

Beiträge zur Physiologie des Flächenwachstums der Pflanzen.

Von
stud. rer. nat. **Georg Ritter.**

Mit 3 Abbildungen im Text.

Im Jahre 1871 veröffentlichte der belgische Anthropologe Quetelet in seiner „[1] Anthropométrie ou mesure des différentes facultés de l'homme“ sein berühmtes Gesetz, daß sich die Variationen der Merkmale symmetrisch um ein „Zentrum größter Dichte“ gruppieren, und zwar derartig, daß sie, zu einer graphischen Darstellung nach dem Prinzip der „loaded ordinates“ oder der Methode der „rectangles“ verwertet, wenn nur eine hinreichend große Zahl von Individuen zur Untersuchung herangezogen war, einen mit der Gaußschen Wahrscheinlichkeitskurve — wie sie sich durch Berechnung des Integrals: $\frac{1}{\sqrt{II \cdot n}} \cdot \int e^{-\frac{x \cdot x}{n}} \cdot dx$

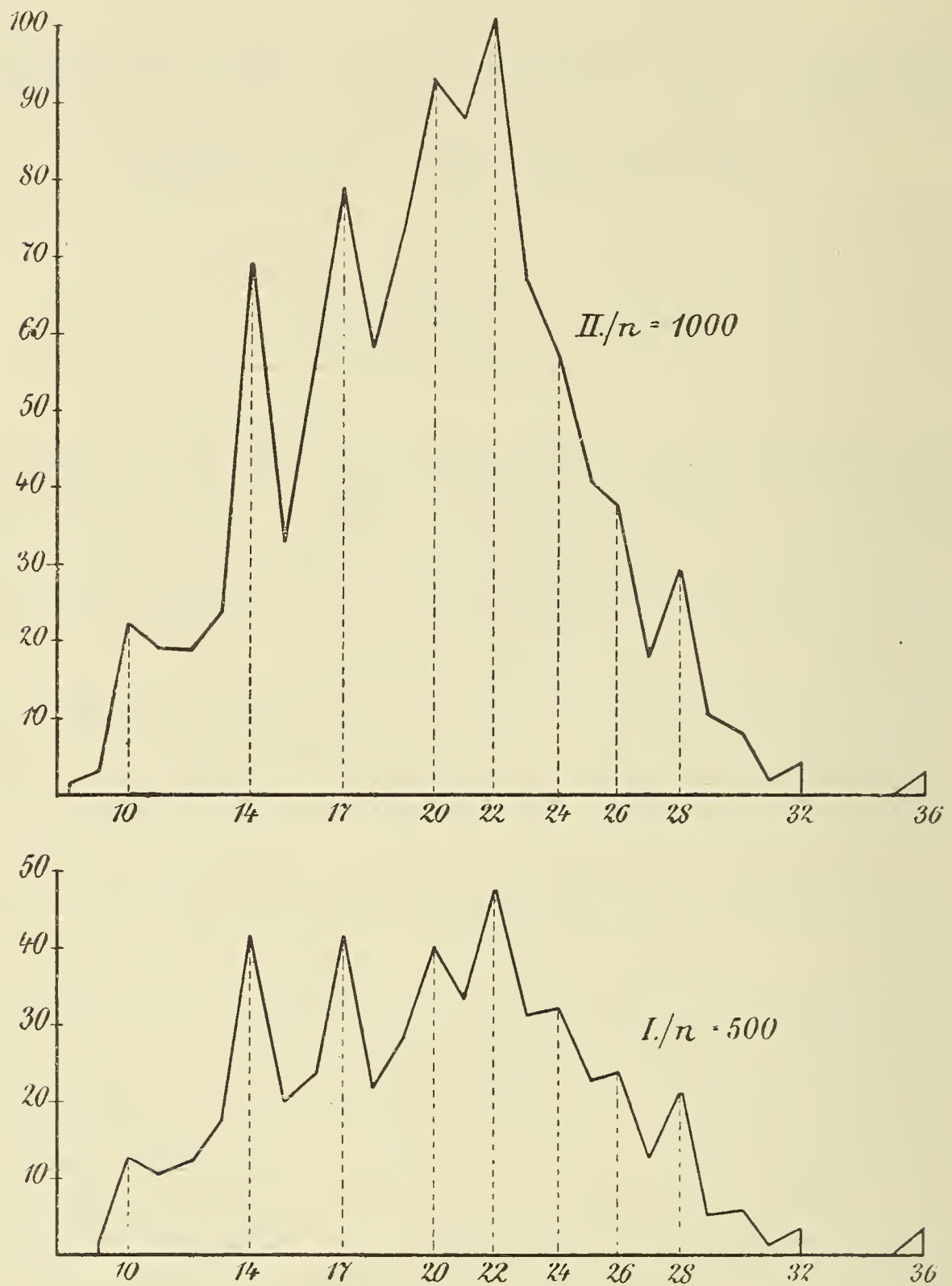
ergibt — oder mit dem geometrischen Ausdrucke des Newtonschen Binomiums $(p + q)^n$ genügend übereinstimmenden Verlauf ergeben.

Seitdem ist nun durch zahlreiche Arbeiten die Gültigkeit jenes Satzes glänzend bestätigt worden, und wenschon auch durch die im Organismus selbst waltenden Kräfte, teils aber auch durch äußere, auf die organische Entwicklung einwirkende, physikalische und biologische Faktoren der Außenwelt, die „monde ambiant“, die Bedingungen unseres Problemes nie sämtlich erfüllt sein können, so hat doch bislang meist eine recht deutliche Übereinstimmung zwischen den empirisch ermittelten Variationspolygonen und den theoretisch abgeleiteten Kurven bestanden, da, wie überall, wo konstante Ursachen und zufällige, veränderliche Einwirkungen bei dem Zustandekommen eines Ereignisses mitspielen, bei Zählungen „in der großen Zahl“ sich die Nebeneffekte kompensieren, da sie nach den allerverschiedensten Richtungen hin erfolgen.

Indes sind doch im Laufe der Zeit auch manche kleine Abweichungen von der Norm nicht ausgeblieben, die aber durch ihre Deutung für die Auffassung gewisser physiologischer Prozesse, der Wachstumsphänomene, von größter Wichtigkeit wurden.

