leyde, 1754.

der regulären Blattstellungen wurden von K. Fr. Schimper und Alexander Braun¹⁾ unternommen. Diese beiden Forscher stellten das charakteristische geometrische Moment der (regulären) Blattstellungen fest, welches sie als Divergenz bezeichneten. Darunter ist der Winkel (oder Bogen) zu verstehen, welcher ein Blatt eines bestimmten Stellungsverhältnisses, von dem ihm vertikal zunächststehenden, also von dem nächst jüngeren, trennt, wobei sie als Einheit den Stammumfang wählten. Bei dem Stellungsverhältnis, welches die älteren Botaniker als Quincunx bezeichneten, beträgt die Divergenz $\frac{2}{5}$, d. h. es ist innerhalb dieser Blattstellung jedes Blatt von dem ihm vertikal zunächststehenden, um $\frac{2}{5}$ des Kreisumfanges (also um 144°) entfernt.

Sie konstatierten ferner, dass in der Natur am häufigsten Blattstellungsverhältnisse auftreten, welche der Reihe

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{2}{5} \cdot \frac{3}{8} \cdot \frac{5}{13} \cdot \frac{8}{21} \cdot \frac{13}{34} \dots$$

entsprechen. Es ist dies die vielgenannte Hauptreihe, welche sich als Näherungswerte (Partialwerte) des Kettenbruches dar-

$$\begin{array}{c} \frac{1}{2} + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}}} \end{array}$$

stellt. Diese beiden Forscher zeigten aber auch, dass in der Natur auch noch andere Blattstellungswerte, freilich auffällig seltener, zu beobachten sind, die sich auch aus analog gebauten Kettenbrüchen ableiten, in welchen aber als Wert des ersten Nenners eine Zahl erscheint, welche größer als 2 ist.

Jeder der von Schimper und Braun nachgewiesenen oder angenommenen Blattstellungswerte stellt ein zum Stammumfang rationales Verhältnis dar, oder mit anderen Worten, sie kannten keine anderen als rationale Divergenzen.

Die ideale Verbindungslinie aller als Punkte angenommenen Blattorte entspricht einer Spirale (richtiger Schraubenlinie), welche sie Grundspirale genannt haben. Diese Grundspirale und andere innerhalb der Stellungsverhältnisse auftretenden Spiralen, die wir später als Parastichen noch näher kennen lernen werden, haben für die Beurteilung bezw. Berechnung der Divergenz eine große Bedeutung. Schimper und Braun haben dieselben zur Aufstellung von Hypothesen über die Entwicklung der Blattstellungen verwendet, welche sich nach dem übereinstimmenden Urteil der neueren Forscher als unrichtig herausgestellt haben. Man hat die Schimper-

1) Flora 1835, Ueber den Anteil Schimper's und Braun's an der Grundlegung der Blattstellung siehe weiter unten.

Braun'sche Lehre der Blattstellung als „Spiraltheorie“ bezeichnet: rücksichtlich der Feststellung als Blattstellungswerte ist diese Theorie — innerhalb bestimmter, weiter unten zu betrachtender Grenzen — richtig, rücksichtlich der Erklärung des Zustandekommens der Blattstellungen aber unrichtig.

Schimper und Braun kannten also, wie ich schon oben darlegte, nur rationale Divergenzen. Nach dieser ihrer Auffassung müssen bei einer genügend großen Zahl von längs der Achse angeordneten Blättern bestimmte Blattorte genau über anderen tiefer am Stamme situierten Blättern zu stehen kommen. Bei $\frac{1}{2}$ steht das 3., bei $\frac{2}{5}$ das 6., bei $\frac{3}{8}$ das 9. bei $\frac{m}{m+n}$ das $m + n + 1$ Blatt über dem ersten. Dadurch kommen Gruppen von 2, 3, 5 $m + n$ Blättern zu stande, welche am Stamme sich wiederholen, und die man als Cyclen bezeichnet hat. In jedem Cyclus von 2, 3, 5, 8 $m + n$ Blättern umfasst die Schraubenlinie, welche durch alle Blattorte hindurchgeht (die sogenannte Grundspirale), 1, 2, 3, 5 m volle, in der Projektion je 360° umfassende Windungen. Man kann also, ohne eine Winkelmessung vornehmen zu müssen, aus der im Cyclus vorkommenden Zahl der Blätter und aus der Zahl der innerhalb der Cyclen auftretenden vollen Schraubenwindungen der Grundspirale die Divergenz ohne weiters ableiten, indem man die Zahl der Windungen als Zähler, die Blätterzahl im Cyclen als Nenner eines Bruches annimmt, welcher direkt die Divergenz, bezogen auf den Stammumfang = 1, angiebt. Diese höchst einfache Ableitung der Divergenz bildet ein ungemein klares und leicht verständliches Hauptresultat der Schimper-Braun'schen Lehre. Aber diese leicht durchführbare Ableitung der Divergenz ist nur in jenen einfachen Fällen anwendbar, wenn niedere Stellungsverhältnisse vorliegen. Bei dem Auftreten höherer Werte, insbesondere bei dichter Blattanordnung, lässt diese einfache Methode im Stich. Doch auch hierfür haben die genannten Forscher, insbesondere Braun, genaue Methoden zur Ermittlung der Divergenzen angegeben, die ich aber nur insoferne berühren will, als es mir zum Verständnis meiner späteren Darlegungen erforderlich erscheint.

