

Beiträge zur Blattstellungslehre.

I. DIE THEORIE.

Von

J. C. SCHOUTE.

EINLEITUNG.

Anerkanntermassen nimmt die Lehre von den Blattstellungen in der Botanik eine ganz besondere Stellung ein. Das Interesse der Botaniker für sie ist sehr verschieden; nur bei wenigen ist es gross, bei vielen ist es sehr gering, oder es fehlt ganz. Dieses rührt zum Teil vielleicht daher, dass die Literatur über die Blattstellungslehre durch ihren Umfang und jedenfalls auch durch die darin enthaltenen mathematischen Betrachtungen vielen Botanikern wenig zusagt; vor allem wird aber wohl die Natur der Fragen selbst an der verschiedenen Stellungnahme schuld sein.

Es kann aber nicht geleugnet werden, dass die Probleme der Blattstellungslehre für die ganze Botanik sehr wichtig sind; diese Lehre bildet den Kernpunkt der ganzen Morphologie und ist dadurch auch für die Systematik von der höchsten Bedeutung.

In der Absicht, später das Blattstellungsproblem einmal angreifen zu können, hatte ich schon seit mehreren Jahren die wichtigsten Bücher und Abhandlungen über dieses Thema durchstudiert und das überaus reiche Tatsachenmaterial, das darin schon beschrieben war, zu bewältigen

gesucht, als ich im vergangenen Jahre bei der Bearbeitung von verästelten Baumfarnen die Möglichkeit einer neuen Theorie erkannte, welche mehr als irgend eine der vorigen im stande wäre, die so merkwürdigen Probleme ihrer Lösung nahe zu bringen. Bei der Ausarbeitung dieser Theorie hat sich dann ergeben, dass mehrere der bekannten Tatsachenkomplexe sich in ungeahnt einfacher Weise aus den aufgestellten Hypothesen erklären liessen.

Die völlige Durchführung der Theorie würde natürlich viele neue Spezialuntersuchungen erfordern, deren Ausarbeitung viele Jahre dauern würde. Ich habe es deshalb vorgezogen, meine Theorie schon in ihrer jetzigen unvollendeten Gestalt zu publizieren, und ich glaube, dass das grosse Tatsachenmaterial aus der Literatur, das derselben zu Grunde liegt, ihr hinreichende Stütze bietet und die Veröffentlichung vollauf begründet. Hoffentlich werde ich dann später Gelegenheit finden, die spezielle Bearbeitung mehrerer Pflanzen oder Pflanzengruppen mit Rücksicht auf meine Theorie in diesen Beiträgen folgen zu lassen.

I. K A P I T E L.

Die wichtigsten Tatsachen und die bestehenden Theorien.

Eine umfassende Zusammenstellung des aus der Literatur bekannten werde ich hier aus mehreren Gründen nicht geben; ich werde mich darauf beschränken, die wichtigsten der Erklärung bedürftigen Tatsachen zu erwähnen und zu untersuchen, welche Tatsachen schon durch die vorhandenen Theorien als hinreichend erklärt zu betrachten sind.

Die wichtigsten Tatsachen, welche das Gebiet der Blattstellungen darbietet, möchte ich in folgender Weise kurz zusammenfassen.

1°. Die Blattorgane der Pflanzen stehen nur selten ganz unregelmässig eingepflanzt. Fast immer kann man aus der Stellung einiger Organe diejenige der nächstfolgenden mehr oder weniger genau vorhersagen, da die Organe in gleichen Abständen auf gewissen Schrauben- oder Spirallinien angeordnet stehen. In den allermeisten Fällen beobachtet man zwei einander kreuzende „am meisten augenfällige“ Systeme solcher „Parastichen“.

2°. Jedes Parastichensystem besteht aus einer ganz bestimmten Zahl paralleler Kurven; die merkwürdigste Tatsache der ganzen Blattstellungslehre ist nun vielleicht, dass die Zahl dieser Kurven, die sog. Koordinationszahl der Parastichen, durchweg zu der Reihe 1, 2, 3, 5, 8, 13 u. s. w. gehört. Diese Reihe nennt man in der Botanik die „Hauptreihe“.

3°. Beziffert man die Organe nach der Reihe ihres Entstehens, so ist die Divergenz, d. h. die horizontale Entfernung zweier aufeinander folgender Glieder, in Bruchtheilen des Umkreises ausgedrückt, ein Bruch, dessen Zähler und Nenner sehr oft zu der Hauptreihe gehören. Diese Tatsache ist gar nicht durch diejenige sub 2° bedingt; schon Braun beschreibt Tannenzapfen mit Divergenzen von $\frac{18}{47}$, $\frac{11}{29}$ oder $\frac{7}{18}$, obwohl die augenfalligen Parastichen die Fünfer- und Achter- oder die Dreier- und Fünfer-Zeilen sind. ¹⁾

4°. Viele Pflanzen haben eine bestimmte zu den Blättern in Beziehung stehende Stengelzeichnung durch Rippen, herablaufende Linien oder Flügel; die Zahl dieser Linien steht mit dem Stellungsverhältnis der Blätter in Zusammenhang.

5°. Die Zahl der Organe in Blüten oder Blütenständen ist für jede besondere Kategorie (Staubfäden, Involukralblätter oder dergleichen) sehr oft eine der Zahlen der Hauptreihe.

Alle diese Tatsachen sind nun schon längst bekannt; mit Ausnahme der Stengelzeichnung sind sie schon 1831 von Braun eingehend beschrieben worden, auch die merkwürdigen Zahlen der Involukralblätter der Kompositenköpfchen. ²⁾ Trotzdem können wir heute nach mehr als 80 Jahren noch nicht sagen, dass wir verstehen, weshalb diese Tatsachen so sind; die zahlreichen Erklärungsversuche sind alle noch in mancher Hinsicht ungenügend,

1) In: Alexander Braun, Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung überhaupt. Nova Acta A. C. L. C. Nat. Cur. T. 15, 1, 1831, S. 195, auf S. 299.

2) l. c. 286.

und auch keine wird allgemein von den Botanikern angenommen.

Ich werde hier nun, wie gesagt, aus diesen zahlreichen Erklärungsversuchen nur dasjenige hervorheben, das meiner subjektiven Meinung nach als ein wirklicher Fortschritt in der Erklärung dieser Tatsachen betrachtet werden muss; von Vollständigkeit ist in folgender Aufzählung also nicht die Rede.

In erster Linie ist dann die Ansicht Hofmeisters zu beachten, ¹⁾ dass die Stelle, an welcher ein neues Blatt entstehen wird, bedingt wird durch die Stellung von zwei oder drei älteren Blättern, welche an das neuentstehende Blatt nach unten angrenzen. ²⁾ Wenn nun auch bei Hofmeister diese Erkenntnis mit vielen anderen Spekulationen verknüpft wird, welche sich später als unrichtig herausgestellt haben, so ist doch „Hofmeisters Gesetz“, wie es bisweilen genannt worden ist, der Eckstein aller weiteren Betrachtungen geblieben, und ich sehe es als den wichtigsten Fortschritt in der ganzen Blattstellungslehre an. Die Blätter bilden sich also in den grössten

1) Wilh. Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

2) l. c. 483. Merkwürdigerweise hat Hanstein schon zehn Jahre früher denselben Gedanken ausgesprochen (in: Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes, Pringsh. Jahrb. I, 1858, S. 233). Er schrieb S. 272: „Dagegen macht die Blattentstehungsfolge in den Vegetationspunkten aller beobachteten Pflanzen stets den Eindruck, als ob die gesammte Masse des Gipfelcambiums das Gesetz vollkommenster Raumbenutzung befolge. Stets erscheint der jüngste Blatthügel da, wo zwischen den vorhergehenden und dem Mittelpunkt der meiste Raum geblieben ist.“ Dasjenige was bei Hanstein nur eine blosser Bemerkung war, hat Hofmeister aber als Ausgangspunkt einer ganzen Blattstellungstheorie gewählt, sodass die Bezeichnung als Hofmeistersches Gesetz dennoch wohl berechtigt ist.

„Lücken“ zwischen den gerade vorhandenen jüngsten Blättern, und es bedarf keiner weiteren Überlegung, um einzusehen, dass, wenn einmal ein regelmässiges System von Blättern auf einem Stengel vorhanden ist, es sich infolge der sich immer wiederholenden Bildung neuer Organe in den grössten Lücken ungeändert regelmässig weiterbilden kann; die erste Tatsache, das Regelmass des Systems, kann also in dieser Weise erklärt werden.

Im Jahre 1878 erschien die bekannte „Mechanische Theorie der Blattstellungen“ Schwendeners,¹⁾ welche zu einer scharfen Kritik Veranlassung gab. Namentlich die darin angenommene Vorstellung der Verschiebungen der bereits angelegten Organe,²⁾ weiter aber auch ganz allgemein die Annahme, dass Druckwirkungen bei der Entstehung der Organe ortsbestimmend einwirken,³⁾ sind der Kritik gegenüber unbegründet erscheinen.

Dennoch enthält auch die Theorie Schwendeners wichtige Teile, welche für die Erklärung der Tatsachen nützlich sein können. In dem zweiten Abschnitt „Anlegung neuer Organe im Anschluss an vorhandene“ untersucht

1) S. Schwendener. Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig, 1878.

2) Vgl. z. B. K. Schumann. Morphologische Studien. Heft II. Leipzig 1899. L. Jost. Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Botan. Zg. Bd. 57, 1899, S. 193. S. Schwendener. Die Schumann'schen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellungen, Sitzber. Berlin, 1899, S. 895. L. Jost. Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck, Zweite Abh. Bot. Zg. 60, 1902, S. 21. S. Schwendener. Die neuesten Einwände Jost's gegen meine Blattstellungstheorie. Berichte d. d. Bot. Ges. 1902, Bd. 20, S. 249.

3) Vgl. z. B. Hans Winkler. Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I und II, Pringsheims Jahrb. 1901 und 1903, Bd. 36 und 38. B. Leisering. Winkler's Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen. Ibid. 1902. Bd. 37, S. 421.

Schwendener den Einfluss, den eine Vergrösserung oder Verkleinerung der jungen Anlagen auf das entstehende System haben muss. Er kommt dabei zu dem wichtigen Ergebnis, dass, wenn die (kreisrund und untereinander gleich gross gedachten) Organe eines Stengels allmählich an Grösse abnehmen, immer höhere Parastichen auftreten müssen, welche derselben rekurrenten Reihe angehören wie die zuerst vorhandenen Parastichenscharen. Haben wir den Fall, dass die m - und n -zähligen Parastichen Kontaktparastichen sind (d. h. dass dessen Organe einander berühren), so wird der Winkel, unter denen die beiden Parastichenscharen einander schneiden, immer stumpfer, bis 120° erreicht ist; alsdann tritt Kontakt in den $(m + n)$ -zähligen Parastichen auf, und löst er sich in den niedrigsten Parastichen, also z. B. in den m -zähligen. Es besteht alsdann der anfangs spitzwinklige Kontakt $n + (m + n)$, der in derselben Weise sich in $(m + n) + (m + 2n)$ verändern kann.