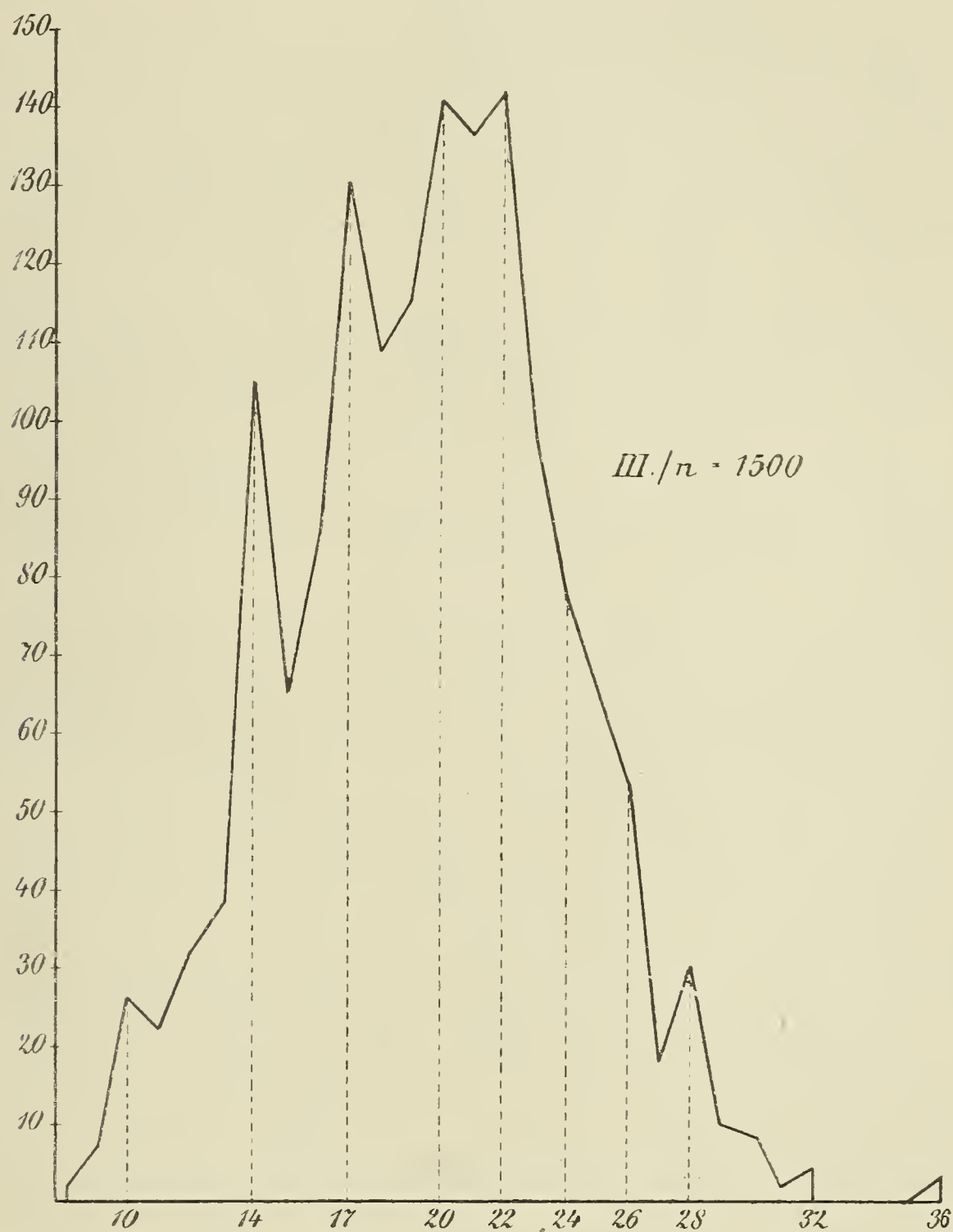
Ich meine die polymorphen Kurven, wie sie vor allem durch die ausgezeichneten Untersuchungen [2] Ludwigs über die Varia-

bilität der Kompositen, Umbelliferen, Primulaceen usw. bekannt wurden, Fälle, wo die sonst kontinuierlich statthabenden Variationen diskontinuierlich werden.



Zwar läßt sich auch hier noch im großen und ganzen das Queteletsche Verteilungsgesetz vindizieren, indem auch hier in großen Zügen Symmetrie obwaltet, aber es ergibt sofort eine eingehendere Betrachtung die Existenz mehr oder weniger zahlreicher, wegen ihrer Konstanz selbst nach Tausenden von Zählungen als charakteristische, zur Diagnose verwendbare Artmerkmale anzuspreekender sekundärer Maxima, die, auch wie der Hauptgipfel auf Zahlen fallen, die der bekannten Fibonacci-, und zwar der Haupt- und Nebenreihe angehören.

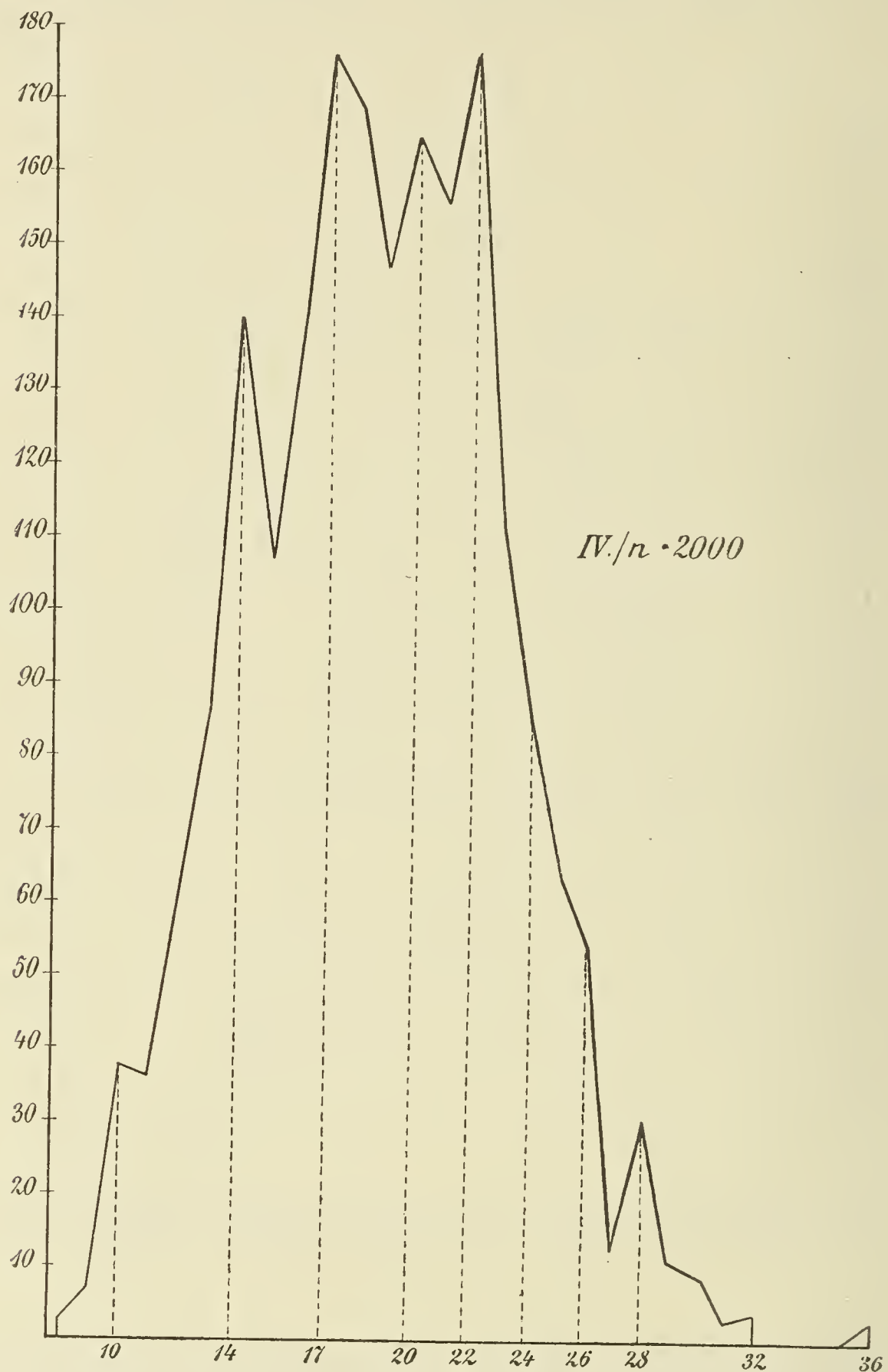
Das Auftreten dieser Zahlenverhältnisse nun, auf das wir hier besonderes Gewicht legen wollen, gab ihrem Entdecker Veranlassung zur Annahme eines bestimmten Wachstumsgesetzes, welches, eine bestimmte Vermehrungsweise der auch von vielen anderen Forschern angenommenen Plasome, analog der der [3] Bacillariacee *Melosira arenaria*, voraussetzend, unabhängig von



