

BOTANIK.

Ueber die Stellungsänderungen seitlicher Organe in Folge der allmäligen Abnahme ihrer Querschnittsgrösse. *)

Zweiter Beitrag zur Lehre von der Blattstellung

von

S. Schwendener.

(Hiezu eine Tafel.)

1. In meiner früheren Mittheilung über die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck habe ich unter Anderem gezeigt, dass mit den Neigungsänderungen und dem Wechsel der Contactlinien, welche jeweilen als Dachstuhl figuriren, das Verhältniss zwischen dem Durchmesser der einzelnen Organe und dem Umfang des ganzen Complexes gesetzmässig und continuirlich modificirt wird. Bei kreisförmigem Querschnitt der Organe ergibt sich z. B. für den Fall, dass Dreier- und Zweierzeilen sich rechtwinklig kreuzen (s. Fig. 6 der eben citirten Mittheilung), als Länge der Horizontalen $12\sqrt{34}$, wenn die Durchmesser der Kreise = 1 gesetzt werden, die fragliche Horizontallinie bildet nämlich die Hypotenuse eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen

*) Vorgetragen am 30. Juni 1875.

Kathetenlängen, mit der nämlichen Grösse als Einheit gemessen, = 3 und 2 betragen. Die Hypotenuse ist also $= \sqrt{3^2 + 2^2}$. Ebenso erhält man für die folgenden rechtwinkligen Dachstühle, wenn der Durchmesser der Kreise constant bleibt, die Ausdrücke:

Rechtwinklig gekreuzte Contactlinien.	Verhältniss der Organe zum Cylinderumfang.
3er und 5er Zeilen	$1 : \sqrt{34} = 1 : 5,817$
5er „ 8er „	$1 : \sqrt{89} = 1 : 9,433$
8er „ 13er „	$1 : \sqrt{233} = 1 : 15,264$
13er „ 21er „	$1 : \sqrt{610} = 1 : 24,693$
21er „ 34er „	$1 : \sqrt{1597} = 1 : 39,962$
etc.	etc.

Bezeichnet man ganz allgemein die Zahl der Schrägzeilen, welche nach der einen und der andern Richtung verlaufen, mit m und n , so ist bei rechtwinkliger Kreuzung das Verhältniss zwischen Organdurchmesser und Cylinderumfang gegeben durch $1 : \sqrt{m^2 + n^2}$.

2. Die Verschiebungen der Organe stehen zu den eben erwähnten Aenderungen ihres Verhältnisses zum Cylinderumfang in mathematischer Wechselbeziehung: wenn der eine der beiden Vorgänge als Ursache gedacht wird, so ist der andere die nothwendige Wirkung. Wir können also, statt wie früher die Zunahme des Cylinderumfanges als Folge der Verschiebung zu betrachten, erstere ebenso gut als die wirkende Ursache voranstellen. Für die mathematische Betrachtung ist es überdies gleichgültig, in welcher Weise die bezeichnete Aenderung im Verhältniss der Organe zum Umfang herbeigeführt wird, ob durch Zunahme des Umfanges bei constanter Grösse der Organe, oder durch Kleinerwerden dieser letztern bei constantem Umfang. An der lebenden Pflanze sind natürlich beide

veränderlich, es ist das die dritte mögliche Combination; aber auch in diesem Falle kommt es stets nur auf die relativen, nicht auf die absoluten Werthe an.

Für die Erörterung der Stellungsänderungen, welche bei allmählig abnehmender Querschnittsgrösse der Organe eintreten müssen, bedarf es hienach keines neuen mathematischen Princips. Es genügt, die bis dahin gewonnenen Schlüsse festzuhalten, und dieselben durch Erweiterungen nach einer andern Seite hin zu vervollständigen. Aber nichtsdestoweniger weisen die folgenden Betrachtungen auf Beziehungen hin, welche in manchen Fällen eine viel directere Anwendung auf die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen gestatten, als die früher dargelegten Verschiebungsvorgänge. Insofern enthalten die nachstehenden Sätze doch wesentlich neue Gesichtspunkte.

3. Betrachten wir die Veränderungen, welche das allmählige Kleinerwerden der Organe bewirkt, zunächst unter Voraussetzungen, welche sich leicht construiren oder auch durch Pappschachteln veranschaulichen lassen. Es seien in Fig. 1 die Kreise 0, 3, 6 . . . und 5, 8, 11 . . . zwei der Stellung bestimmter Organe entsprechende Dreierzeilen, deren alternirende Glieder zugleich die Neigung der zugehörigen Fünfer- und Achterreihen andeuten. Setzen wir jetzt die Construction mit etwas kleineren Kreisen um eine einfache Lage, dann wieder mit kleineren um eine zweite Lage u. s. w. nach oben fort, bis das Grössenverhältniss der Organe der nächstfolgenden Stufe mit rechtwinkligen Schrägzeilen entspricht, wie dies in unserer Figur der Fall ist, so wird der Oeffnungswinkel des Dachstuhles, von dem wir ausgegangen, allmählig grösser; endlich hört der Contact in der Richtung der Fünferzeilen auf, und die übrig bleibenden Achter erhalten als Gegenstreben die Dreizehner (vgl. die Erklärung der Figuren). Es findet also wiederum ein Wechsel der Contactlinien statt, wie bei der Verschiebung

durch longitudinalen Druck, und wenn die Grössenabnahme der Organe fort dauert, so wiederholt sich der Vorgang nach denselben Regeln wie früher, d. h. die Aufeinanderfolge der Combinationen entspricht der bekannten Reihe

1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89 . . .