Hatte Hofmeister uns die Möglichkeit der Fortsetzung vorhandener regelmässiger Systeme einzusehen gelehrt, so wird diese wichtige Erkenntnis Schwendeners den Ausgangspunkt für das Verständnis bilden, wie aus „einfacheren“ die „höheren“ Systeme aufgebaut werden können. Ich werde unten im V. Kapitel diese Übergänge ausführlich behandeln; wir werden dabei zwar sehen, dass die Schwendenerschen Untersuchungen zur Erklärung der Übergangserscheinungen noch nicht genügen und dass sie nur die Richtung angeben, in der die Lösung des Problems zu suchen ist, dadurch schon bleiben sie sehr wichtig für die Blattstellungslehre.

Schliesslich enthält die Theorie Schwendeners noch viele Beobachtungen über die Stellungsverhältnisse der ersten Blätter der Achselknospen; die Ergebnisse stützen sich aber zu sehr auf die hypothetischen „Druckwirkun-

gen", um einstweilen als unbedingt richtig angenommen werden zu können.

Die nächstfolgende grosse Blattstellungstheorie, diejenige Delpinos ¹⁾ können wir hier übergehen, da diese Theorie eigentlich zu den Blattstellungen fast gar nicht in Beziehung steht und jedenfalls letztere nicht erklärt. Wichtig ist nur das Studium der teilweise oder ganz verdoppelten Blätter, dem ein grosser Abschnitt seines Buches gewidmet ist. ²⁾ Delpino beschreibt das Vorkommen dieser Erscheinung bei vielen Pflanzen und bemerkt, dass bei regelmässigen Stellungen keine Verdoppelungen stattfinden, bei unregelmässigen dagegen viele; diese Tatsache werden wir im weiteren noch zur Erklärung der Blattstellungen benutzen können.

In neuerer Zeit sind schliesslich noch zwei grössere Blattstellungstheorien erschienen, diejenige von Church ³⁾ und die von van Iterson ⁴⁾. Ich werde auf den Inhalt dieser Werke, zumal des letzteren, noch mehrfach zurückkommen, will hier aber nur bemerken, dass die Theorie Church' meiner Meinung nach, obwohl sie durch die vielen schönen Beobachtungstatsachen als ein wertvoller Beitrag zur Blattstellungslehre betrachtet werden muss, keinen Fortschritt in der theoretischen Erklärung der Verhältnisse bietet. Das Buch van Itersons dagegen bringt uns wenigstens in einer Hinsicht ohne Zweifel

1) F. Delpino. Teoria generale della Fillotassi. Atti d. r. Univ. di Genova Vol. IV, Parte II 1883.

2) l. c. S. 197—233.

3) A. H. Church, On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws. London 1904; ein knappes Autorreferat in: The principles of Phyllotaxis, Annals of Bot. Vol. 18 1904. S. 227.

4) G. van Iterson Jun. Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen, Jena 1907.

einen bedeutenden Schritt weiter, insoweit es die völlige Erklärung der Stengelzeichnung vieler Pflanzen enthält.

Van Iterson weist daraufhin, wie bei vielen Pflanzen aus dem anfänglich gebildeten Blattkissen das spätere Blatt nur aus den oberen Teilen hervorsprosst. Die unteren Teile des Blattkissens bleiben, wie sie anfangs gebildet worden sind, niedrig; nur werden sie durch das Längenwachstum stark gedehnt. Dabei werden die Ränder des Kissens oft als Linien auf dem Stengel sichtbar bleiben. Eine einfache Betrachtung seiner Figuren 57—68 wird es klar machen, dass die Zahl der Linien auf dem Stengelquerschnitt dabei lediglich durch die Zahl der Kontaktparastichen bedingt wird, und zwar so, dass die Zahl der Linien eine Zahl derselben rekurrenten Reihe ist, zu der die Parastichenzahlen gehören. Nur in einem Punkt kann ich seiner Auffassung über die Erklärung der Stengelzeichnung nicht beipflichten, insofern er nämlich annimmt, dass die Blattbasen sich in späteren Stadien verschmälern oder verbreitern können; ich komme darauf im folgenden Kapitel noch zurück.

Neben dieser Erklärung der Stengelzeichnung enthält das Buch noch mehrere Erklärungsversuche anderer Blattstellungserscheinungen; aus dem folgenden wird wohl hervorgehen, weshalb ich diese nicht als zutreffend betrachten kann. Dennoch ist mir die klare Behandlung vieler mathematischen Fragen bei der Ausarbeitung meiner eigenen Theorie mehrfach von Nutzen gewesen. Man könnte sagen: van Iterson hat neben dem positiven Beitrag der Erklärung der Stengelzeichnung für die Blattstellungslehre auch den negativen Beitrag geliefert, dass er für den Botaniker mit normaler (d. h. geringer) mathematischer Ausbildung manche Hindernisse mathematischer Art beseitigt hat:

Neben diesen grösseren Blattstellungstheorien sind in

der Literatur noch recht viele kleinere Abhandlungen zur Blattstellungslehre erschienen, von denen wir die meisten hier nicht zu besprechen brauchen, da sie, obwohl manchmal sehr interessant, keine theoretischen Fortschritte enthalten. Nur eine muss hier jedoch erwähnt werden, eine der schönen Arbeiten Weisses, und zwar die über die Zahl der Randblüten der Kompositen.¹⁾ In dieser Arbeit wird nämlich ein Versuch gemacht, die Beziehung der Zahl der Zungenblüten mehrerer Kompositen zu den Blattstellungsverhältnissen klar zu legen. Weisse kommt dabei zu dem sehr interessanten Ergebnis, dass die „Maxima der Strahlenkurven“ (d. h. diejenigen Zahlen der Zungenblüten, welche am häufigsten bei einer bestimmten Art auftreten) den niedrigsten oder den höchsten Parastichenzahlen der auf die Zungenblüten folgenden Röhrenblüten gleich sind; wenn wir eine Inflorescenz haben, deren Zungenblütenzahl gerade einer solchen Parastichenzahl gleich ist, so stehen die Zungenblüten ringsum am regelmässigsten verteilt, je eine am Anfang einer Parastiche; ist die Zahl der Zungenblüten etwas grösser, so finden wir einige Parastichen, welche zwei Zungenblüten führen. Bemerkenswert ist noch, dass, wenn die Zahl der Zungenblüten etwa die Mitte zwischen zwei Zahlen der rekurrenten Reihe hält, der Kontakt der Röhrenblüten öfters ein dreizähliger war.

Weshalb nun die Zungenblüten gerade so verteilt sind, erklärt Weisse uns nicht; man wird aber gewiss zugeben, dass seine Untersuchungen das Geheimnisvolle der Organzahlen bedeutend verkleinert haben und dass bei einer etwaigen Erklärung die von Weisse beobachteten

1) Arthur Weisse. Die Zahl der Randblüthen an Compositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, S. 453.

Verhältnisse gewiss eine wichtige Rolle spielen werden.

Rekapitulierend haben wir von unseren zu erklärenden fünf Tatsachen aus der Literatur folgendes erklärt gefunden:

- 1°. Die Existenz regelmässiger Systeme wird durch Hofmeisters Gesetz grossenteils verständlich.
- 2°. Die Herrschaft der Hauptreihe in den Parastichenzahlen ist noch unerklärt; die Richtung, in der die Lösung zu suchen ist, ist aber von Schwendener angegeben worden.
- 3°. Die Herrschaft der Hauptreihe in den Divergenzen ist noch unerklärt.
- 4°. Die Stengelzeichnung ist von van Iterson als Folge der Blattstellungsverhältnisse erklärt worden.
- 5°. Die Zahl der Organe in den besonderen Organ-kategorien ist noch nicht erklärt; die Beobachtungen Weisses enthalten aber schon wichtige Andeutungen für die Erklärung.

II. K A P I T E L.

Die Grundlagen.

Wie sonst überall, so gilt auch in der Blattstellungslehre der Satz, dass man nicht zuviel zu erklären versuchen soll. Wenn es gelingt, die Ursachen, welche die Stellung der Blätter bedingen, zu verstehen, so ist das an sich schon wichtig genug; wenn man noch dazu versucht, die Form der entstehenden Blätter zu erklären, so schießt man leicht über das Ziel hinaus. Dennoch liegen solche Versuche in der Literatur vor: Church meint, die Form der Lamina der anisophyllen Blätter durch Konstruktion von logarithmischen Spiralen erklären zu können, ¹⁾ und van Iterson leitet die in Querschnitten von Knospen zu beobachtende Form der Blätter daraus ab, dass die Blattteile aus der kreisförmigen Insertionsfläche auf dem Vegetationskegel etwa senkrecht emporwachsen. ²⁾ Wenn man einen Kreis auf einer Kegelfläche auf die senkrecht zur Kegelachse gestellte Ebene projiziert, so erhält man eine von van Iterson beschriebene Kurve, die Folioide, ³⁾ welche wirklich den Querschnittsfiguren der Blätter ähnlich ist.

Alle diese Erklärungsversuche sind meines Erachtens zur Zeit ebenso aussichtslos wie etwaige „mechanische“ Erklärungen der Form des menschlichen Ohres. Niemand wird es bezweifeln, dass die Form unseres äusseren Ohres durch mechanische Wirkungen veranlasst wird, dennoch werden die Entwicklungsmechaniker diese Aufgabe einst-

1) Church. l. c. S. 278—281.

2) van Iterson. l. c. S. 201.

3) van Iterson. l. c. S. 161—172.

wirklich vorkommt, hatte Jost die Blattpolster der Triebe von *Pinus Pinsapo* untersucht. Schwendener bemerkt dazu: „Das war nun aber.... eine recht unglückliche Wahl. Denn die sogenannten Blattpolster oder Blattkissen laufen nach eingetretener Streckung am Stamme herunter und sind in ihrer ganzen Länge mit demselben verwachsen.... Von den Contactverhältnissen solcher Polster ist in meiner Theorie nicht die Rede, ich wüsste auch nicht, was ich damit beginnen könnte. Ich habe nur mit Contacts zu thun, die sich auf frei vorstehende seitliche Organe beziehen“. ¹⁾ Ohne weitere Annahmen zu machen, würde damit natürlich die ganze Theorie für die Erklärung der Blattstellungen wertlos, denn die Stellung der Insertionen bietet ganz ähnliche Verhältnisse dar wie die der freien Enden, und muss ebensogut erklärt werden wie diese. Schwendener rettet sich aber damit aus der schwierigen Lage, dass er annimmt, dass die Blatinserktionen ebenso wie die freien Enden Lageveränderungen anheimfallen, indem die Stammesteile zwischen zwei Blättern, welche der Theorie nach in Kontakt treten müssen, sich in Blattgewebe umwandeln, ebenso wie, wenn ein Kontakt eingeht, die Blattteile sich wieder in Stammoberfläche verwandeln.²⁾ Wenn nun Schwendener darauf noch folgen lässt: „Ich sollte meinen, derartige Wachsthumsprozesse müssten jedem Mikroskopiker, der mit Entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen einigermaßen vertraut ist, begreiflich erscheinen,“ so kann ich doch nicht anders, als alle diese Anschauungen für grundfalsch zu erklären.

Die Insertion eines Blattes ist, nachdem sie einmal entstanden ist, eine dem Stengel in unabänderlicher Weise aufgelagerte Grösse. Nur in den allerjüngsten

1) l. c. S. 252.

2) l. c. S. 263.

weilen noch wohl nicht lösen können. Genau so ist es mit der Form der Blätter; die mechanischen Ursachen sind zweifellos da, sie liegen uns aber noch gänzlich verschlossen. Nur eines in dem ganzen reizt durch seine einfachen klaren Verhältnisse immer wieder zu Erklärungsversuchen: die Stellung der Mittelpunkte der Blattinsertionen. Dieses allein und nichts weiteres sei also hier unsere Aufgabe.