der „[4] mechanischen Theorie“ Schwendeners und der Hypothese der „sphärotaktischen Säule und der Phyllopodien“ Delpinos in ungezwungenster, natürlichster Weise eine befriedigende Erklärung für ihr Zustandekommen liefert, und eine solche auch in Fällen gestattet, wie wir sehen werden, wo die beiden genannten Theorien völlig versagen: „[5] Die Vermehrung der niedersten Formelemente, die ein Organ aufbauen, der Biophoren — die Zerklüftung der wachsenden Substanz in Zellen muß als späterer Akt aufgefaßt werden —, erfolgt schubweise, so zwar, daß das

320 Ritter, Beiträge zur Physiologie des Flächenwachstums der Pflanzen.

Urelement anfänglich ein neues abgliedert, dann aber in den nächsten Etappen der schubweisen Vervielfältigung nur ältere Elemente sich vermehren, die jüngeren aber eine Reifeperiode über-



springen. Tritt die Vermehrung hierbei nun wieder nicht gleichzeitig, sondern ebenfalls in Unteretappen ein, so kommen die Nebenzahlen der Variationskurven zur Erscheinung.“

So beträchtlich nun auch die Zahl der Arbeiten ist, in denen ein solcher Vermehrungsmodus des Fibonacci bereits erwiesen wurde, so sind doch fast durchweg in ihnen rein florale

Merkmale berücksichtigt, indem so das schwankende numerische Verhältnis der Petalen oder Korollen, oder die Variabilität im Andröceum oder Gynöceum und dergleichen zum Gegenstande der Untersuchung gemacht wurden, während andererseits, bis auf meristische Prüfungen der Fibrovasalstränge, bisher keine Publikationen erschienen, in denen gelegentlich von phyllometrischen Studien ein Überwiegen entsprechender Zwischenzahlen dargetan würde.

Daß aber gleichwohl auch aus Blattspreitenmessungen analoge Zahlenverhältnisse resultieren, die uns die nähere Art und Weise und die Gesetzmäßigkeiten des Flächenwachstums zu erschließen gestatten, da auch sie auf ein Teilungsgesetz, und zwar, wie schon hier bemerkt sein mag, auf das von Ludwig ermittelte, zurückzuführen sind, das soll im folgenden an einigen Beispielen gezeigt werden.

Betrachten wir dazu zunächst Figur IV, welche die durch 2000 Messungen der Blattlänge von *Vaccinium Vitis Idaea* erhaltene Kurve repräsentiert, deren einzelne Klassenfrequenzen aus folgender Tabelle zu entnehmen sind.

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|---|---|-----------|----|----|----|------------|-----|-----|------------|-----|-----|------------|-----|------------|-----|----|----|----|----|-----------|----|----|----|----------|----|----|----|----------|
| mm-Zahl: | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 |
| Frequenz: | 2 | 7 | <u>38</u> | 36 | 61 | 85 | <u>140</u> | 107 | 141 | <u>177</u> | 169 | 147 | <u>165</u> | 156 | <u>177</u> | 111 | 85 | 67 | 54 | 18 | <u>30</u> | 10 | 8 | 2 | <u>4</u> | — | — | — | <u>3</u> |

Zwar läßt sich ganz offenbar auch hier unschwer konstatieren, daß den allgemeinsten Anforderungen des Queteletschen Gesetzes Genüge geleistet wird, indem im großen und ganzen, vom geometrischen Standpunkte aus, die einzelnen Ordinaten, je weiter sie, nach beiden Seiten hin, vom Hauptgipfel entfernt liegen, je größer also der zugehörige Abscissenwert wird, auch eine um so geringer werdende Höhe besitzen, und arithmetisch dementsprechend die Häufigkeitszahl der einzelnen Klassen in analoger Weise sich verkleinert, aber wollten wir des näheren bis ins Detail seine Gültigkeit prüfen, indem wir den theoretisch ermittelten unsere empirisch wirklich gefundenen Klassenfrequenzen gegenüberstellten, so würden sich beträchtliche Abweichungen herausstellen. Vor allem jedoch wären auf keine Weise die Äußerungen der diskontinuierlichen Variabilität, das Überwiegen gewisser Zahlen, wie 10, 14, 17, 20, 22, 28, 32, 36, der für unsere Zwecke eben erwünschten Zwischenvorkommnisse, mit einer strengen, konsequenten Anwendung in Einklang zu bringen.

Doch da sich nun im Laufe der Zeit bei statistischen Untersuchungen oft ergeben hat, daß bei Zählungen in geringer Zahl, wo Bernoullis und Poissons Gesetz von der „großen Zahl“ noch keine Anwendung finden kann, oft gipfelnahe Zahlen als Pseudomaxima auftreten, die erst beim Weiterzählen von den wahren, eigentlichen Gipfeln überholt werden, andererseits aber auch infolge der oft recht bedeutenden Unregelmäßigkeit der Gestaltung des in seiner Bildung begriffenen Polygons zunächst manche Klassen als sekundäre Maxima auftreten, die aber dann, allmählich in ungleichem Verhältnisse die Zahl ihrer Varianten steigernd, schließlich doch nur als kontinuierliche Variationen in

die Erscheinung treten, so dürfte es wohl meine nächste Aufgabe sein, bevor wir uns in jegliche Erörterungen über die Bedeutung der genannten Zwischenzahlen im Leben unserer Pflanze einlassen, zunächst den Beweis zu erbringen, daß der vorliegende Fall ein von der Norm abweichender ist, durch das Auftreten sekundärer Maxima, und daß diese wie der primäre Gipfel auch wirklich mit vollstem Rechte als wahre Gipfel angesprochen werden dürfen.