Es bilden, wie ohne weiteres einzusehen, bei jedem Stellungsverhältnisse die Blätter so viele gerade Reihen (Orthostichen) als Blätter im Cyclus enthalten sind. Die durch die Divergenzen charakterisierten Anordnungen der Blätter bedingen aber auch noch andere Symmetrieverhältnisse; insbesondere bilden die Blattorte auch bestimmte untereinander parallele in bestimmter Zahl vorhandene Schrägzeilen; es sind dies die schon oben mehrmals genannten Parastichen. So treten z. B. bei $\frac{8}{21}$ 21 Orthostichen und Parastichen auf, die aus je 2, 3, 5, 8 und 13 untereinander

parallelen Blattreihen bestehen, welche desto steiler ansteigen, je höher die Zahl ist, welche die untereinander parallelen Schrägzeilen beziffert. Wie man aus der Zahl der beiden steilsten Parastichensysteme (in unserem Beispiel 8 und 13) die Divergenz ableiten kann, ist wohl ohne nähere Erklärung ersichtlich.

Die Ableitung der Divergenzen aus der Blätterzahl des Cyclus und aus den Windungszahlen der Grundspirale eines Cyclus, beziehungsweise aus der Zahl der Parastichen, ferner die Auffindung der Divergenzreihen, insbesondere der Hauptreihe bilden den als brauchbar anerkannten Kern der Schimper-Braun'schen Blattstellungslehre.

Die auffälligen geometrischen Eigentümlichkeiten der „Blattstellungen“ haben sehr merkwürdig erscheinende Beziehungen der Blätter- und Schraubenwindungszahlen und der die Ortho- und Parastichen beziffernden Werte im Gefolge, die aber alle nur die Konsequenz eines einzigen höchst einfachen geometrischen Verhältnisses bilden, auf welche ich später zurückzukommen haben werde. Aber auf Braun und seine Anhänger haben diese an sich höchst einfachen mathematischen Verhältnisse wegen der sich ergebenden auffälligen Zahlenbeziehungen und wegen der dem Nichtmathematiker „geheimnisvoll“ erscheinenden Zahlenverhältnisse der Schraubenwindungen der Grundspirale, der Ortho- und Parastichen einen so faszinierenden Eindruck gemacht, dass sie diesen für den Mathematiker sehr durchsichtigen Relationen ein viel zu weit gehendes empirisches Studium widmeten und durch Verquickung des geometrischen Problems mit einer thatsächlich nicht begründeten entwicklungsgeschichtlichen Hypothese den Wert ihrer anfangs angestaunten, später aber wieder mit Unrecht sehr geringgeschätzt behandelten Lehre sehr verringerten¹⁾.

1) Es wird nicht selten Alex. Braun als der Begründer der Blattstellungslehre hingestellt (s. z. B. A. Zeising, Neue Lehre von den Proportionen etc. Proportionaler Bau der Pflanzen in der Blattstellung, p. 360—380, Leipzig 1854), gewöhnlich werden indes, wie es oben geschehen, Schimper und Braun als diejenigen bezeichnet, die in gleichem Maße den Grund zu dieser Lehre gelegt haben. Bei strenger Würdigung der Verdienste beider kommt man aber zu dem Resultate, dass die heute als brauchbar anerkannten Elemente der Blattstellungslehre fast ausschließlich dem Scharfblick Schimper's zu danken sind.