Nicht nur die Form und das Wachstum, auch die Lageveränderungen oder Lageverhältnisse der freien Teile der Blätter sind also für unser Studium nie mehr als Hilfsmittel, meistens sogar ganz bedeutungslos; nur die Insertion der Blätter dürfen wir als massgebend berücksichtigen. Solche Pflanzenteile, an denen die Insertionen der Blätter nicht oder nur schwer zu beobachten sind, wie z. B. Tannenzapfen, sind daher für uns weniger geeignete Studienobjekte; um sie dennoch in richtiger Weise zu untersuchen, muss man die Insertionen freilegen. Man wird diese Auffassung vielleicht für übertrieben erklären, wir werden aber im weiteren sehen, dass uns nur die Lageverhältnisse der Insertionen wichtige Elemente zur Erkennung der Verhältnisse darbieten: die Lageverhältnisse der freien Enden der Blattorgane sind im allgemeinen andere als die der Insertionen.

Die Übertragung der Eigenschaften der frei hervorstehenden Teile der Organe auf die Insertionen ist für Schwendener das verhängnisvolle Element gewesen, das seine Theorie zur Unfruchtbarkeit führte. Am deutlichsten gehen die Schwendenerschen Auffassungen vielleicht hervor aus seinen Äusserungen in einer Polemik gegen Jost.¹⁾ Für die Feststellung, ob Kontaktwechsel

1) S. Schwendener. Die neuesten Einwände Jost's gegen meine Blattstellungstheorie. Ber. d. d. Bot. Ges. 1902. Bd. 20. S. 248.

Stadien breitet sie von einem Mittelpunkt sich aus über die Stammoberfläche; nachdem die definitive Grösse alsbald erreicht ist, ist von Ausdehnung oder Einschränkung nicht mehr die Rede. Das Wachstum des Stengels ändert nur ihre absolute Grösse, aber genau in dem gleichen Massstabe wie die sonstigen Teile der Stengeloberfläche. Die vertikalen Zellreihen in Epidermis und Rinde würden sonst deutliche Distorsionserscheinungen bemerken lassen; eine solche Erscheinung infolge der Blattbildung ist aber, soweit mir bekannt, noch nicht beobachtet worden.

Ich habe dieses hier etwas ausführlicher dargelegt, weil es meines Erachtens eine wichtige Tatsache ist, die oft verkannt wird, dass die Blatininsertion sehr bald ihre definitive Form erhält und nachher nur in derselben Weise wie die umringende Stengeloberfläche abgeändert wird. Wir finden z. B. auch in den Betrachtungen van Itersons über Stengelzeichnung dasselbe irrige Element; wenn er bei *Sarothamnus vulgaris* und anderen Pflanzen findet, dass bei einem Kontakt $2 + 3$ der jungen Anlagen (d. h. zwei- und dreizähligen Kontaktparastichen) dennoch nicht immer 5, sondern bisweilen auch 8 Stengelrippen auftreten, so schreibt er das einer relativen Verschmälerung der Blattbasen zu. Eine solche wird hier aber ebensowenig wie sonst existieren; die Erklärung muss einfach darin liegen, dass der Kontakt der Blatininsertionen bald nach $2 + 3$, bald nach $2 + 3 + 5$, bald nach $3 + 5$ stattfindet; die von van Iterson allein beobachteten Querschnitte von Knospen, welche ihn zur Annahme des Kontaktes $2 + 3$ führten, sind aber zur Erkennung der Kontaktverhältnisse der Blatininsertionen ungeeignet, sodass diese Annahme nicht zwingend ist.

Wenn die hier gegebene Ansicht richtig ist, so folgt daraus, dass die Beobachtungen an ausgewachsenen Stengeln viele Vorzüge vor solchen an Vegetationskegeln

haben. Denn in solchen Fällen, wo das ursprünglich gebildete Blattkissen später noch zu erkennen ist — und solche Fälle sind gar nicht selten — ist an dem erwachsenen Stängel fast noch alles zu erkennen, was der Vegetationskegel uns hatte lehren können, aber mit viel grösserer Sicherheit und Leichtigkeit und in grösserer Vollständigkeit; statt einiger weniger Blätter ist hier ein ganzes System in seinem Zusammenhang zu beobachten. Das starke Längenwachstum kann dabei nicht störend eingreifen, indem man dessen Einfluss im Gedanken leicht aufheben kann; nur wenn Torsion eintritt, muss man damit rechnen.

Die Beobachtungen an einzelnen Knospenquerschnitten sind aber nur selten zuverlässig. Hat man wirklich Veranlassung, die Verhältnisse am Vegetationskegel zu studieren, so wird man wenigstens zu lückenlosen Schnittserien oder eher noch zu Beobachtungen mit dem Präpariermikroskop greifen müssen. Sehr viele Beobachtungen der Autoren sind daher ganz oder nahezu wertlos, weil sie nur an einzelnen Querschnittsbildern aufgestellt worden sind, wo natürlich die Lageverhältnisse der verschiedenen alten Blätter nicht denjenigen der Insertionen, sondern denjenigen der verschiedenen Höhen der freien Teile entsprechen.

Wir müssen also ausschliesslich die Blatininsertionen berücksichtigen und sind dabei schon im I. Kapitel zu der Erkenntnis gelangt, dass das Hofmeistersche Gesetz den Ausgangspunkt der Betrachtungen bilden muss. Jede Blatininsertion wird also in ihrer Lage bestimmt von zwei oder drei anderen, schon vorhandenen Insertionen. Wenn wir es nun versuchen, die Weise, in der diese Verkettung vor sich geht, zu verstehen, so müssen wir auf alle mystischen Spekulationen verzichten und nicht

etwa von einem „Fibonacci sense“ ¹⁾ oder von „a certain power of numerical choice“ des lebendigen Protoplasmas des Vegetationspunktes ²⁾ reden. Statt solcher Aussprüche sollte man besser offen bekennen, die Erklärung des betreffenden Falles nicht geben zu können.

Wenn wir nun alle derartigen „Erklärungen“ beiseite lassen, so gestaltet sich die Frage wie folgt: „In welcher Weise ist es möglich, dass zwei oder drei vorhandene Insertionen eine neue hervorrufen?“

Die von Hofmeister gegebene Erklärung war folgende. ³⁾ Durch die Hervorwölbung der jüngsten Blätter ist in den freien Aussenwänden der Epidermiszellen, welche in Festigkeit die Zellwände des Innern bedeutend übertreffen, ringsumher eine Zugspannung aufgetreten. Wenn nun ein neues Blatt auftreten will, so kann es in nächster Nähe eines vorhandenen Blattes den Widerstand dieser Aussenwände nicht überwinden; die neuen Blätter werden also an denjenigen Stellen auftreten, welche am weitesten von den schon vorhandenen Blattanlagen liegen, d. h. in den grössten Lücken. Die zeitweilige Ausdehnung der jüngsten Anlagen hat also auf den Ort des neuen Blattes grossen Einfluss; die nachher stattfindende Weiterentwicklung des Blattgrundes der weiter vorgeschrittenen Blätter ist dagegen für die Ortsbestimmung bedeutungslos.

Diese glänzende Konzeption des genialen Forschers ist merkwürdigerweise ziemlich unbeachtet geblieben. So viel mir bekannt ist, ist sie in der Literatur nirgends richtig erwähnt, geschweige denn widerlegt worden. Dies ist um so merkwürdiger, als es nicht schwer sein würde, aus der genannten Hypothese sehr viele Blattstellungserscheinun-

1) Church l. c. S. 128.

2) Ibid. S. 235.

3) Hofmeister. l. c. S. 508.

gen regelrecht zu deduzieren; dass ich diesen Gedanken nicht zur Grundlage weiterer Betrachtungen mache, liegt daran, dass ich glaube, dass aus einigen tatsächlichen Erscheinungen ihre Unrichtigkeit hervorgeht.

Nach Hofmeister treten die Achselknospen immer eher als die Tragblätter als runde Höcker auf dem Vegetationskegel hervor.¹⁾ Und obwohl nun dieser Satz gewiss nicht immer zutrifft und in den vegetativen Regionen der Pflanze meistens nicht gültig ist, so ist doch in den Infloreszenzen die Achselknospe öfters vor dem Tragblatt erkennbar. Es ist nun gar nicht zu verstehen wie ein Blatt, dessen Knospe später auftritt als das Blatt selbst, denselben Einfluss ausüben würde wie ein Blatt, das zugleich mit seiner Knospe oder sogar später auftritt. Oder um von der zeitlichen Aufeinanderfolge ganz abzusehen, es würde ganz unverständlich sein, wie ein Blatt ohne Achselprodukt (man denke z. B. an die Involukralblätter der Kompositen) einen gleichen Einfluss ausüben würde wie ein Blatt mit Achselknospe (Spreuschuppe mit Blume), oder sogar wie eine Knospe ohne Tragblatt (Blume ohne Spreuschuppe). Die zwei Höcker von Blatt und Knospe sollten jedes für sich eine Zugspannung ringsumher entstehen lassen; die Beobachtungen zwingen uns aber, Blatt und Knospe für die Blattstellungsverhältnisse als ein zusammengehöriges Ganze aufzufassen. Wichtiger noch ist die allgemein bekannte Tatsache, dass auch abortierte Blätter ohne Achselknospe ganz in derselben Weise ortsbestimmend auf die höher gestellten Blätter wirken wie nicht-abortierte Blätter; die Stellung eines Blütenkelches erleidet durch den Abort der beiden Vorblätter keine Veränderung.²⁾ Diese Tatsache

1) Hofmeister l. c. S. 411.

2) Man vergleiche z. B. A. W. Eichler, Blüthendiagramme, I, Leipzig, 1875, S. 31.

ist mit der Hofmeisterschen Hypothese in völligem Widerspruch, sodass wir letztere unbedingt verwerfen müssen. Denn, wie schon Winkler bei einem ganz ähnlichen Thema, der Schwendenerschen Kontakttheorie, ganz richtig hervorgehoben hat, ¹⁾ genügt ein einziger Fall, in dem die Postulate einer mechanischen Theorie nicht vorhanden sind und wo die Blattstellung dennoch dieselbe ist, um die Unrichtigkeit der besagten Theorie zu beweisen.

Wir kommen nun zu der Schwendenerschen Erklärung der Ortsbestimmung der Blätter. Diese Erklärung, welche gleichfalls der van Itersonschen Theorie als Grundlage dient, besteht in der Annahme, ²⁾ dass die jungen Organe, welche bei ihrer Entstehung sofort einen ganz bestimmten Durchmesser haben, sich aneinanderreihen. Wenn die Durchmesser der aufeinanderfolgenden Organe in genügendem Grade konstant sind, so werden die Entfernungen der Mittelpunkte der Organe also den Durchmessern der Organinsertionen gleich sein. Die Form der Insertionen ist dabei von untergeordneter Bedeutung; Schwendener wählt als einfachste Form für die mathematischen Beobachtungen die Kreisform; untersucht aber auch den davon sehr wenig verschiedenen Fall, dass die Organe transversal gerichtete Ellipsen sind. ³⁾ Van Iterson, der, wie bemerkt, seine Theorie auf ganz ähnlichen Grundsätzen aufbaut, äussert dabei die Hypothese: „Die Umrisslinien der Ansatzstellen ganz junger seitlicher Organe sind meistens Kreise auf einer Kreiskegelfläche, d. h. Raumkurven, welche derart sind, dass sie wirkliche Kreise darstellen, wenn sie mit dieser Fläche auf einer Ebene

1) Hans Winkler l. c. II 1903. S. 509.