Ich meine nun, dieser Aufgabe nicht einfacher und sicherer gerecht werden zu können, als wenn ich in großen Zügen die Entwicklung unserer Kurve, d. h., den Fortschritt, den sie bei der etappenweisen Vergrößerung erfuhr, demonstriere. Denn es scheint mir, daß die Konstanz unserer Gipfelzahlen, oder wenigstens die hervorragende Stellung, die sie stets einnahmen, von den ersten Zählungen an bis zur definitiven Vollendung, am besten und überzeugendsten für ihre Echtheit sprechen wird.

Unsere nachstehende Tabelle führt uns nun der Reihe nach die Frequenz der einzelnen Klassen vor, wie sie sich nach den allerersten 250 Messungen, und dann beim jedesmaligen Hinzukommen einer gleichen weiteren Anzahl, noch siebenmal hintereinander, gestaltete, während graphisch, noch leichter zu überschauen, Figur I--IV die Entstehung unseres Polygons verdeutlicht, in Etappen von je 500 Individuen.

| mm-Zahl: | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | |
|-----------|----------|-----------|-----------|----|----------|-----------|------------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|----|----------|----------|----------|----|----|----|----------|----------|
| Frequenz: | <u>1</u> | 1 | 2 | 5 | <u>9</u> | 4 | 5 | <u>17</u> | 12 | 9 | <u>20</u> | 26 | <u>27</u> | 22 | <u>27</u> | 16 | <u>19</u> | 8 | <u>9</u> | 4 | 4 | 1 | <u>3</u> | | | | | | <u>2</u> | n = 250 |
| | 1 | <u>13</u> | 11 | 13 | 18 | <u>42</u> | 20 | 24 | <u>42</u> | 22 | 28 | <u>40</u> | 34 | <u>48</u> | 32 | <u>33</u> | 23 | <u>24</u> | 13 | <u>22</u> | 5 | 6 | 2 | <u>4</u> | | | | | <u>3</u> | n = 500 |
| | 1 | <u>17</u> | 16 | 16 | 21 | <u>56</u> | 27 | 37 | <u>61</u> | 45 | 47 | <u>67</u> | 61 | <u>69</u> | 45 | <u>45</u> | 37 | 28 | 17 | <u>30</u> | 9 | 8 | 2 | <u>4</u> | | | | | <u>3</u> | n = 750 |
| | 1 | 3 | <u>22</u> | 19 | 19 | 24 | <u>69</u> | 33 | 54 | <u>79</u> | 58 | 74 | <u>93</u> | 87 | <u>101</u> | 66 | 57 | 41 | 38 | 18 | <u>30</u> | 10 | 8 | 2 | <u>4</u> | | | | <u>3</u> | n = 1000 |
| | | 3 | <u>23</u> | 23 | 25 | 28 | <u>83</u> | 49 | 65 | <u>103</u> | 84 | 95 | <u>123</u> | 114 | <u>114</u> | 86 | 72 | 59 | 47 | 18 | <u>30</u> | 10 | 8 | 2 | <u>4</u> | | | | <u>3</u> | n = 1250 |
| | 2 | 7 | <u>26</u> | 23 | 32 | 38 | <u>105</u> | 65 | 85 | <u>131</u> | 109 | 115 | <u>141</u> | 137 | <u>142</u> | 100 | 78 | 66 | 54 | 18 | <u>30</u> | 10 | 8 | 2 | <u>4</u> | | | | <u>3</u> | n = 1500 |
| | 2 | 7 | <u>30</u> | 28 | 41 | 39 | <u>111</u> | 78 | 114 | <u>162</u> | 141 | 139 | <u>162</u> | 155 | <u>177</u> | 111 | 85 | 67 | 54 | 18 | <u>30</u> | 10 | 8 | 2 | <u>4</u> | | | | <u>3</u> | n = 1750 |
| | 2 | 7 | <u>38</u> | 36 | 61 | 85 | <u>140</u> | 107 | 141 | <u>177</u> | 169 | 147 | <u>165</u> | 156 | <u>177</u> | 111 | 85 | 67 | 54 | 18 | <u>30</u> | 10 | 8 | 2 | <u>4</u> | | | | <u>3</u> | n = 2000 |

Wir sehen zunächst, daß bis auf die 20, die aber schon da einen Gipfel „andeutet“, schon nach den ersten 250 Messungen unsere genannten Gipfelzahlen als solche auftreten, und zwar mit einer nicht zu verkennenden Deutlichkeit. Außerdem aber müssen wir tatsächlich noch das Überwiegen anderer Klassen, als 24 und 26, konstatieren, das in beiden Fällen ebenfalls recht beträchtlich ist, indem 24 mit gleicher Frequenz wie 22, und 26 mit relativ ganz unverhältnismäßiger Häufigkeit vorkommt. Aber schon nach weiteren 250 Messungen macht sich eine Veränderung bemerkbar, indem sie schon mehr zurückgetreten sind. Prüfen wir nun gar auf ihre Frequenz hin gleich die Zweitausendkurve, so nimmt tatsächlich die 24, die bei 750 Messungen noch deutlich einen Gipfel wenigstens angedeutet hatte, keine hervorragende Stellung mehr ein, wogegen allerdings durch den Knick, den sie bei 26 noch immer erfährt, darauf hingewiesen wird, daß sie doch immerhin eine Zahl ist, die eine gewisse, wenn auch im Vergleiche zu

den übrigen Gipfelzahlen in den Hintergrund tretende Bedeutung besitzt.

Um nun zunächst diese Frage zu entscheiden, wurden außer den bereits angeführten 2000 Einzeluntersuchungen noch weitere 500 Messungen vorgenommen, für die ich aber möglichst große Blätter auslas, während ich das Material sonst ohne jede Wahl und Bevorzugung gesammelt hatte. Anschließende Tabelle klärt uns nun über die Verteilung der Varianten auf.

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|----|----------|----|----|----------|----|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|----|----|----------|----|
| mm-Zahl: | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| Frequenz: | 1 | <u>3</u> | — | 3 | <u>8</u> | 8 | 16 | <u>47</u> | 47 | <u>67</u> | 59 | <u>66</u> | 52 | <u>51</u> | 21 | <u>24</u> | 16 | 8 | 1 | <u>2</u> | 1 |