Ebenso bezeichnet für jedes andere Stellungsverhältniss die betreffende recurrente Reihe gleichsam die Bahn, auf der unter gleichen Umständen die Paare der Schrägzeilen allmählig vorrücken. So oft also die augenfälligen Contactlinien zu n und $n+a$ vorhanden sind, gleichviel wie diese Stellung zu Stande gekommen, vollzieht sich der Wechsel nach der Reihe

$n, n + a, 2n + a, 3n + 2a, 5n + 3a, \text{etc.}$

4. Eine Construction nach dem Vorbilde von Fig. 1, bei welcher die Organe der Dreierzeilen, obschon sie in ungleicher Höhe stehen, ihre ursprüngliche Grösse beibehalten, muss nun aber nothwendig etwas schief ausfallen. Sie ist daher nicht geeignet, die fraglichen Stellungsänderungen für eine grössere Anzahl von Organen, zumal bei wiederholtem Wechsel der Contactlinien, naturgetreu wiederzugeben. Dieser Uebelstand lässt sich indess leicht beseitigen; man braucht nur jedes höher stehende Organ etwas kleiner zu construiren als die unmittelbar vorhergehenden, so gestalten sich die in einem bestimmten Niveau eintretenden Veränderungen sofort möglichst gleichmässig. Dieser Anforderung ist beispielsweise in Fig. 4, allerdings nur für äusserst einfache Voraussetzungen, Genüge geleistet. Die ganze Figur stellt nämlich den Uebergang dreizähliger alternirender Quirle in gleichzählige gedrehte dar (système trijugué nach Bravais). Jede einzelne Colonne veranschaulicht aber zugleich das Zustandekommen der gewöhnlichen Spiralstellung im Anschluss an die alternirend-zweizeilige. Man hat sich bloss die Accente hinwegzudenken, so entspricht die Bezifferung der Annahme, dass die Breite einer

Colonne gleich sei dem Cylinderumfang. Die Figur zeigt nun, wie die ursprünglich senkrechten Zweierzeilen (0, 2, 4 . . . und 1, 3, 5 . . .) sich nach oben zu linkswendig drehen, so dass Organ 7 ungefähr über 2 zu stehen kommt. Die Grundspirale ist hienach rechtsläufig und die Divergenz annähernd $\frac{2}{5}$ des Umfangs. Eine weitere Verkleinerung der Organe, die man langsam von Nummer zu Nummer eintreten lässt, führt nothwendig zu Stellungen mit 2 und 3, 3 und 5, 5 und 8 . . . rechtwinklig gekreuzten Contactlinien.

5. Mit diesen nach theoretischen Grundsätzen ausgeführten Constructionen stimmen nun die thatsächlichen Stellungsverhältnisse, wie wir sie schon in den frühesten Entwicklungsstadien beim Uebergang von der Laubblatt- zur Hochblatt- und Blütenregion beobachten, vollständig überein. Nur weichen natürlich die Querschnittsformen der betreffenden Organe von der bis dahin vorausgesetzten Kreisform gewöhnlich mehr oder weniger ab, was bezüglich der arithmetischen Werthverhältnisse mancherlei Aenderungen mit sich bringt, jedoch ohne die sub 3 erwähnte Gesetzmässigkeit im Wechsel der successiven Combinationen irgendwie zu beeinträchtigen. Figur 3, in welcher die Randpartie eines Querschnittes durch den Blütenstand von *Helianthus annuus* naturgetreu abgebildet ist, soll hiezu als Beleg dienen (vergl. die Erklärung der Figuren). Die Originalaufnahmen, welche der Figur zu Grunde liegen, sind sämmtlich mit der Camera lucida entworfen und umfassen zum Theil den ganzen Umfang des Mutterorgans. Die Numerirung wurde nach bekannten Regeln beigesetzt, um dadurch den Verlauf der Schrägzeilen anzudeuten. Einen andern Zweck hat dieselbe nicht; im Gegentheil sehe ich mich jetzt schon zu der ausdrücklichen Bemerkung veranlasst, dass die Bildungsthätigkeit der Pflanze mit all' den Ziffern und Schraubenlinien, womit wir nachträglich solche Schemata

auszustatten gewohnt sind, Nichts zu thun hat. Nur wenn die Organe einzeln und nach längern Zwischenpausen am fortwachsenden Spross entstehen (wie bei den meisten Laubtrieben), stimmt allerdings ihre zeitliche Entwicklungsfolge mit der üblichen Numerirung überein; die Schraubenlinien sind aber auch hier etwas der Pflanze durchaus Fremdes.

6. Erfolgt die Grössenabnahme der Organe in fast unmerklichen Abstufungen und dabei im ganzen Umfang des Mutterorgans vollkommen gleichmässig, so bewegt sich auch die Stellungsänderung — ganz wie bei der Verschiebung durch den gegenseitigen Druck — mit mathematischer Nothwendigkeit innerhalb der gegebenen recurrenten Reihe. Eine solche Regelmässigkeit ist nun aber im Verlaufe des pflanzlichen Entwicklungsganges keineswegs immer vorhanden. Es kommen hin und wieder Störungen vor, welche sich bald nur auf einzelne Organe, bald aber auch auf den ganzen Umfang erstrecken. Gewisse Anlagen fallen zu gross, andere vielleicht zu klein aus, so dass das sonst so constante Verhältniss zum Stengelumfang getrübt wird. Da kann es denn vorkommen, dass die Zahl der Schrägzeilen sich in der einen oder andern Richtung um 1 vermehrt oder vermindert. Das Letztere ist der gewöhnliche Fall. Waren z. B. bis dahin 8 rechtsläufige und 13 links-läufige Reihen, so wird zuweilen eine der letzteren nicht mehr fortgesetzt, weil die benachbarten Dreizehner in Folge der localen Grössenzunahme ihrer Organe sich um eine Zeilenbreite mehr ausdehnen und darum keinen Raum übrig lassen. Es bleiben also noch Achter und Zwölfer und da 8 und 12 durch 4 theilbar sind, so ergibt die geometrische Betrachtung als „Grundplan der Blattstellung“ vierzählige gedrehte Quirle (*système quadrijugué* nach Bravais). Verschwindet etwas weiter oben noch eine der Achterzeilen, so fallen die übrig bleibenden 7er und 12er in die recurrente Reihe 2, 5, 7, 12, 19, 31 ···, und wenn

nun die Verschiebung der Organe, sei es in Folge des gegenseitigen Druckes oder durch allmähliges Kleinerwerden, wieder in gesetzmässiger Weise fortschreitet, so rücken die Paare der augenfälligen Contactlinien, welche jeweilen als Dachstuhl fungiren, nach Früherem in der bezeichneten Reihe weiter vor. Wir erhalten alsdann die Divergenzen $\frac{5}{12}$, $\frac{8}{19}$, $\frac{13}{31}$, $\frac{21}{50}$ ···, folglich als Grenzwert $151^{\circ} 8'$. Während aber die ursprüngliche Grundspirale rechtswendig war, verläuft diese zweite Spirale mit etwas grösseren Divergenzen nach links, d. h. in der Richtung der Zwölferzeilen. An der Pflanze selbst ist aber nichts Anderes vorgegangen, als dass eine 13er Zeile und später eine 8er Zeile wegen Mangel an Raum zurückblieb; alles Weitere ist bloss das Resultat einer geometrischen Betrachtung und steht zum Entwicklungsgange der Pflanze in keiner Beziehung.