2) Schwendener. Blattstellungen l. c. S. 57.

3) Schwendener. Blattstellungen S. 28.

abgerollt werden".¹⁾ Weil nun ein „Kontakt“ der jungen Höcker nicht sofort wahrzunehmen ist, sondern sich erst auf einem gewissen Entwicklungsstadium einstellt, so hat Schwendener später²⁾ die Hilfhypothese gegeben, dass jede Anlage sofort eine bestimmte Entwicklungsarea in Anspruch nimmt, die sie im Verlauf ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann.³⁾ Wenn man nun noch dabei annimmt, wie es von Weisse hervorgehoben wird,⁴⁾ dass die Tragblätter mit ihrem Achselprodukt durchaus zusammenhängen und gemeinschaftlich aus einem sich am Stammscheitel vorwölbender Höcker hervorgehen, so ist die Schwierigkeit, dass die Knospen den Lauf der Parastichen nie ändern, auch wenn sie vor ihrem Tragblatt entstehen, beseitigt; der Kontakt der Areen erklärt weiter die bestimmte Stellung der Insertionsmittelpunkte.

Dennoch wird es sich bei einiger Überlegung bald herausstellen, dass die Kontakthypothesen, in welcher Fassung man sie auch vorführen mag, sämtlich unhaltbar sind. In erster Linie können wir hier bemerken, dass öfters auch später die Insertionen der Organe einander niemals berühren, sodass man genötigt wird, eine Entwicklung der Areen über die Grenzen der Blattinsertionen anzunehmen.⁵⁾ Auch bei den abortierten Blättern muss man

1) van Iterson. l. c. S. 200.

2) Schwendener. Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzber. k. Akad. Berlin 1895. S. 645.

3) l. c. S. 651.

4) l. c. S. 458.

5) Über das Fehlen des Kontakts siehe: Hans Winkler. l. c. in Jahrb. f. wiss. Bot. 1901. S. 6 ff. (mit älterer Literatur) und ibid. 1903. S. 510; H. Vöchting. Ueber den Sprossscheitel der *Linaria spuria*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38. 1902, S. 83, insbes. auf S. 98; A. Weisse. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stammsucculenten nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39, 1903, S. 343.

dann eine solche „Entwicklungsarea“ annehmen, wie Schwendener es dann auch, freilich mit anderen Worten,¹⁾ getan hat. Wenn man allerdings soweit damit gehen will, so fangen jetzt die Schwierigkeiten erst recht an. Dass die Theorie jetzt keine „mechanische“ mehr ist, ist natürlich kein Grund, sie zu verwerfen; wenn sie uns nur die fraglichen Erscheinungen erklärt, so können wir damit zufrieden sein. Das tut sie nun aber gar nicht; ich glaube sagen zu können, dass sie im Grunde vielleicht keinen einzigen Fall, auch nicht denjenigen mit deutlichem Kontakt der Blatinsertionen erklären kann. Denn der Kontakt tritt öfters erst später auf; was wir beobachten, ist ein Hervorwölben des Blatthöckers an einer bestimmten Stelle, in einiger Entfernung der benachbarten Höcker. Wie wird nun dieser Mittelpunkt der künftigen Insertion, wo die Entwicklung anfängt, bestimmt? Schwendener sagt: durch den Kontakt der Areen.

Denken wir uns nun zwei Organinsertionen (Fig. 1), über welchen in der grössten Lücke ein drittes entstehen soll. Der Mathematiker kann den geometrischen Ort des Mittelpunktes des die beiden anderen tangierenden dritten Kreises leicht ausfindig machen; er erhält ihn aus dem Schnittpunkt w der aus u und v mit uv als Radius gezogenen Kreisbogen. Wie ist das nun aber in der Pflanze? Die einzig denkbare Vorstellung

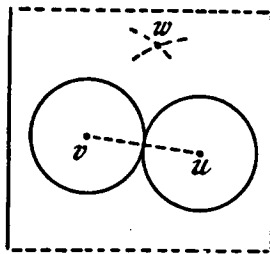


Fig. 1. Schematische Darstellung zweier kreisförmiger Organe, nebst dem Ort w des Mittelpunktes eines dritten Organs.

ist die, dass die Areen sich über den Vegetationskegel verschieben lassen; dass etwa von dem Vegetationspunkt

1) Schwendener. Blattstellungen. S. 108.

aus derartige Kreise in fertigem Zustande heruntergleiten und auf den schon vorhandenen Insertionen oder Areen liegen bleiben. Wenn man eine Verschiebbarkeit der Areen nicht annehmen will, so ist nicht einzusehen, wie die Mittelpunkte der die beiden anderen Kreise tangierenden Kreise je in der richtigen Lage entstehen können. Man wird dann zur Annahme gezwungen, dass die Areen sich sofort an Ort und Stelle in ihrer vollen Grösse entwickeln; es ist aber ganz unklar, von wo die Veranlassung zur Entstehung an dem bestimmten Ort ausgehen muss. Mit anderen Worten: die Theorie ist dann nicht mehr im stande, die Ortbestimmung der Blatinserktionen zu erklären, d. h. ihre eigentliche Aufgabe zu erledigen. Ja, wenn man die Hypothese der Areen nicht mehr aufrecht hält, was aber der kontaktlosen und abortierten Blätter wegen nicht geschehen kann, sogar dann ist es noch nicht möglich, einzusehen, wie ohne Verschiebbarkeit der Anlagen die regelmässige Blattstellung je zu stande kommen kann. Church spricht in seiner Theorie von der Entstehung der Blätter als „impulses, which originated in the fluid mass of protoplasm . . . of the nature of mathematical points from each of which a new vortex motion was initiated, expanding in all directions until it came into contact with adjacent vortices“¹⁾; diese Betrachtungsweise der Blattanfänge als mathematische Punkte hat gewiss grosse Vorzüge. Wenn einmal die Insertionsmittelpunkte als Punkte gegeben sind, ist alles andere leicht zu verstehen; das Entstehen dieser Punkte ist nun aber gerade die Hauptfrage, wenn nicht die einzige Frage, der Blattstellungslehre.

Wir können also schliessen, dass weder die Hofmeistersche Theorie der Kutikularspannungen, noch die Kon-

1) Church l. c. S 86.

takttheorie Schwendeners, noch eine andere Kontakttheorie mit oder ohne Areen, eine Lösung des Problems zu geben im stande ist. Die Frage, wie es möglich ist, dass zwei Blätter die Stellung eines dritten bedingen können, bleibt nach wie vor unerklärt. Und dennoch glaube ich, dass die Antwort sich ohne Schwierigkeiten geben lässt. In der Annahme der Areen war zweifellos richtiges enthalten, nur muss es ganz anders entwickelt werden. Man kann sich nämlich denken, dass, wenn ein neues Blattzentrum entsteht, die Wachstumsvorgänge eingeleitet werden durch die Bildung eines besonderen Stoffes, z. B. eines Wuchsenzymes oder ähnliches. Eine solche Annahme ist in der Botanik gar nicht neu, da schon Sachs ¹⁾ und später Beyerinck ²⁾ ganz ähnliche Meinungen ausgesprochen haben. Man hat sich nun bloss zu denken, dass von dem Mittelpunkt aus dieser „Blattstoff“, wie ich ihn einstweilen ganz allgemein nennen werde, in das umringende Gewebe diffundiert; es wird dabei also etwa ein (unsichtbarer) Ölfleck entstehen, der im allgemeinen kreisförmig sein wird. Die Hypothese, die fast alle Blattstellungserscheinungen zu erklären gestatten wird, ist nun ganz einfach, dass innerhalb dieser „Verbreitungskreise“ keine Blattzentren entstehen können, dass aber an den am meisten von dem Vegetationspunkt entfernten Stellen, welche ausserhalb der Verbreitungskreise liegen, neue Zentren gebildet werden. Wenn also in Figur 2 *u* und *v* zwei Blatininsertionsmittelpunkte darstellen, und die darum

1) J. Sachs. Stoff und Form der Pflanzenorgane I und II. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. Bd. II 1882, S. 452 und 689; Ges. Abh. Leipzig 1892—'93. S. 1159.

2) M. W. Beyerinck. Ueber das *Cecidium* von *Nematus Caprae* auf *Salix amygdalina*. Bot. Zg. 1888. Sp. 1, vergleiche besonders Sp. 26.

gezogenen Kreise die Verbreitungskreise des Blattstoffes, so wird der Punkt w an dieser Seite des Stengels der nächsthöhere Mittelpunkt eines neuen Verbreitungskreises

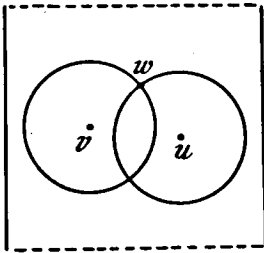


Fig. 2. Schematische Darstellung zweier Verbreitungskreise nebst dem Mittelpunkt w eines dritten Kreises.

werden. Um dieses nun ganz verständlich zu machen, sind noch zwei andere Hypothesen erforderlich, welche in etwas anderer Form auch den Theorien von Hofmeister und Schwendener zu Grunde lagen. Die erste davon lautet: Der Vegetationspunkt und die benachbarten Teile des Vegetationskegels sind zur Bildung von Blattzentren unfähig. Wir wollen uns das wieder so denken, dass am Scheitel ein anderer Stoff

oder ein anderes Wachstumsenzym, das ich einstweilen Knospenstoff nennen werde, in grösserer oder geringerer Menge vorhanden ist, der ebenfalls der Bildung der Zentren entgegenarbeitet. Die Wirkung des Knospenstoffes ist derjenigen des Blattstoffes aber nicht gleich; jene hält die Bildung nur hinten, diese verhindert sie ganz. Die Verbreitungskreise des Blattstoffes können die mit dem Knospenstoff versehenen Teile ungehindert durchdringen; wenn nun rings um den Vegetationskegel überall solche Kreise den Rand des Knospenstoffgewebes erreicht oder überschritten haben, so ist die Bildung neuer Zentren einstweilen unmöglich. Sobald aber bei fortschreitendem Wachstum der Spitze die Wirkung des Knospenstoffes am Rande seines Gebietes ausklingt, so werden einzelne Stellen, welche noch nicht von Verbreitungskreisen durchsetzt worden sind, dem Einfluss des Knospenstoffes entzogen; es wird sich dort alsdann ein neues Blattzentrum herausbilden, das sofort einen neuen Verbreitungskreis entstehen lässt.

Nachdem in dieser Weise die Mittelpunkte der Blattinsertionen entstanden sind, fängt das Heranwachsen der jungen Blattanlage an; nun erst wird die Stelle, an der sie sich befindet, dem Beobachter erkennbar. Die Blattanlage dehnt sich nach den verschiedenen Richtungen über die Stammoberfläche aus, bis ihre definitive Insertionsfläche eingenommen ist. Die Form dieser Insertionsfläche steht zu dem Verbreitungskreis in keiner Beziehung; sie kann unter Umständen den Kreis überschreiten, oder ihn auch (wie bei Kakteen oder bei Kartoffelknollen) nur für einen winzigen Teil ausfüllen. Im allgemeinen wird, wenn die Ausdehnung zum Kontakt der Blattinsertionen fortgesetzt wird, der Durchmesser der Insertion dem Radius des Verbreitungskreises etwa gleich sein.