Wir erkennen da sofort, daß auch hier, soweit sie im Variationsfelde liegen, unsere konstanten Zwischenzahlen, 17, 20, 22, 28, 32 als solche wieder in die Erscheinung treten, aber daß ebenfalls andere, und zwar genau dieselben Pseudomaxima vorhanden sind, ja daß sich sogar um die eine, um 24 als Schwerpunktsordinate, als »Zentrum größter Dichte« die übrigen Klassen gruppieren. Ich meine nun demzufolge zum Schlusse berechtigt zu sein, daß ihr Überwiegen, im Anfange wenigstens, kein zufälliges sein kann, daß doch auch sie im Leben eine gewisse Rolle spielen, wenn auch dieselbe, da die Zahlen sich allmählich ziemlich verlieren, nur eine untergeordnete sein kann. Eine weitere Begründung dazu dürfte wohl, abgesehen von den Resultaten, die andere Spezies ergaben, noch das Ergebnis weiterer 2500 Messungen liefern, die zu gleichen Hälften an Individuen verschiedener Standorte angestellt wurden, in denen, den nachstehenden Übersichten zufolge, die Klassen 24 und 26 nicht nur anfangs, sondern sich bis zuletzt als Maxima erhielten, ja meist schon in den 250 Reihen als solche erscheinen, was sich allerdings daraus erklärt, daß von der Unmasse der abgepflückten Blätter, die auf einem Haufen zusammengelagert waren, zunächst unbewußt mit »unwillkürlicher Wahl«, und da sie stets obenauf liegen, hauptsächlich die größten als die ersten zur Untersuchung gelangten, und daß diese Haufen, wenn je 250 Messungen beendet waren — eine solche Anzahl wurde täglich gemessen —, jedesmal wieder erneuert und nicht zu Ende verwendet wurden, so daß auch am nächsten Tage die größten Individuen wieder den bleibenden Vorteil hatten.

Blätter vom »Pulverturm« bei Greiz i. V.
(In jeder Reihe n = 250.)

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|---|-----------|----|----|----|-----------|-----------|----|-----------|-----------|----|------------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----|-----------|-----------|----|----|-----------|----------|----|----|----------|
| mm-Zahl: | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 |
| Frequenz: | | | | | 3 | 9 | <u>10</u> | 10 | 11 | <u>19</u> | 9 | 16 | <u>20</u> | 14 | <u>26</u> | 17 | <u>19</u> | 13 | 9 | 11 | <u>15</u> | 3 | 3 | 1 | <u>1</u> | | | <u>1</u> |
| | 1 | <u>8</u> | 6 | 12 | 12 | <u>15</u> | 6 | 12 | <u>18</u> | 13 | 13 | <u>17</u> | 12 | <u>31</u> | 14 | 12 | 10 | 9 | 7 | <u>10</u> | 2 | 3 | 2 | <u>4</u> | 1 | | | |
| | | <u>2</u> | 1 | 1 | 6 | <u>11</u> | 5 | 7 | <u>13</u> | 9 | 7 | <u>18</u> | 16 | <u>32</u> | 23 | <u>30</u> | 15 | <u>15</u> | 12 | <u>12</u> | 4 | 3 | 3 | <u>3</u> | 1 | 1 | | |
| | | | | | 2 | <u>8</u> | 8 | 10 | <u>16</u> | 15 | 12 | <u>28</u> | 25 | <u>41</u> | 22 | 14 | 12 | <u>16</u> | 7 | <u>7</u> | 3 | | | <u>3</u> | | | 1 | <u>1</u> |
| | | <u>2</u> | 2 | 4 | 8 | <u>13</u> | 8 | 10 | <u>16</u> | 14 | 11 | <u>28</u> | 15 | <u>37</u> | 15 | <u>16</u> | 11 | <u>16</u> | 5 | <u>8</u> | 3 | 2 | 1 | <u>2</u> | 1 | | | <u>1</u> |
| Sa.: n=1250 | 1 | <u>12</u> | 9 | 20 | 37 | <u>57</u> | 37 | 50 | <u>82</u> | 60 | 59 | <u>111</u> | 82 | <u>167</u> | 91 | <u>91</u> | 61 | <u>65</u> | 42 | <u>52</u> | 15 | 11 | 7 | <u>13</u> | 3 | 1 | 1 | <u>3</u> |

Blätter von der »Viehhut« bei Greiz i. V.
(In jeder Reihe n = 250.)

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|---|---|----------|-----------|-----------|----|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|----------|-----------|-----------|------------|----|-----------|----|-----------|----------|-----------|----|----------|----|----|----|----|----|----------|--|
| mm-Zahl: | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | |
| Frequenz: | | | | 3 | <u>10</u> | 9 | 7 | 8 | <u>14</u> | 6 | 11 | <u>19</u> | 17 | 12 | <u>16</u> | 12 | <u>24</u> | 13 | <u>15</u> | 13 | <u>14</u> | 8 | <u>13</u> | 2 | 1 | 1 | | | | | <u>2</u> | |
| | 1 | | 5 | <u>14</u> | <u>12</u> | 15 | 19 | <u>22</u> | 19 | 22 | <u>33</u> | 20 | 5 | <u>9</u> | 8 | <u>18</u> | 6 | 6 | 6 | 6 | 1 | <u>2</u> | 1 | | | | | | | | | |
| | | 3 | <u>8</u> | 8 | 9 | 18 | <u>24</u> | 19 | 13 | <u>23</u> | 20 | 13 | <u>19</u> | 9 | <u>19</u> | 10 | <u>14</u> | 6 | <u>6</u> | 3 | <u>6</u> | 4 | 1 | 1 | | | | | | | | |
| | 1 | 1 | 1 | 5 | <u>6</u> | 5 | 10 | 12 | <u>18</u> | 10 | 20 | <u>24</u> | 16 | 10 | <u>20</u> | 14 | <u>18</u> | 10 | 8 | 7 | 7 | 6 | <u>7</u> | 5 | 2 | 1 | | | | | | |
| | 1 | | <u>4</u> | 3 | 5 | 7 | <u>15</u> | 8 | 10 | <u>23</u> | 13 | 8 | <u>26</u> | 19 | <u>27</u> | 13 | 11 | 8 | <u>10</u> | 4 | <u>10</u> | 4 | 5 | 3 | <u>4</u> | 3 | 1 | | | | | |
| Sa.: n=1250 | 1 | 1 | 3 | 16 | <u>42</u> | 37 | 46 | 64 | <u>93</u> | 62 | 76 | <u>122</u> | 86 | 48 | <u>90</u> | 62 | <u>106</u> | 52 | <u>55</u> | 40 | <u>43</u> | 22 | <u>38</u> | 16 | 9 | 6 | 4 | 3 | 1 | | <u>2</u> | |

Entnehmen wir nun aber allen diesen Messungen das Gemeinschaftliche, so finden wir jedenfalls schon bei geringer Zahl — wo freilich eine Darstellung einer Durchschnitts-, etwa einer prozentualen Häufigkeit der einzelnen Klassen noch nicht durch eine für jede von ihnen, infolge der dem Keimplasma inhärenden Größe der Neigung, auf der oder jener Entwicklungsstufe stehen zu bleiben, nahezu konstante Frequenz die strenge Regelung der Erbllichkeit zu erkennen gestattet —, daß doch überall 10, 14, 17, 20, 22, 28, 32, 36 als konstante Maxima auftreten, trotz der Verschiedenheit der Standorte, deren verschiedene Lebensbedingungen doch auf die Variabilität als Ernährungserscheinung modifizierend einwirken.