7. Ein zweiter Fall, der zur Veranschaulichung solcher Störungen dienen mag, ist in Fig. 2 abgebildet. Hier verschwindet zuerst eine Fünferzeile, nämlich die Reihe 8, 13, 18 ··· 38*), dann etwas höher (unterhalb 8 der obern Zahlenreihe) eine Achterzeile. Es bleiben also noch 4er und 7er, und da diese Zahlen der Reihe 1, 3, 4, 7, 11, 18 ··· angehören, so erhalten wir als entsprechende Divergenzenreihe $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$, $\frac{5}{18}$, $\frac{8}{29}$ ···, welche bekanntlich nach dem Grenzwert $99^{\circ} 34'$ convergirt. Also wiederum ein Uebergang von der gewöhnlichen Spiralstellung zu 4zähligen Quirlen und von diesen zu einem neuen, vom ursprünglichen wesentlich abweichenden Spiralsystem, dazu mit gegenläufiger Grundspirale.

8. Als eine Folge von Unregelmässigkeiten ist ferner

*) Man kann natürlich ebenso gut auch eine der benachbarten Zeilen, z. B. 2, 7, 12, 17, 22, als die zurückbleibende bezeichnen. In diesem Falle müsste jedoch die Numerirung geändert werden.

der Uebergang von der decussirten Blattstellung zur einfachen Spirale zu betrachten. Denn bei absoluter Regelmässigkeit bleiben die Blattpaare, wie überhaupt ganz beliebige n gliedrige Quirle, als solche bestehen; sie werden sowohl in Folge der Grössenabnahme ihrer Glieder, als durch den longitudinalen Druck bloss verschoben und bilden fortan ein „système conjugué“, wie wir es gewöhnlich bei *Dipsacus* beobachten. Eine einfache Spirale, die als Fortsetzung der Quirlstellung erscheint, setzt also nothwendig Abweichungen voraus, welche die entsprechende Umsetzung ermöglichen. Solche Abweichungen kommen denn auch häufig genug vor. Bald sind die Blätter eines zwei- oder mehrgliedrigen Quirls einseitig genähert oder von ungleicher Grösse; bald ist die Alternation der auf einander folgenden Quirle nicht vollständig genau oder sogar sehr erheblich gestört; bald stehen die Elemente eines Quirls in ungleicher Höhe, u. s. w. Die Spiralstellungen, welche unter solchen Umständen zu Stande kommen, werden also voraussichtlich nicht immer dem gleichen System angehören; sie werden verschieden ausfallen, je nachdem der Uebergang in dieser oder jener Weise stattfindet. Doch ist nicht wohl denkbar, dass es je gelingen werde, hierüber ein allgemeines Gesetz aufzustellen. Jedenfalls sind wir einstweilen darauf angewiesen, die Erklärung solcher Stellungenänderungen auf den einzelnen Fall zu beschränken.

9. Den vorstehenden Erörterungen ist hin und wieder, wenn auch meistens stillschweigend, die Vorstellung zu Grunde gelegt, als ob die Pflanze ihre neugebildeten Organe in gleicher Weise an die vorhergehenden anlege, wie wir etwa bei theoretischen Constructionen (vgl. z. B. Fig. 1 und 4) Kreis an Kreis ziehen, oder bei der Herstellung von Verschiebungsapparaten oder körperlichen Stellungsfiguren Walze auf Walze legen. Dies geschieht nämlich immer so, dass jede folgende Walze mindestens zwei der

vorhergehenden, die ihr als Auflager dienen, tangirt. Es fragt sich nun, ob eine solche Vorstellung der pflanzlichen Bildungsthätigkeit entspreche. Die Antwort lautet, zumal wenn es sich um gedrängte Blüthenstände handelt, die ich hier vorzugsweise im Auge habe, entschieden bejahend. Sowohl bei den Compositen als Aggregaten, bei *Veronica*, *Trifolium*, *Ranunculus* und manchen andern Pflanzen entstehen die jungen Anlagen in der Regel oberhalb der Lücken, welche die vorhergehenden zwischen sich lassen, und zwar — sofern sie kreisförmig sind — immer in solchen Abständen, dass jede einzelne Anlage mit den zwei nächstliegenden ein gleichseitiges Dreieck bildet. Es sind nicht etwa die grössten Lücken, welche hiebei besonders zu beachten wären, sondern die Lücken schlechthin, wobei übrigens zu bemerken, dass bei vollständig regelmässigem Aufbau ein Unterschied zwischen grösseren und kleineren Lücken gar nicht zu Stande kommt. Die jungen Anlagen nehmen also in der That genau dieselbe Stellung zu den bereits vorhandenen ein, wie eine Lage von Walzen zu der nächstuntern, welche jener als Auflager dient. Dies gilt nicht bloss von den bereits als Höcker vorspringenden Anlagen; schon die ersten Andeutungen seitlicher Organe, welche sich auf Flächenansichten bloss durch abweichende Gruppierung der Zellen verrathen und im Profil noch gar nicht sichtbar sind, zeigen die nämliche Anordnung. Dabei kommt es öfter vor, dass die jungen Anlagen auf der einen Seite des Blüthenbodens etwas weiter vorgeschoben, d. h. in grösserer Zahl vorhanden sind, als auf der andern, und in Folge dessen auf der Grundspirale, welche wir nachträglich hineinconstruiren, die acropetale Reihenfolge keineswegs streng einhalten.

10. Die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen sprechen hienach entschieden gegen die Annahme, als ob eine kleine Blüthenanlage, welche beispielsweise auf der Grund-

• spirale einer Sonnenblume die Nummer 50 erhält, selbst wenn sie bloss „potentia“ vorhanden ist, bei der Entwicklung von Nr. 51, geheimnissvoll in die Ferne wirkend, Ort und Zeit bestimme. Eine solche Vorstellung liegt jedem unbefangenen Beobachter, der die Bildungsthätigkeit der Pflanze beim Aufbau gedrängter Blütenstände aufmerksam verfolgt, vollständig ferne. Begreiflich, weil mit den Thatsachen im Einklang, erscheint dieselbe eigentlich bloss bei Organcomplexen, deren einzelne Glieder im Verhältniss zum Stengelumfang eine ansehnliche Grösse besitzen (Laubtriebe etc.) Aber auch hier ist eine andere, von der Spiraltheorie abweichende Auffassung keineswegs ausgeschlossen*), und ich behalte mir vor, diesen Punkt gelegentlich ausführlicher zu besprechen. Einstweilen ist soviel klar, dass gross- und kleinblumige Inflorescenzen, gross- und kleinblättrige Laubsprosse etc. zweifellos verwandte Dinge sind, und dass eine Theorie, welche bloss den grossen Organen einigermaassen gerecht wird, mit der Entwicklungsfolge der kleinen aber in unlösbarem Widerspruche steht, nicht die richtige sein kann.