Die Verbreitung des Blattstoffes ist aber nicht die einzig mögliche Wirkung, welche von dem neu entstandenen Blattzentrum ausgehen kann; bei den meisten Blättern wird ausserdem eine Achselknospe angelegt. Das Zentrum hat also die Eigenschaft, in einiger Entfernung das Auftreten einer gewissen Menge Knospenstoffes zu veranlassen. Diese Knospe wird im allgemeinen innerhalb des Verbreitungskreises des Blattes liegen; er kann aber auch, wie ich bald näher zu beweisen hoffe, ausserhalb des Kreises liegen. Jedenfalls wird bei weiterem Wachstum des ganzen Vegetationskegels auch die Knospenanlage wachsen; die so neugebildeten Gewebe werden am Rande der Knospenanlage dem Einfluss des Knospenstoffes entzogen werden; der Verbreitungskreis des Blattes hat auf diese neugebildeten Gewebe keinen Einfluss mehr, und es werden somit am Rande der Knospe neue Blattzentren entstehen, aus welchen die ersten Blätter der Seitenachse hervorgehen.

Man wird mir jetzt vielleicht den Vorwurf machen, dass ich hier eine ganze Menge nicht näher kontrollierbarer Hypothesen aufstelle, welches Verfahren im allge-

meinen in der Wissenschaft zu tadeln ist. Weil nun aber einerseits, wie wir oben sahen, die Tatsachen nicht in anderer Weise erklärt werden können (ich sehe wenigstens keinen anderen Weg) und sich andererseits herausgestellt hat, dass bei Annahme dieser Hypothesen viele Einwände, welche gegen die bestehenden Theorien vorgebracht werden konnten, sich von selbst auflösen, so habe ich nicht länger gezaudert, sie anzunehmen, und ich bin fest davon überzeugt, dass etwas Derartiges in der Natur wirklich existieren muss.

Die Postulate meiner Theorie sind also, um es noch einmal kurz zu fassen, folgende:

1°. Jeder Vegetationskegel enthält einen besonderen „Knospenstoff“, der die Bildung von Blattzentren hintanhält.

2°. Jede Stelle des Vegetationskegels, an der der Einfluss des Knospenstoffes aufgehört hat, wird, soweit anderweitige Einflüsse solches nicht verhindern, ein Blattzentrum ausbilden.

3°. Jedes Blattzentrum fängt damit an, dass es einen anderen Stoff, den „Blattstoff“ hervorbringt, der unabhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen des Knospenstoffes, in das umringende Gewebe hinausdiffundiert. Dieser Blattstoff verhindert die Bildung anderer Blattzentren endgültig.

BEMERKUNG. Die Wachstumsprozesse, welche das Hervorwölben des Blatthöckers und schliesslich die definitive Gestalt des Blattes bedingen, sind ganz unabhängige Vorgänge, über welche hier nichts auszusagen ist.

4°. Jedes Blattzentrum ist befähigt, in einiger Entfernung an einer bestimmten Stelle „Knospenstoff“ entstehen zu lassen.

Bevor ich nun in den weiteren Kapiteln dieser Abhandlung die auf diese Postulate gegründete Theorie weiter

zu entwickeln versuche, habe ich noch einen Punkt zu besprechen, nämlich den Unterschied zwischen der Bildung der Verbreitungskurven auf ebenen, kegelförmigen und zylindrischen Körpern. Dass Verbreitungskreise auf zylindrischen Vegetationskegeln entstehen, wird wohl äusserst selten vorkommen; meistens sind die Scheitel steilere oder stumpfere Rotationskörper, welche Ellipsoiden oder Paraboloiden nicht unähnlich sind.

Beobachten wir nun zunächst den Fall des einfach kegelförmigen Vegetationskegels, einen Fall also, der ebensowenig vorkommen wird wie der zylindrische Scheitel. Die Verbreitungskurven werden hier ebenso wie auf dem Zylinder nach der Abrollung Kreise darstellen, und sie werden diese Form während des Wachstums im allgemeinen auch beibehalten. Denn ein rein kegelförmiger Scheitel würde in der einfachsten Weise ¹⁾ entstehen, wenn an jeder Stelle der Oberfläche das Wachstum in allen Richtungen gleich stark und dazu der Entfernung vom Scheitel des Kegels proportional wäre. Unter diesen Voraussetzungen müssen die Kreise aber immer Kreise bleiben, und der einzige Unterschied von dem Zylinder wäre, dass, wenn ein neues Blattzentrum w an der niedrigsten freien Stelle über den Kreisen u und v entsteht, (Fig. 3) der Radius $u w$ grösser ist als der Radius $v w$, und zwar so, dass $\frac{u w}{v w} = \frac{u M}{v M}$ ist.

1) Es ist auch möglich, Kegeloberflächen durch andere Wachstumsgesetze Kegel bleiben zu lassen, wenn z. B. in den „älteren“, d. h. in den mehr vom Gipfel entfernten Teilen, das Längenwachstum (in der Richtung der beschreibenden Linie) allmählich kleiner wird oder sogar aufhört; das Dickenwachstum (senkrecht zur Achse) muss sich dann jedoch nach sehr verwickelten Gesetzen ändern, um die Kegelform der Fläche beizubehalten. Eine Ausarbeitung dieser rein mathematischen Spekulationen hätte hier für uns keinen weiteren Zweck.

Auch wenn der Scheitelwinkel des Kegels 180° wird, der Kegel also in die Ebene übergeht, bleibt dieses Resultat richtig, auch hier ist der Radius eines jeden Verbreitungskreises der Entfernung vom Vegetationspunkt proportional. Weil nun diese Radien alle ungleich sind, so ist der Winkel, unter dem die Kontaktparastichen sich schneiden, nicht derselbe wie auf dem Zylinder; auch die Divergenz wird eine andere sein als dort.

Nun sind die kegelförmigen Vegetationskegel in der Natur nicht gegeben: wir finden wie gesagt solche, welche vielmehr Ellipsoiden oder Paraboloiden ähnlich sind. Wir können diese natürlich durch eine grosse Zahl von zur Achse senkrechten Flächen in eine grosse Zahl von abgestumpften Kegelflächen zerlegen; bei dem Wachstum gehen

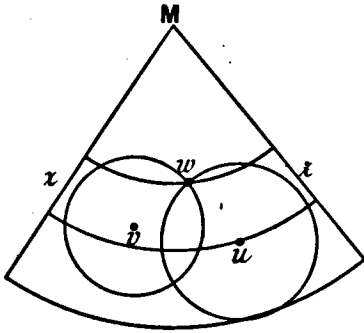


Fig. 3. Schematische Darstellung zweier Verbreitungskreise auf dem (abgerollten) Kegel; die Zone z stellt denjenigen Teil der Kegelfläche dar, deren Form für die Blattstellungen von Bedeutung ist.

die Verbreitungskurven also fortwährend auf Kegelflächen mit einem anderen Scheitelwinkel über. Dieses rührt einfach daher, dass das Wachstum den oben genannten Gesetzen, welche die Kegelform des Vegetationskegels bedingen würden, nicht entspricht.

Bei diesen Wachstumsvorgängen werden die Verbreitungskurven die Kreisform verlieren und z. B. „verkehrt eiförmig“ werden können.

Wir können nun aber gleich bemerken, dass die späteren, bisweilen sehr starken Abänderungen der Verbreitungskurven für uns ganz bedeutungslos sind. Wenn

einmal das Zentrum eines Blattes fixiert ist, ist die Gestalt der darunter sich befindenden Verbreitungskreise auf die Blattstellungsverhältnisse ohne Einfluss; man wird also leicht einsehen, dass in Fig. 3 nur die Zone z für uns in Betracht kommt. Nur die in der Zone z auftretenden Formänderungen der Verbreitungskreise üben auf den Ort der neuen Zentren ihre Wirkung aus; diese schmale Zone enthält denjenigen Teil zwischen dem Gebiet des Knospenstoffes und dem Niveau des Mittelpunktes des niedrigsten Kreises, der noch nicht ganz an seinem Rande von anderen Verbreitungskreisen überdeckt worden ist. Diese Zone ist also höchstens so breit wie der Strahl eines Verbreitungskreises.

Ist diese verhältnismässig schmale Zone als eine einzige abgestumpfte Kegelfläche zu betrachten, so werden alle Blattstellungserscheinungen durch Kreiskonstruktionen auf der Kegelfläche erläutert werden können; ist die Zone dagegen als eine aus mehreren abgestumpften Kegelflächen zusammengesetzte zu betrachten, so erleiden die Verbreitungskurven noch während ihrer Wirksamkeit Abänderungen von der Kreisform, welche die entstehenden Verhältnisse etwas ändern werden.

Aus diesen Betrachtungen möchte ich nun folgendes schliessen. Die Kreiskonstruktionen auf der Zylinderfläche können ihrer grossen Vorzüge wegen sehr gut als Basis der weiteren Betrachtungen gewählt werden. Die erhaltenen Resultate müssen aber auf ihre Gültigkeit auf den Kreiskegelflächen nachgeprüft werden; die Unterschiede zwischen den Verhältnissen auf der Kegelfläche und auf den wirklichen Vegetationsscheiteln sind wahrscheinlich so gering, dass die Ergebnisse in den meisten Fällen ohne Gefahr von jenen auf diese übertragen werden können.

III. KAPITEL.

Der Anfang der Systeme.

Nach den im vorigen Kapitel gegebenen Hypothesen wird die Stellung der Blätter allgemein durch das Auftreten der Verbreitungskreise bedingt. Es ist nun eine der merkwürdigen Tatsachen, dass die Blattstellungssysteme bei der nämlichen Pflanze fast immer in derselben Weise anfangen, und dass wir hier sogar, was sonst in den vegetativen Teilen meist nicht der Fall ist, in den Blattstellungen systematisch wichtige Charaktere finden. Die Monokotyledonen fangen ihre Systeme im allgemeinen mit der Distichie an, die Dikotylen mit der Dekussation. Müssen wir nun diese Tatsache wie bisher immer als „morphologisch gegeben“ betrachten, oder wird es auch vielleicht möglich sein, in der Erklärung dieser Verhältnisse einen kleinen Schritt weiter zu machen? Ich glaube, dass die folgenden Betrachtungen hier wenigstens als ein solcher bescheidener Schritt bezeichnet werden können. Ich lasse dabei die Seitenachsen einstweilen ausser acht und spreche daher nur von den embryonalen Achsen. Am Embryo bildet sich an dem einen Ende die Wurzel, am anderen Ende die Knöspe aus. Das heisst also, dass hier eine gewisse Menge Knospenstoff ausgebildet wird und dass sich ebenfalls am Rande davon Blattzentren ausbilden werden können. Zugleich ist es deutlich, dass diese Blattzentren nicht unterhalb eines gewissen Niveaus auftreten können, weil darunter die Teile mehr Wurzel-

natur haben; der Übergang von dem Teil, der Blattzentren hervorbringen kann, zu dem darunter, welcher das nicht kann, wird im allgemeinen von einer Fläche etwa senkrecht zur Achse gebildet werden. Wenn nun an einer Stelle am Rande des Knospenstoffes die Bildung des ersten Blattzentrums anfängt — und die Pflanze ist wohl nie so mathematisch regelmässig gebildet, dass nicht eine Stelle etwas bevorzugt ist — so wird sehr viel davon abhängen, wie weit der Verbreitungskreis sich ausdehnt. Wenn der Kreis hinreichend gross ist, so wird er den ganzen embryonalen Stengel umfassen; wenn dann ein zweites Blattzentrum entstehen soll, so muss es notwendigerweise später entstehen, in grösserer Nähe des neuen Vegetationspunktes. Wir werden dieses also bei den Monokotyledonen erwarten, und können annehmen, dass der Verbreitungskreis des Kotyledonen hier so gross ist, dass er sich um die Achse schliesst. Wenn wir mit einem regelmässig gebildeten Zylinder zu schaffen hätten, würden wir also sagen, $R_{cot} > 0.5$, in welcher Gleichung der Umfang des Zylinders die Einheit bildet. Wenn wir nun monokotyle Embryonen betrachten (z. B. auf den Tafeln Hansteins¹⁾), so erkennt man leicht, dass die hier gegebene „Erklärung“ noch gar keine vollständige ist und dass das seitliche Auftreten der Knospe und der terminale Kotyledo jedenfalls noch ganz merkwürdige Erscheinungen sind, welche es ganz unmöglich machen, eine Ausdrucksweise wie $R_{cot} > 0.5$ anzuwenden. Dies kann uns aber nicht hindern, in der relativen Grösse des Verbreitungskreises des Kotyledonen eine der Ursachen der Monokotyledonie zu sehen. Das „morphologisch Gegebene“

1) J. Hanstein. Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Botanische Abhandl., herausg. von Hanstein, I Bonn 1870.

muss hier also eine grosse Ausdehnung des Blattstoffes sein, welche von einer reichlichen Entwicklung des Blattstoffes herrühren kann, oder auch von einer geringen Absorption derselben oder einem geringen Widerstand des Gewebes gegen die Verbreitung, oder ähnlichen Ursachen.