Freilich kann eine andere Differenz der Wahrnehmung nicht entgehen. Der Unterschied bezüglich der Lage der Hauptgipfel, als der in zwei Fällen zum Schlusse 17, im anderen aber 22 auftritt. Da wir indes in unserer Abhandlung nicht speziell variationsstatistische Interessen und dergleichen verfolgen, sondern es unserem Zwecke schon genügt, überhaupt nur die Existenz sekundärer Maxima und ihre Konstanz erwiesen zu haben, so glaubte ich, im Hinblick auf die soeben dargetane Übereinstimmung nicht erst durch weitere empirische Feststellungen entscheiden zu müssen, ob schließlich doch noch ein und dieselbe Gipfelzahl nicht nur höchste Frequenz ergeben hätte, sondern auch als »Zentrum größter Dichte« aufzufassen wäre, indem dann die andere Form nur infolge der durch die differente Beschaffenheit der verschiedenen Nährböden bedingte Plus- oder Minusselektion überwogen hätte, oder ob der Unterschied in der Existenz zweier, nebeneinander bestehender selbständiger, nach dem [6] de Vriesschen Verfahren zu isolierender Rassen seine Begründung erführe, eine Eventualität, die übrigens vor allem wegen des an der Preißelbeere zu beobachtenden Saison-Dimorphismus in nähere Erwägung gezogen sein will, wie dies auch an anderer Stelle geschehen soll. —

Aber auch noch eine andere Garantie für die Echtheit unserer Maxima als ihre Konstanz und Übereinstimmung bei größter Verschiedenheit des Materials ist uns gewährleistet, und zwar durch die Ergebnisse der Messungen gleichfalls der Blattspreitenlänge von *Vaccin. Myrtillus* und *Myrtus communis*, wo nämlich ebenso, wie aus den bezüglichlichen folgenden Tabellen hervorgeht, in charakteristischer Weise dieselben Variationsklassen mit größter Häufigkeit

auftreten, wo aber gleich so unentschieden ist, ob die Klassen 24 und 26 beim Weitermessen „ohne Wahl“ als Maxima Bestand gehabt hätten, sowie ob der jetzige Hauptgipfel vielleicht noch auf eine andere Zwischenzahl übergegangen wäre.

Vaccinium Myrtillus. n = 600.
(Große Blätter. Blätter „mit Wahl“.)

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|---|---|---|----------|----|----|----|-----------|----|----|-----------|----|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|----|----|-----------|----|----|----|----------|
| mm-Zahl: | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 |
| Frequenz: | 2 | 2 | 4 | <u>6</u> | 6 | 10 | 10 | <u>16</u> | 12 | 10 | <u>24</u> | 16 | 22 | <u>40</u> | 32 | <u>58</u> | 34 | <u>70</u> | 36 | <u>40</u> | 34 | <u>38</u> | 32 | 14 | 12 | <u>12</u> | 4 | 2 | 1 | <u>1</u> |

Myrtus communis. n = 350.
(Große Blätter, aus Bouquet. Blätter „mit Wahl“.)

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|---|---|----|----|----|----|-----------|----|----|-----------|----|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|-----------|----|----------|----|
| mm-Zahl: | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 |
| Frequenz: | 1 | 1 | 2 | 3 | 5 | 8 | <u>17</u> | 15 | 20 | <u>28</u> | 21 | 20 | <u>27</u> | 24 | <u>43</u> | 33 | <u>36</u> | 12 | <u>24</u> | 4 | <u>4</u> | 2 |

Es muß somit wohl als sicherstehende Tatsache betrachtet werden, daß diesen Zahlenverhältnissen eine besondere Bedeutung zukommt, und daß diese Bedeutung im Leben unserer untersuchten Pflanzen, und auch sonst, wo immer sie in die Erscheinung treten — ein Induktionsschluß besitzt hier sicher seine Berechtigung — stets dieselbe ist. Ich halte es nun für natürlich und selbstverständlich, daß wir beim Versuche, eine Erklärung ihres Auftretens zu geben, ihr Zustandekommen mit dem Entwicklungs-Prozesse in kausalen Zusammenhang bringen, um so mehr, als dadurch, wie wir am Schlusse unserer Betrachtungen sehen werden, eine gute materielle Grundlage für das Verständnis auch mancher anderer physiologischer Vorgänge gegeben ist.

Wie ich nun bereits kurz andeutete, und wie dies ja auch in Anbetracht der Ergebnisse der Blattrippenzählungen, wo ich z. B. für *Cornus sanguinea* die Gipfel auf 10 und 13 (Hauptgipfel), also zwei Fibonacci-Zahlen fand — in Übereinstimmung mit den Resultaten [7] Ludwigs und [8] Heyers bei Untersuchungen anderer Objekte auf denselben Punkt hin —, bereits vermutet werden konnte, besteht zwischen unseren Zwischenzahlen und denen der genannten Reihe ein Zusammenhang. Nachstehende Rechnungen werden uns belehren, daß sie angenähert die mit 10 multiplizierten Werte der Quadratwurzeln aus jenen repräsentieren, als welche sie auch die Richtigkeit der Ansicht, welche Herr Hofrat Professor Dr. Ludwig über das Wachstum mir gegenüber äußerte, bestätigen.

Hauptreihe: $10 \cdot \sqrt{1} = 10$ $10 \cdot \sqrt{2} = 14,1$ $10 \cdot \sqrt{3} = 17,3$
 $10 \cdot \sqrt{5} = 22,3$ $10 \cdot \sqrt{8} = 28,2$ $10 \cdot \sqrt{13} = 36$

1. Nebenreihe: $10 \cdot \sqrt{4} = 20$ $(10 \cdot \sqrt{6} = 24,4)$ $10 \cdot \sqrt{10} = 31,6$

Trientalisreihe: $(10 \cdot \sqrt{7} = 26,4)$

Selbstverständlich kann ja die Übereinstimmung zwischen diesen Wurzelwerten und unseren Zwischenzahlen zunächst schon als zwischen irrationalen Größen und ganzen rationalen Zahlen auch nur eine beschränkte sein, und so ist es denn schon deswegen gar nicht zu verwundern, daß in einem Falle die Abweichung zwischen Theorie und Praxis, auf den Zentimeter bezogen, sogar 4% beträgt. Bedenken wir aber noch zudem, daß auch überall da, wo das Längenmaß eines Blattes nicht genau mit einem Vielfachen des Millimeter kollidiert, also in den meisten Fällen, wo vielleicht gerade die theoretisch verlangte Größe erreicht ist, dennoch die Feststellung der größeren Annäherung an eine der in solchen Fällen in Betracht kommenden fraglichen zwei Größen stets wieder nur einen ganzzahligen Wert zum Ausdrucke bringt — eine noch kleinere Maßeinheit erschien nicht empfehlenswert — und ziehen wir in Erwägung, daß in allen den Fällen, wo etwa der theoretische Wert ziemlich stark nach einer benachbarten unserer rationalen Zahlen hinneigt, als z. B. bei $10 \cdot \sqrt{3} = 17,3$ nach 18, tatsächlich dann auch diese eine unverhältnismäßig starke Frequenz aufweisen, und zwar um so mehr, je geringer der Größenunterschied der Differenzen zwischen einem solchen genau berechneten Wurzelwerte und den ihn einschließenden unserer empirischen Maßzahlen ist, so meine ich, jeglichen Zweifel daran, daß unsere Zwischenzahlen auch wirklich die Quadratwurzeln aus den Zahlen der Fibonacci-Reihe zum Ausdrucke bringen, schon deshalb als beseitigt betrachten zu dürfen.