11. Nach alledem ist selbstverständlich ein „avortement des spires“, wie L. und A. Bravais das Aufhören einzelner Schrägzeilen bezeichnen, im eigentlichen Sinne des Wortes nicht anzunehmen. Was niemals dagewesen, kann auch nicht abortiren. Der Ausdruck „Abortus“ hat überhaupt nur da einen Sinn, wo entweder im Verlaufe der individuellen oder dann der phylogenetischen Entwicklung ein Verschwinden oder Verkümmern von Organen thatsächlich vorkommt. Vom mechanischen Gesichtspunkt aus betrachtet, ist es aber in keinem Falle erlaubt, die Stellung vorhandener Organe durch nicht vorhandene und am betreffenden Spross nie dagewesene zu erklären. Dergleichen

*) Vgl. hierüber Hofmeister, allg. Morphol. d. Gew. p. 482.

Versuche sind mit jeder mechanischen Theorie durchaus unvereinbar; mit gleichem Recht könnte man ja auch die Bewegungen der Himmelskörper dem Einflusse längst verschwundener Sonnen zuschreiben.

Ebenso wenig kann die Annahme eines „congenitalen“ Dédoublement die bekannte Thatsache erklären, dass die Zahl der Quirlelemente beim Uebergang vom Perianth zum Androceum zuweilen auf das Doppelte steigt. Oder ist diese hypothetische Zweieinigkeit der Primordien etwas Anderes als ein kreisrundes Viereck mit dem bekannten „Grundplan“ im Hintergrunde? Mechanisch betrachtet, liegt in den betreffenden Fällen voraussichtlich nichts weiter vor, als dass die Staubgefässanlagen nur halb so breit sind als die der Kronblätter und folglich in doppelter Anzahl Platz finden. Wo nachträglich der Blütenboden durch intercalares Wachstum sich erheblich stärker ausdehnt, kann aus demselben Grunde eine weitere Vermehrung der Organe durch Zwischenlagerung stattfinden. Sind überhaupt alle andern Bedingungen der Organbildung erfüllt, so ist das Vorhandensein des hiezu erforderlichen Raumes der entscheidende Factor.

12. Verschiedene andere Fragen, welche auf dem Boden der herkömmlichen Anschauungen discutirbar waren, erscheinen, vom mechanischen Standpunkt aus betrachtet, gegenstandslos. So hat es z. B. keinen Sinn, die Alternative zu erörtern, ob eine fünfzählige Blumenkrone mit quincuncialer Stellung der Petalen spiralig gebaut, oder durch Combination eines dreizähligen mit einem zweizähligen Quirl entstanden sei.*) Die Pflanze kennt weder Kreise noch Schraubenlinien; sie erzeugt ihre neuen Organe in bestimmten Abständen von bereits vorhandenen, und es

*) Vgl. Eichler, Blüthendiagramme, p. 16.

ist ganz und gar unsere Sache, ob wir die Verbindungslinien nachträglich so oder anders ziehen.

13. Für die mechanische Betrachtung des Einflusses, welchen benachbarte Organe unter den gegebenen Grössenverhältnissen auf einander ausüben, ist es vollkommen gleichgültig, ob dieselben an der nämlichen oder an verschiedenen Axen inserirt seien. Darum bilden z. B. die Blüten der vielgliedrigen Scheinquirle bei Labiaten (*Eremostachys*, *Phlomis* etc.) ebenso regelmässige Dreiecke, als ständen sie auf einem gemeinsamen *Receptaculum*. Die Verzweigung der Axe, sie mag nun monopodial oder dichotomisch erfolgen, ändert überhaupt, so lange der Contact allseitig fortdauert, an den mechanischen Beziehungen Nichts. Ebenso findet die intercalare Anreihung neuer Organe an die nächstliegenden ältern*) nach denselben Gesetzen statt, wie bei der gewöhnlichen Entwicklungsfolge. Ob die Neubildung in acropetaler oder in basipetaler Richtung fortschreite, bedingt keinen Unterschied.

14. Nach dem Gesagten besteht also zwischen den sämtlichen Organen, welche an einem beliebigen Spross und den davon abgehenden Normalzweigen auftreten, ein causaler Zusammenhang. Die Stellung der neu hinzukommenden ist bei gegebener Form und Grösse derselben jeweilen zum Voraus bestimmbar, und ebenso finden auch die nachträglichen Verschiebungen durch den gegenseitigen Druck in vorgezeichneten Bahnen und mit der Regelmässigkeit eines Uhrwerkes statt. Diese Verkettung der Wachstumsvorgänge erstreckt sich von den Cotyledonen bis zum letzten Carpell, mit dem der Spross seine Entwicklung abschliesst. Nur wenn die Grössenabnahme der Organe in allzu grossen Sprüngen stattfindet, wie z. B. bei den Aroideen, wo die Continuität zwischen Spatha und Blüten-

*) Vgl. Hofmeister, allg. Morphol. d. Gew. p. 503.

region so gut wie vollständig aufgehoben erscheint, ist natürlich eine gesetzmässige Aenderung der bezüglichen Stellungen von vorne herein nicht zu erwarten. Ein gewisser Einfluss der Spatha besteht aber dessen ungeachtet fort, und es ist z. B. nicht gleichgültig, ob ihre Insertionslinie quer oder schief zur Längsaxe des Stammes verläuft. Wenn vollends die Spatha eine Strecke weit mit dem Spadix verwächst, wie bei *Atherurus ternatus*, so ist es eine nothwendige Folge, dass die Blüthen (Fruchtknoten) bloss einseitig, am frei gebliebenen Theil des Spadix, auftreten.