Ist dagegen der Verbreitungskreis nicht stengelumfassend, also $R_{cot} < 0,5$, so wird zwischen den Rändern des Kreises an der gegenüberliegenden Seite des Stengels ein freier Raum übrig bleiben, in dem sich ein zweiter Blattmittelpunkt herausbilden wird, und wenn der Raum nur hinreichend gross ist, vielleicht noch ein dritter. Betrachten wir nun zuerst den Fall, dass $0,5 > R_{cot} > 0,35$ ist, so werden wir zwei Kotyledonen erhalten und mehr nicht. Fig. 4A gibt eine schematische Darstellung der aufgerollten Stengeloberfläche, welche zylindrisch gedacht ist; die horizontale Linie muss die untere Grenze desjenigen Gebietes, das zur Bildung von Blattzentren befähigt ist, andeuten. Der Zylinder ist einer vertikalen Linie durch den Mittelpunkt des ersten Kreises o entlang aufgeschnitten. Der Mittelpunkt des zweiten Kotyledonarkreises wird nun an irgend einer Stelle in dem freien Raum $a b$ entstehen, in 4 A ist er in die Mitte, in 4 B an der Stelle a gedacht. Die nächsten Blätter werden in 4 A an den durch 2 und 2' angedeuteten ¹⁾ Stellen ihre Mittelpunkte haben, in B an den durch 2 und 3 bezeichneten; der Höhenunterschied zwischen 2 und 3 wird lediglich durch die gewählten Verhältnisse bedingt; in 4 C, wo die Kreise etwas kleiner gewählt worden sind ($R_{cot} = 0,37$ anstatt 0,42) ist die Differenz grösser als in 4 B. Ob nun der in 4 A bezeichnete Fall eintreten wird oder der in 4 B und 4 C bezeichnete, wird augenscheinlich von vielen Umständen abhängig sein; dass diese Umstände bei einer gewissen Art konstant

1) Über diese Bezifferung siehe unten Kap. IV § 1.

sein können, ist eine sehr wahrscheinliche Annahme.

Wir werden im weiteren noch sehen, dass die Verbreitung des Blattstoffes verhältnismässig sehr rasch

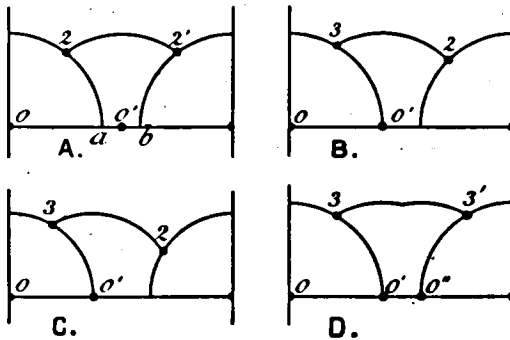


Fig. 4. Schematische Darstellung der Lage der ersten Verbreitungskreise. Wie bei allen folgenden Figuren ist der Deutlichkeit halber von den Verbreitungskreisen nur derjenige Teil, der sich auf bisher freien Stengelteilen ausdehnt, gezeichnet.

vorsichgehen muss; dass an den beiden Stellen *a* und *b* sich zugleich ein Blattzentrum ausbildet, wird also nur unter der Bedingung geschehen können, dass beide Stellen genau die gleichen Vorzüge haben. Es wird sich aber zweifellos dann und wann ereignen; man wird dann aber noch keineswegs immer trikotyle Keimpflanzen erhalten, sondern öfters auch Hemitrikotylen, d. h. derartige Dikotylen, bei denen eines der Kotyledonen mehr oder weniger tief gespalten ist. Wenn nämlich die zwei Blattzentren einander zu nahe sind, so wird der Raum ringsumher für die normalen Wachstumsprozesse des Blattes nicht hinreichen. Nachdem die beiden späteren Gipfel der Blätter an den Stellen *a* und *b* entstanden sind, werden bei dem weiter um sich greifenden Wachstum die beiden Blattocker sich berühren und ineinander aufgehen können,

sodass später eine gemeinsame Basis entsteht. Die Hemitrikotylen und die andern von dem Normalen abweichenden Keimpflanzen sind bekanntlich von Hugo de Vries eingehend behandelt worden ¹⁾; wir finden in seiner Mutationstheorie angegeben, dass Hemitrikotylen zwar seltener sind als trikotyle Aberranten, dass sie aber bei vielen Pflanzen beobachtet worden sind. ²⁾

Wenn R_{cot} noch kleiner wird, z. B. $= 0.3$, so werden Pflanzen mit drei Kotylen leicht auftreten können. Tritt der Mittelpunkt des zweiten Kotyledonen am Rande des Verbreitungskreises des ersten Kotyledonen auf, so ist $R_{cot} = 0.33$ die Grenze zwischen zwei- und dreikeimblättrigen Pflanzen; wenn der zweite Kotyledo dem ersten diametral gegenüber liegt, so ist $R_{cot} = 0.25$ die Grenze für zweikeimblättrige Pflanzen. Wenn R_{cot} noch kleiner wird, wird die Zahl der Kotyledonen noch mehr

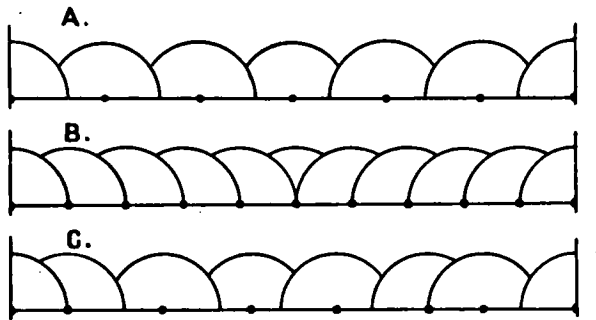


Fig. 5. Schematische Darstellung von drei verschiedenen Fällen von Polykelylie, bei denen $R_{cot} = 0.1$ ist.

zunehmen; so ist für $R_{cot} = 0.2$ die Zahl der Kotyledonen je nach der Lage der Mittelpunkte drei bis fünf, für

1) Hugo de Vries. Die Mutationstheorie. Bd. II. Leipzig 1903, S. 214 ff.

2) l. c. S. 238 ff.

$R_{cot} = 0.1$ sechs bis zehn. Fig. 5 gibt uns schematisch drei verschiedene Fälle für $R_{cot} = 0.1$; in allen dreien ist der Zylinder durch einen Schnitt durch den Mittelpunkt des zuerst gebildeten Kreises geöffnet worden. In 5 A sind 6, in 5 B 10 Kotylen; der Unterschied wird dadurch bedingt, dass in B die neuen Blattzentren am Rande der gebildeten Blattkreise entstehen, in A in grösserer Entfernung. In 5 C ist dann ein willkürlich gewählter Fall mit 7 Kotyledonen, wo die seitliche Entfernung der Blätter unregelmässig wechselt.

Alles bis jetzt in diesem Kapitel angeführte ist durch Deduktion aus den gewählten Grundlagen der Theorie abzuleiten. Wenn diese Grundlagen richtig sind, so müssen wir also erwarten, dass, wenn zwei oder mehrere Kotyledonen vorhanden sind, die seitlichen Abstände dieser Gebilde nicht immer unter sich gleich sind, sondern vielmehr ziemlich stark schwankend. Sogar wenn man annimmt, dass alle Verbreitungskreise genau gleich gross sind — eine Voraussetzung, welche natürlich nie zutrifft — so kann noch die Entfernung zweier aneinandergrenzender Kotyledonen zwischen den Grenzen R_{cot} und fast $2R_{cot}$ wechseln. Ist dieses in der Natur auch wirklich der Fall?

Beobachtungen über die Stellung der Kotyledonen habe ich in der Literatur fast nicht ausfindig machen können. Rosenplenter¹⁾ gibt zwar an,²⁾ dass bei vielen Dikotylen die Medianen der Kotyledonen nicht genau opponiert sind, und sieht darin in vielen Fällen die für das Eintreten spiraliger Blattstellungen bedingende Ursache; er gibt aber keine näheren Belege für diese Behauptung. Die

1) Bernhard Rosenplenter. Über das Zustandekommen spiraliger Blattstellungen bei dikotylen Keimpflanzen. Inaug. Diss. Berlin 1890.

2) l. c. S. 13, 31.

von de Vries beschriebene Synkotypie bei *Helianthus annuus syncotyleus* und zahlreichen anderen Pflanzen,¹⁾ bei der die beiden Kotyledonen an einer Seite zusammen verwachsen, deutet ebenfalls darauf hin, dass die Kotyledonen öfters nicht genau opponiert sind. Aus eigener Beobachtung kann ich hier nur anführen, dass bei Koniferen mit zahlreichen Kotyledonen die Stellung dieser innerhalb des Wirtels oft ziemlich stark unregelmässig ist. Bei den Keimlingen von *Pinus montana* var. *uncinata* fand ich, dass die seitliche Entfernung der Kotylen innerhalb desselben Wirtels stark variierte, und die Entfernung zweier benachbarter Kotylen doppelt so gross sein konnte als die von zwei anderen.

Hier liegt also ein reiches Feld für Beobachtungen offen, welche die hier gegebene Theorie bestätigen oder widerlegen können. Denn wo wir Unregelmässigkeiten in der Stellung der Kotyledonen finden, da muss natürlich auch die Stellung der sich an die Kotyledonen anschliessenden ersten Laubblätter damit im Einklang stehen. Bei den oben genannten Keimlingen von Koniferen werden wir z. B. die niedrigst gestellten Blätter über den weitesten Lücken zwischen den Kotyledonen erwarten; kurz alle Anschluserscheinungen der Blätter an den Kotyledonen, welche schon häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen sind,²⁾ müssen aus der Annahme der Verbreitungskreise erklärt werden können.