Offenbar aber dürfen wir ja auch nicht in dem Millimeter den „allgemeinen Maßstab“ der Natur erblicken; und es will mir deshalb angebracht erscheinen, da man im allgemeinen nur wird erwarten können, daß die Abscissenintervalle im Verhältnisse dieser Quadratwurzeln stehen, unserem Gipfelgesetze folgende allgemeine Fassung zu geben: Das Verhältnis der Maßzahlen zweier zusammengehöriger Intervalle — durch Nebenzahlen können diese wieder in Unteretappen gegliedert werden — ist gleich dem Quotienten der Quadratwurzeln aus zwei Fibonacci-Zahlen; oder anders ausgedrückt: Das Verhältnis der zweiten Potenzen der Maßzahlen zweier zusammengehöriger Intervalle ist gleich dem direkten Quotienten aus zwei Fibonacci-Zahlen.

Haben wir nun so gefunden, daß auch bei unseren phyllometrischen Untersuchungen die Fibonacci-Zahlen eine Rolle spielen, so sind wir offenbar auch berechtigt, für das Überwiegen unserer Zwischenzahlen dieselbe Erklärung heranzuziehen, wie sie Ludwig, wie wir sahen, für die von ihm festgestellten Erscheinungen gegeben hatte.

Man hat demnach also auch hier anzunehmen, daß eine rhythmische Zweiteilung unserer Plasome statthat, daß aber ebenfalls die aus der Teilung hervorgehenden Teilstücke in Bezug auf ihren Reifezustand nicht äquivalent sind, sondern sich wie Mutter und Tochter zueinander verhalten, so daß die letzteren auch hier wieder erst eine Periode des Heranreifens durchleben müssen, bevor auch sie sich, von der nächsten Generation an, regelmäßig an der Teilung mit beteiligen. Auch hier wieder kann nun die Vermehrung dieser letzteren in Unteretappen vor sich gehen —

wie dies aus dem konstanten Gipfel 20, den ich auch, sogar als primäres Maximum, bei allerdings wenigen Messungen der Spreitenbreite von *Trifolium pratense* erhielt, und dem freilich nur anfänglichen, aber da stets zu beobachtenden Überwiegen der Klasse 24 zu schließen ist —, wie es wohl auch vorkommt, der doch immerhin in gewisser Weise bevorzugten Stellung der 26 selbst bei ∞ Untersuchungen zufolge (Heyer fand diese Klasse bei nur 600 Messungen der Blattbreite von *Fagus silvatica* schon als unzweifelhaftes Maximum), daß das Mutterplasom in ein reifes und zwei unreife zerfällt; wensschon offenbar diesen beiden letzteren Vermehrungsmodis nur eine engere Bedeutung in unserem Falle zugestanden werden kann, da ja unserer Erfahrung gemäß die Nebenzahlen in typischer Weise erst dann in die Erscheinung zu treten pflegen, wenn die Intervalle größer werden.

Wie ist aber nun die Erscheinung, daß bei uns die Fibonacci-Zahlen im Werte der Quadratwurzeln auftreten, mit den über Wachstum und Entwicklung jugendlicher Anlagen zu fertig ausgebildeten Organen gemachten Beobachtungen in ursächliche Beziehung zu bringen? Ganz offenbar doch nur durch die Annahme einer ganz bestimmten Gruppierung unserer Urelemente, die sich jedenfalls nicht in linearer Richtung vermehren können, da ein solcher Tropus das Auftreten der Zwischenzahlen in direktem Verhältnisse der Fibonacci-Zahlen zur Folge haben müßte. Auf eine einfache Möglichkeit nun möchte ich kurz hinweisen, und dabei in Anbetracht der allgemeinen Erfahrung, daß sich durch Heranziehen analoger Prozesse uns ein besseres, leichteres Verständnis zu eröffnen pflegt, eine ganz geläufige, elementare Tatsache zum Vergleiche benutzen. Wie sich nämlich aus dem Flächeninhalte eines Quadrates ganz einfach die Seitengröße ergibt, indem man diesen Flächenwert radiziert, und wie, wenn auch die Fläche etwa durch Erwärmung des Körpers, dem sie angehören mag, eine Ausdehnung erführe, die jeweilige Seitengröße doch stets durch die Quadratwurzel aus dem zugehörigen Flächenwerte dargestellt würde, da ja, wie wir aus der Kalorik wissen, starre Körper bei Temperatursteigerungen sich nach allen Dimensionen in gleicher Weise vergrößern, so könnte man diese Verhältnisse als dem Wesen nach zwar verschiedene, aber in gewissen Punkten, vor allem dem äußeren Effekte nach, doch analoge, in unserem Falle zu Grunde legend, d. h., die Ausdehnung durch Wärme der Vergrößerung durch Wachstum zur Seite stellend, nur in umgekehrter Weise von der Quadratwurzel auf die wichtigen, in Frage kommenden, für das Quadrat charakteristischen Merkmale, vor allem also die Gleichheit der Seiten und ihre rechtwinklige Stellung, zurückschließen, und dieselben in unserem Falle als gegeben betrachten. Es wäre demnach also unsere fragliche Erscheinung mit der Annahme eines nach Länge wie Breite in gleichem Verhältnisse statthabenden Wachstums in einfacher Weise zu erklären, wo der nach beiden Dimensionen in gleichem Schritt und Rhythmus stattfindende Fortschritt sich aus einer entsprechenden Anordnung der Plasome, infolge der an bestimmter Stelle vor sich gehenden Abgliederung der Mutterplasome, worauf demnächst noch ausführlicher eingegangen werden wird, ergäbe. Jeden-