15. Welcher Antheil an den Stellungsänderungen der Organe auf die allmälige Abnahme ihrer Querschnittsgrösse, welcher andere auf die Wirkungen des gegenseitigen Druckes fällt, kann nur durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen entschieden werden. Und da es im Allgemeinen nicht möglich ist, den nämlichen Organcomplex durch alle Stadien hindurch zu verfolgen, so wird in der Regel die Vergleichung verschiedener Alterszustände, an einer Reihe gleichartiger Objecte beobachtet, das einzige Mittel sein, welches die bezeichnete Frage, wenn auch nur approximativ, zu beantworten gestattet. So weit ich gegenwärtig die in Rede stehenden Verhältnisse zu beurtheilen vermag, kommen Druckwirkungen überall, aber oft nur in geringem Maasse vor. Sie haben im Grossen und Ganzen, zumal bei den gedrängten Blüthenständen der Dicotylen, nicht die Tragweite, die ich denselben früher, auf nur wenige Beobachtungen gestützt, einzuräumen geneigt war. Dass hier ein viermaliger, oder auch nur ein dreimaliger Wechsel der Contactlinien je vorkomme, möchte ich gegenwärtig, nachdem ich eine Anzahl junger Blüthenköpfe genau untersucht habe, eher bezweifeln.*) Aber selbst in den Fällen,

*) Es erscheint mir nachgerade fraglich, ob die in meiner früheren Mittheilung (sub 19) erwähnten Köpfechen von *Helianthus annuus* (es waren blattwinkelständige, im Spätsommer angelegte)

wo die Verschiebung auf kleine Neigungsänderungen beschränkt bleibt, ist doch der gegenseitige Druck ein für die Blattstellung überaus wichtiger und für die theoretische Betrachtung grundlegender Factor, weil er allein die mancherlei Unregelmässigkeiten, welche mit der Anlegung der Organe verbunden sind, auszugleichen vermag. Sind z. B. die Dachstühle auf der einen Seite etwas weiter geöffnet als auf der andern, so genügt eine kleine, in dieser Abweichung selbst begründete Druckwirkung, um die Gleichheit der Winkel sofort herzustellen. Es ist immer dieser rein mechanische Effect, welcher den Blütenständen das Gepräge einer Regelmässigkeit verleiht, die man sonst nur an den Maschinenproducten der Industrie beobachtet. Für die Theorie ist es überdies in manchen Fällen bequemer, die Verschiebungen, welche das Kleinerwerden der Organe bedingt, als Wirkungen eines entsprechenden Druckes zu behandeln, weil diese letztern sich leichter überblicken oder durch Apparate veranschaulichen lassen. Sind Anfangs- und Endstellung oder, was auf dasselbe hinauskommt, die entsprechenden Grössenverhältnisse gegeben, so ist es ja gleichgültig, ob man die Uebergänge von diesem oder jenem Gesichtspunkt aus betrachte.

16. Kommt im Entwicklungsgange eines Sprosses der Fall vor, dass die seitlichen Organe plötzlich wieder grösser werden, nachdem sie vorher eine Zeit lang abgenommen, so erfolgt auch die dadurch bewirkte Stellungenänderung in entgegengesetzter Richtung; sie entspricht jetzt einem Rückwärtsgehen in der betreffenden recurrenten

jemals die complicirten Stellungen gezeigt haben würden, die wir gewöhnlich bei den grossen endständigen Köpfen beobachten. Letztere zeigen, wie ich mich seitdem überzeugt habe, an kräftig entwickelten Individuen gewöhnlich schon in den jüngsten Stadien 34 und 55 ungefähr rechtwinklig gekreuzte Schrägzeilen (vgl. Fig. 3).

Reihe. So sehen wir z. B. bei *Magnolia Yulan* die dreigliedrigen alternirenden Quirle der Blumenhülle bei der Erzeugung der Staubgefässe übergehen in die gewöhnliche Spiralstellung; Achter- und Dreizehnerzeilen kreuzen sich ungefähr rechtwinklig.*) Die beträchtlich grössern Carpelle dagegen ordnen sich nach Dreier- und Fünferzeilen, welche wiederum annähernd senkrecht auf einander stehen. Eine Unterbrechung der Grundspirale oder eine störende Aenderung der Divergenzen findet hiebei nicht statt; dagegen kommt es vor, dass einzelne Carpelle zwischen die obersten Staubgefässe eingeschoben erscheinen. Auf einer mir vorliegenden, mit der Camera lucida entworfenen Skizze des Fruchtstandes stehen z. B. die Staubgefässnarben Nr. 1 bis 61 in constanten Abständen auf der Grundspirale; an der Stelle von 62 und 63 figuriren zwei Carpelle; 64 ist wieder ein Staubgefäss, und nun folgen die übrigen Carpelle in gewohnter Anordnung.

17. Da zur Herbeiführung eines abweichenden Stellungenverhältnisses oft schon geringfügige Störungen ausreichen, so ist die Zahl der Systeme, welche bei einer bestimmten Pflanze oder einer Pflanzenart möglich sind, in der Regel viel grösser, als man gewöhnlich annimmt. Manche der vorkommenden Abweichungen treten jedoch erst hervor, wenn der ganze Organcomplex genau aufgenommen und nicht bloss nach Abzählung der augenfälligen Schrägzeilen schematisch construiert wird. Wo ich bis jetzt solche Specialaufnahmen in nicht zu geringer Anzahl gemacht und etwa noch durch rasches Abzählen der Schrägzeilen an einigen weitem Exemplaren ergänzt habe, ergab

*) In Bezug auf die Stellung der Staubgefässe kommen übrigens erhebliche Abweichungen vor. Man findet z. B. auch 12 links-läufige und 11 rechtsläufige Schrägzeilen, oder 12 links-läufige und 8 rechtsläufige, etc.

sich in der Regel eine ungeahnte Mannigfaltigkeit. Jene unabänderliche Constanz, wodurch sich beispielsweise die Zapfen von *Pinus sylvestris* auszeichnen, scheint hienach zu den seltenen Vorkommnissen zu gehören. — Im Folgenden sind die wichtigeren Variationen, die ich bis dahin an *Dipsacus sylvestris* beobachtet habe, zusammengestellt.

Erster Fall. Gewöhnliche Doppelspirale (système bijugué), die grössern Hüllblätter in 6 und 10, die Blüten in 16 und 26 gegenläufigen Schrägzeilen. Häufigster Fall.