Eigentümliche, in der Publikationsform begründete Verhältnisse haben den richtigen Sachverhalt, doch ohne jedes Verschulden Braun's, zu seinem Gunsten verschoben. Schimper hat eigentlich nur einmal, in kurzer Zusammenfassung, und man kann wohl sagen nur gelegentlich, seine Beobachtungen und seine Gedanken über Blattstellung veröffentlicht. Diese Publikation („Beschreibung des *Symphytum Zeyheris*“) erfolgte im Januar 1830 in Geiger's Magazin für Pharmacie (Bd. 28). Eine von Hoppe vorgenommene, auf angebliche Verschiedenheiten in der Blattanordnung begründete Unterscheidung zweier *Symphytum*-Arten bildete die Veranlassung zu Schimper's bedeutungsvollen Untersuchungen über Blatt-

Einige Jahre nachher haben L. et A. Bravais¹⁾ das Blattstellungsproblem neuerdings in die Hand genommen und in zwei von mathematischem Geist durchdrungenen Abhandlungen die Frage der regulären Blattstellungen geklärt, indem sie neben den schon von Schimper und Braun konstatierten rationalen Divergenzen das außerordentlich häufige Vorkommen von irrationalen Divergenzen nachwies, welche sich theoretisch als Summe der jeweiligen schon von den beiden zuletzt genannten Forschern nachgewiesenen Kettenbrüchen darstellten. Für die in der Natur am häufigsten vorkommende Stellungenreihe (Hauptreihe) $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{2}{5} \cdot \frac{3}{8} \cdot \frac{5}{13} \dots$ ist diese Summe $\frac{3 - \sqrt{5}}{2}$.²⁾

stellungen. Etwa ein Jahr später veröffentlichte Al. Braun seine berühmt gewordene Abhandlung „Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen“ in den Verhandlungen der Karol. Leop. Akademie der Naturforscher (Halle 1831). Es ist dies eine 207 Quartseiten umfassende, von 34 Tafeln begleitete Abhandlung, welche aber doch im wesentlichen auf den Beobachtungen und Gedanken Schimper's beruht. Denn die Begriffe Divergenz, Cycclus, Grundspirale, Parastichen („falsche Spiralen“) und Orthostichen würden schon von Schimper aufgestellt; auch hat er nicht nur die Divergenzreihen nachgewiesen, sondern bereits die „Hauptreihe“ festgestellt und deren weite Verbreitung dargelegt.

Schimper hielt allerdings bei der 12. Deutschen Naturforscherversammlung in Stuttgart (1834) ausführliche Vorträge über seine Blattstellungslehre; trotz vielfacher Aufforderung kam er aber nicht dazu, diese Vorträge zu veröffentlichen. Dies geschah vielmehr, im Einvernehmen mit dem Vortragenden durch Al. Braun, welcher aber in seiner Publikation (Flora 1835) Schimper's Vortrag durch eigene Beobachtungen und selbständige Darlegungen, im Interesse eines allgemeinen Verständnisses, ergänzte. Ohne Schimper's Zustimmung erschien im Jahre 1835 in Heidelberg seine 5 Jahre früher veröffentlichte Abhandlung über *Symphytum Zeyheri*. Für den Nichteingeweihten war Braun's oben genannte Abhandlung 4 Jahre vor Schimper's Abhandlung erschienen, während sie faktisch 1 Jahr nach der zuletzt genannten Arbeit veröffentlicht wurde. Dieser Umstand erklärt es, dass von manchen Seiten Al. Braun als der eigentliche Begründer der Blattstellungslehre angesehen wurde. Thatsächlich besteht sein Verdienst in dieser Sache hauptsächlich in der klaren und übersichtlichen Darstellung der Schimper'schen Beobachtungen und Auffassungen aber auch in einer reichen Exemplifikation der im Pflanzenreiche auftretenden regulären Blattstellungsformen. Nachdem die späte Wiederveröffentlichung der Schimper'schen Abhandlung zu vielen Missverständnissen in Betreff der Entdeckung der Blattstellung Anlass gegeben, hat Braun (Flora 1835, Bd. II) in einer besonderen Erklärung Schimper's Priorität ausdrücklich anerkannt, insbesondere durch die Aeußerung (l. c. p. 746), „dass die Auffindung aller Hauptblattstellungsgesetze und die Vereinigung derselben in ein vollendetes System ganz Schimper's Werk ist“.