falls aber können wir dann noch erschließen, daß alle Elemente eine gleiche Form und GröÙe besitzen, wenn sie nur einmal erst den Reifezustand erlangt haben, da ja nur unter diesen Verhältnissen, und wenn alle Plasome sich mit ihrer Länge in einer ganz bestimmten Richtung orientieren, das Wachstum in einem bestimmten, steten, einheitlichen Verhältnisse, wie es auch von uns konstatiert wurde, fortschreiten kann. Bewegen wir uns zwar auf dem Boden von Theorien und Hypothesen, [9] „so hat doch der feinste Bau jener Substanz, deren Bewegungen und deren ganzes Schaffen und Wirken unserer sinnlichen Wahrnehmung als Leben erscheint, zu viel des Fesselnden, als daß wir es unterlassen dürften, denselben in den Kreis unserer Betrachtungen zu ziehen, und dem Bedürfnis, sich von all diesen Dingen ein anschauliches Bild zu entwerfen, entspricht es jedenfalls besser, sich etwas, als sich gar nichts vorzustellen“. Doch da nun unsere hier entwickelten Anschauungen die fraglichen Erscheinungen erklären, besitzen sie wenigstens Berechtigung, um so mehr noch, als sie zu keiner Beobachtung in Widerspruch stehen. Denn tatsächlich läßt sich unschwer erkennen, daß das Wachstum nach Länge und Breite hin ein gleiches ist, da schon das jugendliche Blatt, nur an GröÙe different, die Form und Gestalt des völlig entwickelten, definitiv ausgebildeten aufweist, wenn nur einmal erst, wie analog beim Kristall das ganze Aggregat über seine Teile eine gewisse Kraft ausübt, welche die neu integrierten Moleküle zwingt, eine bestimmte Form anzunehmen, auch hier durch organische Kräfte unsere Biophoren nach dem für jede Spezies verschiedenem Prinzip angeordnet sind. So kann denn die folgende Tabelle, welche die gelegentlich der empirischen Feststellungen der Blattbreite von *Vacc. Vitis Idaea* erhaltenen Frequenzen veranschaulicht, auch nur für die Richtigkeit unserer Auffassungen sprechen, da trotz der geringen Zahl der Messungen, bei denen der Einfachheit halber nur Blätter berücksichtigt wurden, deren Breite mindestens 10 mm betrug, ebenfalls die Abscissenintervalle im Verhältnisse der Quadratwurzeln aus Fibonacci-Zahlen stehen, indem noch dazu ganz genau dieselben Klassen wie bei Messungen der Blattlänge, mit größter Augenfälligkeit diskontinuierlich variieren.

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|-----------|----|----|----|-----------|----|----|-----------|----|----|----------|----|----------|-----------------------|
| mm-Zahl: | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | (Blätter „mit Wahl“.) |
| Frequenz: | <u>14</u> | 10 | 13 | 20 | <u>48</u> | 35 | 24 | <u>24</u> | 6 | 1 | <u>2</u> | — | <u>2</u> | ←————→ n = 200. |

Wir sehen somit, daß auch in Bezug auf Dimensionen in der Organisation der Lebewesen, da, wo es sich um Flächenwachstum handelt, nicht Willkür, sondern strenge Gesetzmäßigkeit obwaltet, wenn auch die Verteilung der Varianten der nach der strengen Form des Queteletschen Gesetzes zu erwartenden nicht entspricht. Denn gerade aus dem Auftreten gewisser Zwischenzahlen konnten wir das streng befolgte Wachstumsgesetz ableiten, und manche Schlüsse über Form und Anordnung der zum Aufbaue verwendeten kleinsten lebenden Raumgebilde ziehen, welche zwar nicht durch direkte sinnliche Untersuchungen auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen, doch durch allerhand andere, damit in Beziehung stehende

Beobachtungen Berechtigung erlangen, da sie mit ihnen ohne weiteres ungezwungen in Einklang zu bringen sind.

Es ergibt sich aber auch aus dem allgemeinen Auftreten der Fibonacci-Zahlen, es handle sich nun um Merkmale der Infloreszenz oder des Blattes usw. — ja selbst von zoologischer Seite wird das überwiegende Vorkommen dieser Zahlenverhältnisse bestätigt —, daß der „Bauplan“, der den Organismen zu Grunde liegt, ein einheitlicher sein muß, einheitlich sowohl für das Individuum, wie für die Spezies, ja, vielleicht sogar für das gesamte Organismenreich. Und zwar ergibt sich daraus die Notwendigkeit einer einheitlichen Auffassung des Baues der Lebewesen, wie sie nur durch die Annahme des Plasomes ermöglicht sein kann, [10] „da jede Übersichtlichkeit und Einheitlichkeit der Auffassung verschwinden muß, wenn man sich nur an die nackten Tatsachen, über die Zelle hinausdringend, hält“. „Nur durch die Annahme des Plasomes als letztes wahres Elementarorgan ist nicht nur der Organismus auf eine Einheit zurückgeführt, auch die Haut, der Kern, und die übrigen lebenden Individualitäten der Zelle erscheinen unter dem gleichen morphologischen und physiologischen Gesichtspunkte, sie erscheinen als wesentlich gleiche, aber verschieden ausgebildete und verschieden funktionierende Teile der Zelle.“

Bedenken wir nun noch, daß von [11] Wiesner in klarer, konsequenter Weise der Bestand unserer Urelemente, zu deren Annahme auch viele andere hervorragende Forscher gelangten, in analoger Weise erschlossen wurde wie das Atom und das Molekül, aber daß, ganz abgesehen von den Vorteilen, den die Annahme des Elementarorganes und der Elementarstruktur für das Verständnis vieler physiologischer Prozesse, vor allem für das Wachstum gegenüber den bisherigen „verworrenen“ Anschauungen über Apposition und Intussuszeption, für Regeneration, Vererbung usw. bietet, die durch unsere Arbeit bekannt gewordenen Tatsachen durch keine „mechanische Theorie“ und kein Prinzip einer „sphärotaktischen Säule“ in einer so einfachen Weise ihre Erklärung finden können, die mit keinem wissenschaftlichen Ergebnisse im Widerspruche stehen, so kann wohl nicht geleugnet werden, daß wir in die rechten Bahnen geleitet zu sein scheinen, wenn wir die Plasome und einen ihnen eigenen Vermehrungsmodus — der, wie wir sahen, auch in der Natur sonst befolgt wird — für das Zustandekommen der hier beim Flächenwachstum und in entsprechender Weise auch sonst vielfach beobachteten Gesetzmäßigkeiten verantwortlich machen, und daß von der Annahme dieser Urelemente noch viel zu erwarten steht.

Literaturangabe.

1. Leipzig 1871.
2. Eine Übersicht findet man in: Davenport: „Statistical methods with special reference to biological variation.“ London und New York 1905.
3. „Berichte der Deutsch. bot. Ges.“ I. p. 35—44. (Otto Müller.)
4. „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen“, 1874, und „Mechanische Theorie der Blattstellungen“, 1878.
5. Ludwig, F., „Über Variationskurven“. (Bot. Centralblatt. 1898.)
6. Vries, Hugo de, „Mutationstheorie“. Bd. I.
7. Ludwig, F., „Ein fundamentaler Unterschied in der Variation bei Tier und Pflanze“.
8. Ibid., Kruidkundig Genootschap Dodonaea, te Gent. 11. Jaargang. 1899.
9. Kerner v. Marilaun, „Pflanzenleben“. I. p. 550.
10. Wiesner, J., „Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz“. 1892.
11. Id.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [BH_22_2](#)

Autor(en)/Author(s): Ritter Georg

Artikel/Article: [Beiträge zur Physiologie des Flächenwachstums der Pflanzen.
317-330](#)