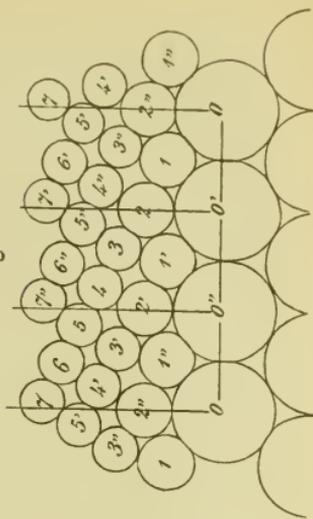
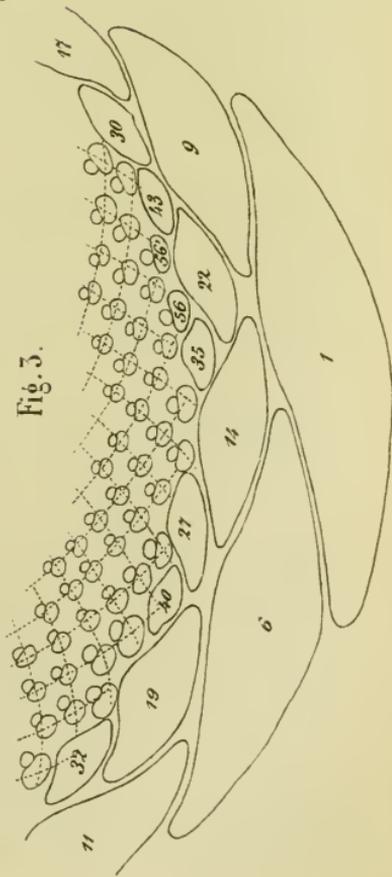
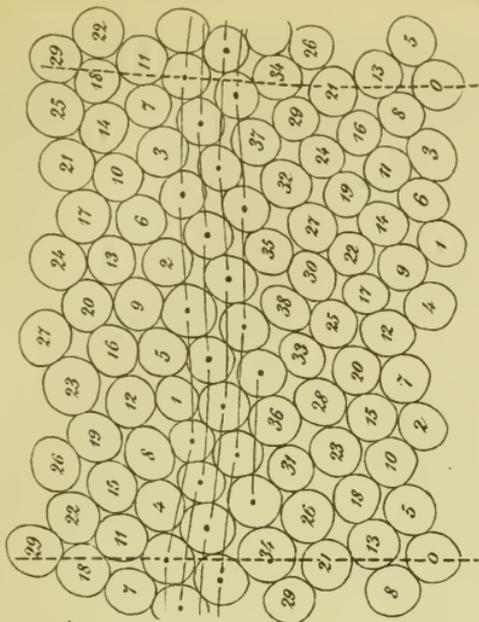
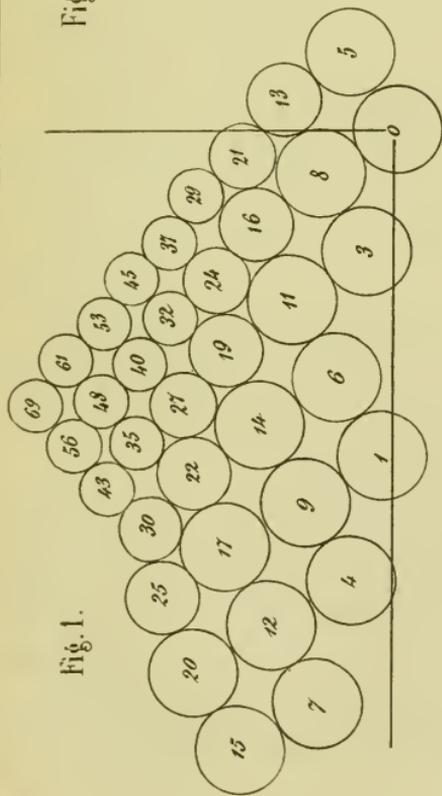
Zweiter Fall. Hüllblätter und Blüten in einfacher Spirale mit Divergenzen aus der Reihe $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$, $\frac{13}{34}$, $\frac{21}{55}$ etc.

Dritter Fall. Einfache rechtsläufige Normalspirale für die Hüllblätter; anschliessende Blüten in 12er, 21er und 33er Zeilen (die Dreizehnerzeile 12, 25 hört mit dieser letztern Nummer auf), folglich in dreigliedrigen, linkswendig gedrehten Wirteln. Zugehörige Divergenzenreihe: $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$. . .

Vierter Fall. Hüllblätter und Blüten in gedrehten dreizähligen Wirteln (système trijugué); die Blüten mit 39 und 24 Schrägzeilen; Divergenzenreihe die gewöhnliche ($\frac{8}{21}$, $\frac{13}{34}$, $\frac{21}{55}$. . .). Eine der 24er Zeilen hört etwas unterhalb der Mitte auf; andere bleiben im obern Drittel zurück. Die Scheitelblüthen stehen aber dessenungeachtet deutlich in dreizähligen Quirlen.

Fünfter Fall. Hüllblätter in dreizähligen gedrehten Quirlen. Blüten bis zur Mitte in 12, 19 und 31 regelmässigen Schrägzeilen, also in einfacher Spirale; Divergenzenreihe $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{7}$, $\frac{5}{12}$, $\frac{8}{19}$ etc. Der Uebergang findet statt, indem die 6 und 9 Zeilen der grossen Hüllblätter sich durch ungleichmässiges Kleinerwerden der Organe auf 7 und 12 vermehren (statt auf 9 und 15).

SCHWENGER, Größenabnahme seitl. Organe.



Sechster Fall. Hüllblätter in dreizähligen gedrehten Quirlen. Blüten in 29 und 19 regelmässigen Schrägzeilen. Uebergang unbekannt, die letztere Stellung vielleicht aus 29er und 18er Zeilen (Divergenzenreihe $\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{7}, \frac{3}{11} \dots$) oder auch aus 19er und 31er Zeilen (Divergenzenreihe $\frac{2}{5}, \frac{3}{7}, \frac{5}{12}, \frac{8}{19}, \frac{13}{31} \dots$) entstanden. Die Construction nach 29 und 19 Zeilen ergibt die Divergenz $\frac{8}{77}$ (Reihe $\frac{1}{9}, \frac{1}{10}, \frac{2}{19}, \frac{3}{29} \dots$).

Siebenter Fall. Hüllblätter in dreizähligen gedrehten Quirlen. Blüten bis zur Mitte in 18 und 29 Schrägzeilen, also in einfacher Spirale; Divergenzenreihe $\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{7} \dots$; wirkliche Divergenz c. $\frac{21}{76}$. Uebergangstellung unbekannt.