Nach dem, was in den genannten Arbeiten davon schon beschrieben worden ist, zweifle ich kaum daran, ob dies gelingen wird; einige eigene Beobachtungen an Keimlingen verschiedener Koniferen, über welche ich später zu berichten

1) Die Mutationstheorie II S. 320.

2) z. B. von Schwendener und van Iterson in ihren genannten Theorien, von Rosenplenter l. c.

hoffe, haben mich darin bestärkt. Die Angaben in der Literatur sind aber nur teilweise zu verwerten. Die vielerlei Annahmen von Druckverhältnissen, welche nie nachgewiesen worden sind, und daher immer etwas sehr Bedenkliches haben, können wir dabei natürlich übergehen; ein zweiter Umstand, der für uns die Angaben weniger wertvoll macht, ist, dass fast ausnahmslos nur Querschnitte durch Hauptknospen von Keimlingen studiert worden sind, statt wie unsere Auffassungen es erfordern würden, Stengeloberflächen. In diesen Querschnitten ist eigentlich nur die Divergenz der Blätter zu beobachten, dagegen sind die Lageverhältnisse der Blatinsertionen, welche allein massgebend für unser Thema sind, dort nicht zu erkennen.

Bis jetzt haben wir in diesem Kapitel nur von den Hauptachsen der Pflanzen gesprochen. Bei den Seitenachsen und den durch Dichotomie entstandenen Gabelästen muss der für die Blattbildung zur Verfügung stehende Raum für die Stellung der ersten Blätter entscheidend sein.

Bei den letzteren, den Gabelästen, trifft solches auch deutlich zu. Schon Schwendener beschreibt die Verhältnisse der Blattstellung bei Dichotomieen und Fasziationen und kommt dabei zu dem Ergebnis, dass „die Gabelung in der That keine andern Vorgänge involvirt, als eine locale, d. h. vorzugsweise auf die Innenseite der Gabelzweige beschränkte Grössenzunahme der Oberfläche“ ¹⁾; die Blätter schliessen sich in gewöhnlicher Weise den unterstehenden Blättern an; die Vergrösserung der Stammesoberfläche bedingt dabei eine Veränderung des Stellungsverhältnisses. Die einzelnen Parastichen gehen oft ohne jegliche Änderung von dem Fussstück auf einen der Gabeläste über ²⁾; kurz die Dichotomie bietet für die Theorie keine Schwie-

1) Schwendener, Blattstellungen. S. 96.

2) l. c. S. 97.

rigkeiten, weil die dabei auftretenden Stellungen schon aus dem Hofmeisterschen Gesetz abzuleiten sind.

Bei der gewöhnlichen, seitlichen Verzweigung liegt die Sache aber nicht so einfach. Merkwürdigerweise beziehen sich die meisten Untersuchungen über die Anschlussverhältnisse der Blätter bei der seitlichen Verzweigung nur auf die Stellung der weiteren Blätter der Seitenachse; die weitaus wichtigere Stellung der ersten Blätter oder des ersten Blattes wird nicht behandelt.¹⁾ Und dennoch ist die Frage, weshalb bei den Monokotylen so oft ein adossiertes Vorblatt, bei den Dikotylen so oft zwei seitliche Vorblätter vorhanden sind, für die Blattstellungslehre von

1) Von van Iterson in seinem genannten Hauptwerk S. 284 ff., von Weisse in: Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen (Flora 72, 1889, S. 114, auch als Inaug. Diss. Berlin 1889). Nur Schwendener gibt eine „Erklärung“ der Stellung des adossierten Vorblattes bei den Monokotylen, welche sehr merkwürdig ist. Er schreibt (Blattstellungen S. 102): „Was nun noch das adossierte Vorblatt mancher Monokotylen (Gramineen, Cyperaceen etc.) und einiger Dikotylen betrifft, so hat die Stellung desselben unter den gegebenen Form- und Grössenverhältnissen durchaus nichts Auffallendes. Der stengelumfassende Ringwall, als welcher das junge Tragblatt zum Vorschein kommt, nimmt hier häufig Dimensionen an, bei denen für die Axillarknospe eine Verminderung des Druckes in transversaler Richtung von vorne herein zweifelhaft wird. Extreme Fälle, die in dieser Hinsicht einen Umschlag zu Gunsten der Medianebene sicher erwarten liessen, sind mir zwar gerade bei den Monokotylen, wo ich sie am ehesten zu finden hoffte, nicht vorgekommen, obschon ich eine Reihe von Stammspitzen und Blattwinkeln durchmustert habe; allein die Wahrscheinlichkeit, dass ein solcher Umschlag dennoch stattgefunden, lässt sich bei mancher Pflanze nicht in Abrede stellen, und darum ist es immerhin gestattet, dessen Vorhandensein zu supponiren. Angenommen also, das Druckminimum falle in die Medianebene, so ist vorauszusehen, dass das erste Blatt der Knospe, statt wie bisher rechts oder links, nunmehr vorn oder hinten hervorsprossen wird.“ In ähnlicher Weise wird dann weiter angegeben, wie man „voraussehen“ kann, dass es nur hinten, nicht vorn sein wird.

der grössten Bedeutung. Wenn es je gelingen wird, auf Grund vorliegender oder einer anderen Theorie diese Unterschiede wirklich zu erklären, so wird das einen der grössten Fortschritte in der Blattstellungslehre darstellen. Eine Erklärung, bei der phylogenetische Erwägungen eine Rolle spielen, muss natürlich dabei abgelehnt werden. Denn dass die Stellung der ersten Zweigblätter phylogenetisch bedingt ist, ist nichts Neues; damit sagt man aber nur, dass der Ursachenkomplex, welcher diese Stellung bedingt, bei den aufeinanderfolgenden Generationen aus Erblichkeitsgründen immer wieder in derselben Form auftritt; phylogenetisch ist ebenso die Form der menschlichen Ohrmuschel zu erklären. Die Blattstellungslehre wünscht aber weiter zu gehen und den (vielfach erblichen) Ursachenkomplex zu entdecken und zu verstehen. Wenn wir bei der Stellung dieser ersten Zweigblätter also nicht mit einfachen vorstellbaren Ursachen auskommen können, so wird die ganze Blattstellungslehre davon sehr beeinträchtigt.

Die, wie gesagt, weit besser untersuchte Stellung der weiteren Zweigblätter ist im allgemeinen aus dem Hofmeister'schen Gesetz zu erklären, ebenso wie die von Weisse¹⁾ mit Erfolg auch experimentell studierte Frage der Stellung der Blätter an den Adventivzweigen; die Stellung der Blätter wird durch die vorhandenen räumlichen Verhältnisse bedingt.

In diesem Kapitel haben wir also gesehen, in welcher Weise der Anfang der Systeme sich auf Grund unserer Hypothesen durch speziellen Untersuchungen wahrscheinlich erklären lassen wird. Bei den embryonalen Hauptachsen und den Gabelästen lässt sich die Erklärung schon in den Hauptzügen andeuten; für die Seitenachsen muss die Erklärung aber noch gefunden werden.

1) A. Weisse. Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Jahrb. f. wiss. Botan. 26, 1894, S. 236.

IV. KAPITEL.

Die möglichen Systeme.

§ 1. Systeme auf dem Zylinder.

Nach dem Hofmeisterschen Gesetz treten die neuen Blattorgane in der grössten Lücke zwischen zwei niedrigeren Organen auf; nach den von mir aufgestellten Hypothesen ist dieses noch insofern zu vervollständigen, dass der Mittelpunkt des neuen Organs in gleichen Entfernungen von den beiden Mittelpunkten der ortsbestimmenden Blätter liegen muss. Wenn man nun Fig. 2 auf S. 176 betrachtet, welche das Verhalten näher illustrieren soll, so ist es sofort klar, dass die Stellung weiterer Blätter noch unbestimmt ist; wo neben den drei vorhandenen

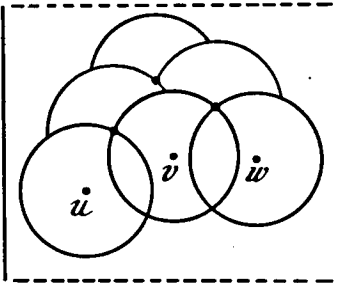


Fig. 6. Schematische Darstellung der ortsbestimmenden Wirkung der Verbreitungskreise.

Mittelpunkten das vierte auftreten wird, ist nicht vorherzusagen.

Wenn nicht zwei, sondern drei Blätter u , v und w mit ihren Verbreitungskreisen gegeben sind, so ist im allgemeinen die Stellung von noch drei anderen Blättern dadurch gegeben (Fig. 6); erst wenn rings um die Achse herum eine geschlossene Zone von Verbreitungs-

kreisen gegeben ist, lässt sich unter den gewählten Voraussetzungen die Stellung aller Blätter bestimmen. Dabei sind zwei Fälle möglich; die entstehende Blattstellung

ist eine regelmässige, oder sie ist eine unregelmässige.

Wenn die Mittelpunkte der Organe ein „regelmässiges Punktsystem auf der Zylinderfläche“ bilden (man vergl. hierüber van Iterson l. c. S. 7 ff.), so ist es klar, dass die Blattstellung eine regelmässige sein wird. Wir können dann bestimmte Parastichen unterscheiden und unter diesen auch „Kontaktparastichen“ d. h. solche Parastichen, die die aufeinander ruhenden Organe miteinander verbinden. Weil nun ein jedes Blattzentrum zum mindesten auf zwei Verbreitungskreisen ruht, so werden also wenigstens zwei Scharen von Kontaktparastichen vorhanden sein, welche notwendigerweise in verschiedener Richtung emporsteigen, die eine nach links, die andere nach rechts. Dass dieses so sein muss, ist in Figur 7 schon zu erkennen, wo das Organ w rechts von v und links von u liegen muss; wenn dieses nicht so wäre, so hätte w nicht an dieser Stelle entstehen können.

Es kann aber auch sein, dass drei Scharen Kontaktparastichen vorhanden sind; eine grössere Zahl ist nicht möglich. Der Winkel zwischen zwei sich schneidenden Parastichen muss nämlich wenigstens 60° sein (auf der Zylinderfläche); dieses geht sofort aus Fig. 7 hervor. Denn wenn der Winkel ψ einen kleineren Wert als 60° erhielte, würde das Organ v innerhalb des Verbreitungskreises von u fallen und somit nicht an der betreffenden Stelle entstanden sein können. Wenn wir nun drei Scharen von Kontaktparastichen haben, so will das sagen, dass durch ein willkürliches Organ a (Fig. 8) drei Linien laufen, welche zusammen also sechs Winkel bilden, von denen

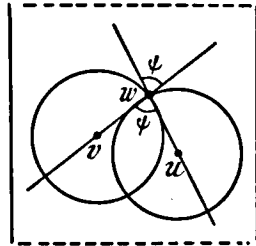


Fig. 7. Der Parastichenwinkel ψ muss wenigstens 60° sein.

ein jeder wenigstens 60° sein muss. Hier ist also eine Lösung möglich, dass alle sechs Winkel genau 60° sind. Denn wenn cd oder bc kleiner ist als 60° , so wird Punkt c nicht mehr auf dem Kreis um a liegen können; und $b'd$ muss 60° sein, weil b' auf dem Kreis um a liegt.

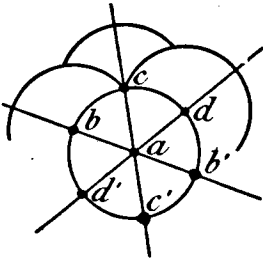


Fig. 8. Dreizähliges Kontaktsystem.