1) Disposition des feuilles curvisériées etc. Annales des Sciences naturelles. Ser. 2, T. VII (1837). Deutsche Uebersetzung von Walpers, Breslau 1839.

2) L. et A. Bravais haben in ihrer oben citierten Abhandlung die Ableitung dieses irrationalen Grenzwertes nicht gegeben. Zum allgemeinen Verständnis dieses Wertes habe ich denselben in meiner Abhandlung „Ueber rationale und irrationale Divergenzen“ (Flora 1875) aus dem Kettenbruche durch Aufstellung einer einfachen

Ich reflektiere hier auf die Bravais'schen Untersuchungen nur insoweit, als sie die „regulären Blattstellungen“ betreffen; auf die Studien dieser Forscher über die Symmetrieverhältnisse der Blütenstände hier einzugehen habe ich keine Veranlassung. Nur möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass sie eine geistreiche Hypothese über Wirtelstellungen von Laubblättern aufgestellt haben, der freilich keine allgemeine Gültigkeit zukommt, da zahlreiche Formen von Wirtelbildungen in der Laubregion des Stammes eine anderweitige, thatsächlich begründete Erklärung gefunden haben¹⁾.

Den wesentlichen Inhalt der Lehre von den regulären Blattstellungen habe ich²⁾ dahin zusammengefasst, dass alle in der Natur vorkommenden und überhaupt alle denkbaren „regulären Blattstellungen“ einfach auf der Aequidistanz der Blattoerte beruhen, diese Blattstellungen also mit vollem Rechte als „reguläre“ von allen anderen Blattanordnungen zu scheiden sind. Zeichnet man auf einen Cylinder eine beliebige Schraubenlinie und trägt man in dieselbe irgend eine beliebige Divergenz ein, so erhält man ein „Stellungsverhältnis“ mit allen seinen so merkwürdig erscheinenden geometrischen und arithmetischen Eigentümlichkeiten. All die dem Nichtmathematiker so „geheimnisvoll“ anmutenden rekurrenten Stellungsreihen und figurierten Zahlen und andere geometrische Eigentümlichkeiten (z. B. auch der regelmäßige Zeichenwechsel, welcher sich in der Richtung der Grundspirale und der aufeinanderfolgenden Parastichen ausspricht) beruhen ausschließlich auf dem genannten, höchst einfachen Verhältnis der Aequidistanz der Blattoerte.

So weit ist also an den „regulären“ Blattstellungen nichts besonders merkwürdiges, ich betone nochmals: trotz des „Geheimnisvollen“, aller denselben anhaftenden, den Nichtmathematiker förmlich fascinierenden numerischen und geometrischen Eigentümlichkeiten. Merkwürdig ist nur, wie ich dies einmal früher schon betonte, dass die häufigste der diese Stellungen beziffernden Divergenzreihen, die sogenannte Hauptreihe, unter den unendlich vielen möglichen gerade die denkbar einfachste ist³⁾.

quadratischen Gleichung abgeleitet. Dort zeigte ich auch, dass als allgemeiner Ausdruck für alle denkbaren irrationalen Divergenzen sich der Bruch $\frac{2z - \sqrt{5 - 1}}{2(z^2 - z - 1)}$ darstellt.

1) So habe ich beispielsweise gezeigt, dass die Wirtel der ternifoliaten Gardenien durch habituelle Anisophyllie gegenständiger Blätter zu stande kommen. Sitzgsber. der Wiener Akademie d. Wiss. Bd. CIII (1894).

2) Flora l. c. p. 115, 139 ff.

3) Flora l. c., p. 142.

Bezeichnet nämlich

$$\frac{1}{z} + 1 \\ \frac{1}{1} + 1 \\ \frac{1}{1} + 1 \\ \frac{1}{1} + \dots$$

den allgemeinen Ausdruck für alle denkbaren regulären Stellungsreihen bezw. Stellungsverhältnisse, so wählte die Natur, wenn ich mich so ausdrücken darf, für den variablen Wert z den denkbar einfachsten Wert, nämlich 1 oder was in unserem Falle dasselbe ist, 2^1).