Achter Fall. Hüllblätter in normaler rechtsläufiger Doppelspirale. Blüten in regelmässigen 16er und 25er Zeilen, also in einfacher rechtsläufiger Spirale mit Divergenzen aus der Reihe $\frac{1}{2}, \frac{3}{7}, \frac{4}{9}, \frac{7}{16}, \frac{11}{23} \dots$, deren Grenzwert $= 158^{\circ} 8'$.

Neunter Fall. Hüllblätter in 5 und 7 Schrägzeilen; entsprechende Divergenzenreihe $\frac{2}{5}, \frac{3}{7}, \frac{5}{12} \dots$; Grenzwert $= 151^{\circ} 8'$. Basalregion der Blüten bis zur Mitte des Kopfes mit 16, 26 und 42 Zeilen, also mit normaler Doppelspirale.

Zehnter Fall. Hüllblätter in 6 und 10 Schrägzeilen, also in normaler Doppelspirale. Untere Blüten in undeutlichen, stellenweise ganz verwischten Reihen.

Elfter Fall. Zwei auffallend lange Hüllblätter bilden das erste Paar; dann folgen dreigliedrige Wirtel. Blüten in 20 und 33 gegenläufigen Schrägzeilen; letztere Stellung offenbar hervorgegangen aus dreizähligen Wirteln mit 21 und 33 Zeilen durch Zurückbleiben einer 21er Zeile (vgl. den 3. Fall).

Zwölfter Fall. Stellung der Hüllblätter nicht ganz sicher; am besten stimmt die Bezifferung nach 4zähligen,

rechtswendig gedrehten Quirlen. Basalregion der Blüten etwas unregelmässig, 19 linksläufige und c. 26 rechtsläufige Schrägzeilen. Mitte des Kopfes regelmässig: 18 linksläufige und 28 rechtsläufige Schrägzeilen, die Blüten folglich in einer Doppelspirale; zugehörige Divergenzenreihe $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{2}{9}$, $\frac{3}{14}$ ···

Aehnliche Verschiedenheiten, wenn auch bis dahin in geringerer Anzahl, habe ich auch an den Blütenköpfen von *Eryngium planum*, sowie bei verschiedenen anderen Pflanzen beobachtet.

18. Die mechanischen Principien, welche die Blattstellung beherrschen, finden selbstverständlich auf alle Neubildungen Anwendung, welche in analoger Weise, d. h. in gedrängter Stellung und nach einer bestimmten Richtung fortschreitend, zum Vorschein kommen. Die Producte einer inneren Differenzierung verhalten sich in dieser Hinsicht nicht anders, als die nach aussen vorspringenden Emergenzen. Darum ordnen sich zuweilen sogar die Gefässbündel des Stammes (z. B. bei *Bambusa*) in ebenso augenfällige Schrägzeilen, wie die seitlichen Organe, und die verschiedenartigen Punctirungen der Diatomeen, deren succedane Entwicklungsweise bekannt ist, wetteifern in Bezug auf Regelmässigkeit mit der schönsten Sonnenblume. Auch die Schuppen der Fische und der Reptilien,*) die Wabe-

*) Die Anordnung dieser Schuppen erinnert unwillkürlich an gewisse Blattstellungen. Längs- und Querreihen, gleich- oder ungleichgeneigte Schrägzeilen etc. kehren in analoger Weise wieder; ja einzelne Gattungen, wie z. B. *Osteoglossum*, gewähren ganz das Bild fischgewordener Coniferenzapfen. Unter diesen Umständen scheint mir die Annahme einer succedanen Entwicklung der Schuppen aus rein mechanischen Gründen nothwendig zu sein. Ob die tatsächliche Entwicklungsfolge damit übereinstimmt, ist mir nicht bekannt; nur bezüglich der Natter verdanke ich Herrn Prosector Dr. Cartier die bestätigende Notiz, dass hier die Schuppenbildung nach Rathke „zuerst am Halse und zuletzt am Schwanze“ stattfindet.

zellen der Bienen und anderer Hymenopteren, ja sogar die Eier, welche das Weibchen des Ringelspinners auf die Oberfläche dünner Zweige legt, und dergleichen Dinge mehr, — kurz alle Producte organischer Lebensthätigkeit, die sich in mehr oder minder regelmässige Contactlinien ordnen, deuten unverkennbar auf die im Vorhergehenden dargelegten mechanischen Beziehungen hin.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1.

Möglichst einfache Veranschaulichung der Stellungsänderungen, welche bei allmähigem Kleinerwerden der Organe stattfinden. Die grossen untern Kreise sind so gestellt, dass Fünfer- und Achterreihen sich rechtwinklig schneiden; der Kreisdurchmesser verhält sich also zum Cylinderumfang wie $1 : \sqrt{89}$. Dieses Verhältniss bleibt in unserer Figur constant bis zur Dreierzeile 5, 8, 11 . . . 20, deren Glieder noch sämmtlich den vorhergehenden gleich sind. In der nächstfolgenden Dreierzeile figuriren etwas kleinere Organe, in der zweitfolgenden abermals kleinere, und nun folgt eine dritte Abstufung, welche bis zur Spitze des dreieckigen Aufbaues reicht. Die Kreise dieser letzten Stufe verhalten sich zu den ursprünglichen ungefähr wie $\sqrt{89} : \sqrt{233}$, also wie 9,433 zu 15,264; jene haben einen Durchmesser von c. 6 Millimeter, diese von c. 9,7 Millimeter.

Man sieht nun, wie die Achterzeilen, z. B. 0, 8, 16 . . . 56 und 5, 13, 21 . . . 69, nach oben zu etwas weniger steil ausfallen, aber nach wie vor Contactlinien bleiben. Ebenso nähern sich auch die Fünferzeilen in sehr augenfälligem Grade der Horizontalen; zugleich hört aber auch der Contact zwischen den obern kleinen Kreisen, z. B. 24

und 29, 27 — 32 — 37 etc. vollständig auf. Die Achterzeilen erscheinen jetzt mit den Dreizehnern combinirt.

Diese Construction eignet sich namentlich zur Nachbildung mittelst Pappschachteln, Walzen u. dgl. Zu diesem Behufe ist es zweckdienlich, die Organe der untersten Dreierzeile auf einer schiefen oder senkrechten Ebene irgendwie zu befestigen und die folgenden in passender Abstufung in die Lücken zu legen. Wie bereits oben bemerkt, fällt ein solcher Aufbau, zumal bei grösserer Ausdehnung in die Breite, etwas schief aus, weil die Organe in Wirklichkeit nicht von Dreierzeile zu Dreierzeile, sondern gleichmässig von Querschnitt zu Querschnitt abnehmen.