Die gewöhnliche, in der Natur so ungemein verbreitete Stellungsreihe (Hauptreihe) trägt eine mathematische Eigentümlichkeit an sich, welche allen anderen vollständig abgeht und sowohl als Ausdruck höchster Einfachheit der Mittel, mit welchem der lebende Organismus operiert, angesehen werden muss, als auch wenn ich so sagen darf, den mathematischen Beweis erbringt, dass der irrationale Divergenzwert $\frac{3 - \sqrt{5}}{2}$, wie er unter den regulären

Blattstellungsformen der häufigste, so auch der zweckmäßigste ist.

Diese mathematische Eigentümlichkeit der gewöhnlichen Divergenzreihe $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{2}{5} \cdot \frac{3}{8} \cdot \frac{5}{13} \dots$ besteht darin, dass der Komplementärbogen der Divergenzen, also jener Bogen, welcher die Divergenz zu 360° ergänzt, derselbe, welcher aus dem allgemeinen Kettenbruch unmittelbar hervorgeht, wenn man $z = 1$ setzt, sich desto genauer als mittlere geometrische Proportionale zwischen der einfachen Divergenz und der Einheit, dem ganzen Stammumfange, zu erkennen giebt, je höher das Stellungsverhältnis ist und den Wert 1 geradezu erreicht, wenn die Divergenz $= \frac{3 - \sqrt{5}}{2}$ geworden ist.

Es ist nichts leichter, als sich von der Richtigkeit dieses Sachverhaltes zu überzeugen. Bedeutet $\frac{m}{m+n}$ irgend ein beliebiges

Stellungsverhältnis, so ist $\frac{n}{m+n}$ der Ergänzungsbogen zu 1, wie

man ja sofort erkennt, denn es ist $\frac{m}{m+n} + \frac{n}{m+n} = 1$. In der

Proportion $\frac{m}{m+n} : \frac{n}{m+n} = \frac{n}{m+n} : x$ ist $\frac{n}{m+n}$ die mittlere geo-

1) Indem man die Werte $z = 1$ und $z = 2$ in die Kette einsetzt, so erhält man zwei Divergenzreihen, deren Glieder die gleichen Divergenzen ausdrücken, aber sich zur Einheit ergänzen, z. B. $\frac{1}{3}$ und $\frac{2}{3}$, oder $\frac{2}{5}$ und $\frac{3}{5}$ etc.

Verteilungsmodus rücksichtlich der Ausnützung des Raumes der gleichmäßigen Belastung und wenigstens in Hinsicht auf den vertikalen Stamm auch rücksichtlich der Beleuchtung mit sich bringt, leuchtet wohl ein.

Für diejenigen, welchen die hier betonte Zweckmäßigkeit nicht einleuchten sollte, möchte ich hier folgende Erläuterung einschalten. Ist die gewöhnliche Divergenzreihe realisiert, so reichen bei dem niedrigsten Gliede ($\frac{1}{2}$) schon zwei Blätter hin, um den Raum gleichmäßig auszunützen und den Stamm gleichmäßig zu belasten. Bei allen höheren Werten von z ist schon eine größere Zahl von Blättern hierzu erforderlich. Wäre $z = 100$, also das erste Glied der entsprechenden Divergenzreihe $= \frac{1}{100}$, so würden die genannten Zwecke erst mit der Bildung des hundertsten Blattes erreicht sein u. s. w.

Als ich die in die Augen springende Zweckmäßigkeit der regulären Blattstellungen gelegentlich meiner kleinen Studie über rationale und irrationale Divergenzen betonte, habe ich bereits hervorgehoben, dass reguläre Blattstellungen an Laubsprossen die Regel bilden, was mit Berücksichtigung des Umstandes, dass gerade die Laubblätter so angeordnet sein müssen, um möglichst günstigen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt zu sein, vom biologischen Standpunkte betrachtet, sehr einleuchtet.

Aehnliche, aber durchaus auch nur gelegentlich vorgebrachte Aeußerungen über biologische Verhältnisse der (regulären) Blattstellungen sind auch von anderen Autoren gemacht worden.

So ziemlich alles, was in dieser Richtung bis auf die neueste Zeit veröffentlicht wurde, ist jüngsthin von H. Winkler in seiner bereits oben genannten Abhandlung zusammengestellt worden.