Die Durchmesser der Pappschachteln, die ich in meinem Vortrage zur Demonstration der fraglichen Stellungsänderungen benutzte, hatten beispielsweise die nachbezeichneten Werthe: grösste Nummer = 53 mm., die beiden folgenden 44 mm. und 38 mm., letzte Nummer = 31 mm. Wollte man den Aufbau noch um eine Stufe weiter führen, bis nämlich 13er und 21er Zeilen sich annähernd rechtwinklig schneiden, so müsste die letzte Nummer noch c. 20 mm. Durchmesser haben.

Fig. 2.

Darstellung der Veränderungen, welche das Zurückbleiben einzelner Schrägzeilen (avortement des spires nach Bravais) veranlasst. Im untern Theil der Figur herrscht die gewöhnliche Spiralstellung mit hervortretenden 5er und 8er Zeilen; die Grundspirale ist rechtsläufig. Eine der Fünferzeilen — nach der gewählten Numerirung die Reihe 8, 13, 18 ··· 38 — wird sodann nicht mehr fortgesetzt; bleiben also Vierer und Achter, d. h. viergliedrige gedrehte Quirle (système quadrijugué). Der Anschluss erfolgt durch einen zweigliedrigen Quirl, der jedoch durch Hinzunahme der Organe 35 und 37 ebenfalls viergliedrig wird. Mit dem obersten Wirtel bleibt eine zweite Schrägzeile zurück,

diesmal eine 8er Reihe (links von 1 und unterhalb 8). Es bleiben also noch 4er und 7er, und hieraus ergeben sich als Divergenzen auf der sogenannten Grundspirale, welche nun aber linksläufig ist, die Werthe $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$, $\frac{5}{18}$ etc., welche bekanntlich nach dem Grenzwert von $99^{\circ} 34'$ convergiren.

Die Figur wurde absichtlich nicht geometrisch genau construirt, daher die mancherlei Unregelmässigkeiten bezüglich der Grösse und Gruppierung der Organe. Solche Unregelmässigkeiten kommen in der Natur ebenfalls vor; nur werden sie nachträglich durch den gegenseitigen Druck der Organe theilweise ausgeglichen.

Fig. 3.

Stück eines Querschnittes durch einen jungen endständigen Blütenkopf von *Helianthus annuus*, 45mal vergrössert. Contour und Numerirung nach Originalzeichnungen, welche mit der Camera lucida entworfen wurden und zum Theil die ganze peripherische Zone des Kopfes darstellen. Die Stellungsänderungen lassen sich hier allerdings nicht so leicht überblicken, wie bei kreisförmigem Querschnitt der Organe; doch sieht man deutlich, wie z. B. die Organe der Fünferlinie 1, 6, 11 nach innen zu mit beträchtlich schmalerem Randtheil über einander greifen (11 deckt in der Originalzeichnung kaum noch den äussersten Rand von 16) und dass bei andern Fünferlinien, z. B. 9, 14, 19, der Contact bereits vollständig aufgehoben ist. Dasselbe gilt von den Achterlinien. In Folge dieser Veränderungen kommt z. B. das Hüllblatt 27 in directe Berührung mit 6, d. h. die 21er Zeile wird Contactlinie, während bei constanter Grösse der Organe Nummer 19 den ganzen Raum zwischen 14 und 11 ausfüllen würde. Ebenso ist durch das Auseinanderweichen von 9 und 14 der Contact zwischen 1 und 22 nahezu hergestellt. Die

Stellungsänderung erfolgt hienach in allen wesentlichen Punkten nach derselben Regel, wie in Fig. 1; nur sind die Uebergänge sehr nahe zusammengedrängt, so dass in der Blütenregion gleich Anfangs die 34er und 55er Zeilen als Contactlinien fungiren.

In der Figur sind bloss die Scheitel der Blütenanlagen nebst den zugehörigen Deckblättern gezeichnet, aus dem einfachen Grunde, weil die betreffenden Contouren am Präparat die deutlichsten sind. In Wirklichkeit findet natürlich zwischen benachbarten Anlagen unmittelbare Berührung statt. Die Numerirung ist auf die Hüllblätter beschränkt, weil sie weiter nach innen zu willkürlich würde. Es findet nämlich hie und da „Dédoublement“ statt, indem die Lücke zwischen zwei Organen der vorhergehenden Reihe, z. B. zwischen 35 und 43 in unserer Figur, durch zwei neue Anlagen (56 und 56') ausgefüllt wird, welche sich seitlich nicht einmal berühren und deren sichtbares Hervortreten in die gleiche Zeit fällt.

Fig. 4.

Construction des Ueberganges dreizähliger ungedrehter Quirle in gleichzählige gedrehte (système trijugué nach Bravais). Die Construction bleibt in der Hauptsache dieselbe, wenn die Zahl der Quirlelemente beliebig vermehrt, d. h. wenn zu den 3 gezeichneten Colonnen eine 4te, 5te u. s. w. hinzugefügt wird. Jede einzelne der 3 Colonnen stellt, für sich allein betrachtet, den Uebergang von der alternirend-zweizeiligen Stellung in die spiralgige dar. Die resultirende Divergenz auf dieser einfachen Spirale ist in der Figur ungefähr $\frac{2}{5}$; durch weitere Verkleinerung der Organe würde sie in der bekannten Reihe entsprechend weiter vorrücken.

Das Verhältniss der Durchmesser berechnet sich für den hier dargestellten Fall folgendermaassen. Unten haben

die Organe, wie aus der Figur zu ersehen, die Breite einer Colonne, die wir der Einheit gleich setzen. Oben kreuzen sich die Grundspirale und die Zweierzeile ungefähr rechtwinklig. Der Durchmesser der Organe verhält sich also zur Colonnenbreite wie $1 : \sqrt{1^2 + 2^2} = 1 : 2,236$. In diesem Verhältniss stehen denn auch die kleinen Kreise zu den grossen; diese haben 11, jene c. 5 mm. Durchmesser.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [6_1878](#)

Autor(en)/Author(s): Schwendener Simon

Artikel/Article: [Botanik. Ueber die Stellungsänderungen seitlicher Organe in Folge der allmäligen Abnahme ihrer Querschnittgrösse 295-319](#)