Der Autor beginnt mit der von mir geäußerten, eben mitgeteilten Ansicht über die biologische Bedeutung der (regulären) Blattstellungen und fügt bei, dass sich im wesentlichen die Anschauungen von Chauncey Wright¹⁾, C. de Candolle²⁾ und Hanstein³⁾ mit der von mir ausgesprochenen decken.

Sodann erwähnt Winkler noch die folgenden, von Kerner und Delpino herrührenden biologischen Bemerkungen über Blattstellungen.

Kerner⁴⁾ stellt eine Beziehung zwischen der Breite der Laubblätter und der Höhe des Stellungsverhältnisses fest und findet die Zahl der Orthostichen umso größer, je schmaler die Blätter

1) Mem. of the Americ. Acad. of Science, Cambridge 1873.

2) C. de Candolle, Considération sur l'étude de la phyllotaxie. Genf, Basel, Lyon 1881.

3) Hanstein, Beiträge zur allg. Morphologie. Bonn 1882.

4) Pflanzenleben I, 2. Aufl. (1896).

sind, was auf eine vorteilhafte Ausnützung des Lichtes hinweist. Er sieht die Ursache dieser Korrelation in der spezifischen Konstitution des Protoplasma.

(Schluss folgt.)

Félix Plateau: Observations sur les Erreurs commises par les Hyménoptères visitant les fleurs¹⁾.

In einer Abhandlung aus dem Jahre 1899, betitelt: La vision chez *l'Anthidium manicatum* L.²⁾, hatte der Verfasser u. a. auf die auffallend große Zahl von „Versehen“ aufmerksam gemacht, die sowohl von Männchen als auch von Weibchen dieser Hymenopterenart bei dem Besuch der Blüten von *Salvia Horminum* L. dadurch begangen wurden, dass sie auch geschlossene Knospen und ganz verwelkte Blüten, sowie kurz vorher ausgeraubte Blüten zu wiederholten Malen besuchten und ihren Irrtum erst bemerkten, nachdem sie den für sie wertlosen Gegenstand angefliegen hatten.

Plateau glaubte diese in einem besonderen Falle so stark hervortretende Erscheinung als einen gewichtigen Gegenbeweis gegen die vielfach vertretene Ansicht in Anspruch nehmen zu dürfen, dass die Hymenopteren sich durch ein besonders scharfes Sehvermögen auszeichnen. Denn in diesem Falle spricht, wie er besonders hervorhebt, die große Zahl der in verhältnismäßig kurzer Zeit begangenen Irrtümer viel beredter für das Fehlen der Fähigkeit, Gegenstände deutlich zu erkennen, als die Art der Versehen. Wäre das Sehvermögen des Insekts dem unsern einigermaßen ähnlich, so würden Verwechslungen von vollen Blüten mit Knospen oder verwelkten Blüten, die bei der geringsten Berührung durch das Tier mit diesem zu Boden fallen, sicher nicht häufig vorkommen.

Demgegenüber hat Dr. Ch. Schröder in seiner Arbeit: „Experimentelle Studien über Blütenbesuch, besonders der *Syritta pipiens* L.“³⁾ Beobachtungen veröffentlicht, welche in einem gewissen Widerspruch stehen mit den Befunden und Ansichten Plateau's.

Schröder hat nämlich am 23. September 1900 achtmal das Verhalten der Hausbiene bei dem Besuch der Blüten von *Scorzonera hispanica* L. beobachtet und festgestellt, dass sich die Hausbienen, während sie hintereinander je 6—23 Blütenkörbchen absuchten, nicht ein einziges derartiges Versehen zu Schulden kommen ließen, wie sie Plateau bei *Anthidium* beschreibt. Durch keine ihrer Bewegungen deuteten sie an, dass sie über den wahren Zustand einer von ihnen besuchten Blüte zeitweilig im unklaren waren.

1) Annales de la Société entomologique de Belgique, tome XLVI, 1902, p. 113—129.

2) Annales de la Société entomologique de Belgique, tome XLIII, 1899, p. 452 und Cinquantenaire de la Société de Biologie, vol. jubilaire, p. 235, Paris 1899.

3) Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, Bd. 6, n° 12, p. 181, 1901.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Wiesner Julius Ritter

Artikel/Article: [Zur Biologie der Blattstellung. 209-224](#)