Wir werden also „zweizählige“ und „dreizählige“ Kontakte haben, wie man das nennt; die zweizähligen sind, der allgemeinere Fall, die dreizähligen ein besonderer Fall.

Betrachten wir nun einstweilen nur den zweizähligen Kontakt, so kann man von beiden Spiralscharen die Koordinationszahlen abzählen und das vorhandene System dann durch diese beiden Zahlen charakterisieren. So ist $5 + 8$ die Bezeichnung einer regelmäßigen Blattstellung mit 5 Kontaktparastichen nach der einen, 8 nach der anderen Seite. Diese Bezeichnungsweise, welche von Church zuerst durchgeführt worden ist, ist, wie wir noch sehen werden, der üblichen Bezeichnung nach der Divergenz überlegen; beide Bezeichnungsweisen sind voneinander völlig unabhängig, die nach der Divergenz aber unwesentlich, diejenige von Church von wesentlicher Bedeutung.

Wie schon die Bravais gezeigt haben, ¹⁾ müssen wir zwei Fälle dabei unterscheiden: die beiden Zahlen haben einen gemeinsamen Divisor oder nicht. In ersteren Fall haben wir die konjugierten Systeme, bei denen zwei oder mehrere Blätter in derselben Höhe inseriert sind, im

1) L. et A. Bravais. Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. Ann. d. Sc. 2. Sér. T. 7. Botan. 1837, S. 42.

letzteren die Spiralsysteme, bei denen eine einzige Grundspirale alle Organe umfasst. Bei den spiraligen Systemen können wir dabei alle Blätter durch Zahlen andeuten, wir erhalten dabei alle Zahlen, und zwar jede einmal; bei den konjugierten Systemen kehrt jede Zahl so oft wieder als der gemeinsame Divisor der Parastichenzahlen angibt.

Alles dieses bezieht sich nur auf mathematische Abstraktionen. Wieweit mag es nun auf die Pflanzen Beziehung haben?

Wir können natürlich im voraus bemerken, dass die Insertionsmittelpunkte der Blätter niemals ein regelmässiges Punktsystem bilden, sondern höchstens eine gewisse Annäherung an dasselbe zeigen werden. Wir werden nun aber praktisch eine Blattstellung regelmässig nennen, wenn die Annäherung so gross ist, dass die Bezifferung der Organe in derselben Weise, wie bei den regelmässigen Punktsystemen geschehen kann. Bei diesen regelmässigen Blattstellungen können wir also die Koordinationszahlen derjenigen Parastichen bestimmen, welche wir als Kontaktparastichen betrachten, und nach dem Befund die Organe beziffern. Wenn alle Organe sich ohne Rest in diese Bezifferung ungezwungen einordnen lassen, ist die Blattstellung regelmässig. Bei den unregelmässigen können wir entweder gar keine Parastichen verfolgen, oder, wenn dieses in einem Teil des Systems noch geschehen kann, so finden wir z. B. doch, dass etwas weiter zwei Organe liegen, wo nur eines hätte liegen sollen, oder dass umgekehrt zwei Zahlen in demselben Organ zusammentreffen.

Obwohl die unregelmässigen Stellungen in der Natur seltener sind als die regelmässigen, so kommen sie dennoch ziemlich oft vor. Auf Tafel V sind die Fruchtstände einer *Pandanus* Sp. abgebildet; die Früchte stehen hier in kurzen Parastichen, die sich bald wieder verwischen;

von einer regelmässigen Bezifferung ist hier keine Rede. Das ist hier kein Zufall, sondern war an allen (12) von mir beobachteten Blütenköpfchen der Fall. Schwendener beschreibt bei zahlreichen Pflanzen regellose Stellungen ¹⁾ und bemerkt dabei auch schon, dass die verbänderten Stengel gewöhnlich völlig unregelmässige Blattstellungen zeigen.

Merkwürdiger als diese Tatsachen ist vielleicht noch, dass auch diejenigen Pflanzen, welche gewöhnlich den höchsten Grad des Regelmässes in ihren Stellungen besitzen, unter Umständen unregelmässig werden. Schon im Jahre 1837 haben die Bravais ²⁾ eine statistische Bestimmung der Stellungsverhältnisse von 350 *Dipsacus*-Köpfchen mitgeteilt. Neben 272 Fällen, in denen die 16^{er}, 26^{er} und 42^{er} Zeilen am deutlichsten hervortraten, finden wir Parastichensysteme aus 12 anderen zum Teil sehr seltenen Reihen und daneben 24 unregelmässige Köpfe angegeben, bei denen keine Parastichen abgezählt werden konnten. Ganz ähnliche Verhältnisse bieten *Helianthus*-Köpfchen, welche Weisse wohl am eingehendsten untersucht hat ³⁾; er fand bei 141 Endköpfchen von *Helianthus* 132 Fälle der Hauptreihe, 6 Fälle der Nebenreihe 1, 3, 4 und drei unregelmässige Fälle. Er gibt dazu an, nur die Endköpfchen seien so regelmässig, die an den Seitentrieben gebildeten Köpfchen sind viel weniger regelmässig.

Diese Tatsachen weisen sehr stark auf die auch sonst naheliegende Annahme hin, dass auch die „regelmässigen“ Blattstellungen der Pflanzen schon viele kleine Unregel-

1) Schwendener. Mechanische Theorie. S. 80.

2) L. u. A. Bravais. Annales des Sciences 2. Sér. T. 7, Bot. 1837, S. 100.

3) A. Weisse. Die Zahl der Randblüthen an Compositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Jahrb. f. wiss. Bot. 30, 1897, S. 453.

mässigkeiten zeigen; wenn diese ein gewisses Mass überschreiten, so wird die Stellung dadurch in solchem Grade gestört, dass an irgend einer Stelle zwei Organe statt eines auftreten oder umgekehrt; die Bezifferung der Organe kann dann nicht mehr regelmässig geschehen, und die Stellung ist unregelmässig geworden.

Wir haben also gänzlich unregelmässige Stellungen und solche, bei denen die Blattmittelpunkte aus bisher noch nicht erörterten Gründen eine Stellung einnehmen, welche einigermaßen ein regelmässiges Punktsystem vortäuscht; grössere und kleinere Abweichungen davon sind aber wohl immer vorhanden.

In diesem Kapitel werde ich nun, wie die Überschrift angibt, untersuchen, welche der vielen möglichen regelmässigen Punktsysteme von den Pflanzen nachgeahmt werden können und welche nicht. Die Unregelmässigkeiten lassen wir einstweilen ausser acht; das nächste Kapitel wird davon handeln. Hier denken wir uns die Blattstellungen zunächst ganz genau regelmässig.

Ich beginne dabei mit der Betrachtung derjenigen Fälle, in denen die Blätter nicht zu klein sind im Verhältnis zum Stengelumfang. Nehmen wir zuerst den Fall, dass von den Kontaktparastichen keine eine höhere Koordinationszahl hat als drei. Von den regelmässigen Blattstellungen sind dann folgende möglich:

zweizählige: $1 + 1$, $1 + 2$, $1 + 3$, $2 + 2$, $2 + 3$, $3 + 3$.

dreizählige: $1 + 1 + 2$, $1 + 2 + 3$.

Andere Zusammenstellungen, wie $1 + 2 + 2$ oder $1 + 1 + 1$ sind nicht möglich, weil bekanntlich bei den dreizähligen Kontakten eine der Zahlen gleich der Summe der beiden anderen sein muss.¹⁾

1) Man kann dieses z. B. so beweisen. Wenn Parastichen vorliegen, deren Koordinationszahl n ist, so enthalten diese n Parastichen zusam-

Van Iterson nennt ausser den hier aufgezählten möglichen Systemen noch diejenigen, wo eine der Koordinationszahlen 0 ist, also $0 + 1$, $0 + 1 + 1$, $0 + 2 + 2$, $0 + 3 + 3$. Die hier gemeinten Parastichen entstehen, wenigstens bei $0 + 1$ und $0 + 1 + 1$, dadurch, dass ein Kreis sich soweit auf der Stengeloberfläche ausdehnt, dass er sich selbst an der dem Zentrum gegenüberliegenden Seite berührt. Wo bei van Iterson die Kreise mit den Organen identisch sind, ist auch auf diese Weise natürlich ein Kontakt möglich. Bei unseren Voraussetzungen ist von einem Kontakt nur die Rede, wo die Mittelpunkte der Kreise auf der Peripherie anderer Kreise aufliegen; da nun der Ort eines Mittelpunktes nie bestimmt werden kann durch die Verbreitung seines eigenen Kreises, so hat der Kontakt $0 + 1$ oder $0 + 1 + 1$ für uns keine Bedeutung. Mathematisch wäre es verwirklicht, wenn der Radius des Verbreitungskreises dem Stengelumfang gleich würde; der Mittelpunkt würde dann zweimal auf der Peripherie des eigenen Kreises liegen; botanisch hat es aber keinen Zweck, diesen Fall näher zu betrachten. Bei $0 + 2 + 2$ und $0 + 3 + 3$ sind zwei bzw. drei Kreise 0 vorhanden, welche einander in der Horizontalebene berühren; diese Fälle kommen im VI. Kapitel noch zur Behandlung, sind aber ebenfalls für uns von sehr untergeordneter Bedeutung

men alle Organe des Stengels; auf eine einzelne dieser Parastichen kommt $\frac{1}{n}$ Teil aller Organe. Hierauf beruht die übliche Bezifferung: n -zähligen Parastichen entlang sind die Organe als 0, n , $2n$, $3n$, u. s. w. zu bezeichnen. Bei einem dreizähligen Kontakt (Fig. 8) ruhen drei verschiedene Mittelpunkte auf dem Kreis um Organ a ; die zwei niedrigsten davon sind mit a durch Parastichen verbunden, deren Koordinationszahlen wir b und d nennen, die Organe sind als b und d zu bezeichnen. Der dritte Mittelpunkt c liegt aber auf Grund des Regelmasses mit b auf einem zweiten der d -zähligen Parastichen, somit muss $c = b + d$ sein.

und brauchen hier als solche nicht unterschieden zu werden.

Die oben gegebenen acht verschiedenen Systeme bleiben also unterhalb der gewählten Grenze die einzig möglichen, wir werden diese nun näher studieren. Dazu ist es erforderlich, eine leichte Methode zur Konstruktion eines beliebigen Systems zu haben; wir können diese auf folgende Weise erhalten. Wenn wir z. B. ein System $2 + 3$ auf der abgerollten Zylinderfläche zeichnen wollen, so können wir damit anfangen, dass wir auf einem Kreis, um einen Punkt 0 mit willkürlichem Radius gezogen. (Fig. 9a) zwei andere Punkte 2 und 3 ebenfalls willkürlich einsetzen; nur muss dabei der Winkel ψ zwischen den Linien 3—0 und 2—0 zwischen 60° und 120° liegen, weil sonst die Konstruktionen aus Gründen, die sich sofort ergeben werden, nicht gelingt. Die Linie 0—3 muss natürlich

eine der „Dreierparastichen“ werden. Eine zweite Dreierparastiche muss durch den Punkt 2 gehen, und zwar der ersten parallel; verlängern wir nun 0—2 um zwei Kreisradien, so finden wir nacheinander die Punkte 4 und 6. 4 liegt auf der dritten Dreierparastiche, 6 muss demnach wieder auf derselben liegen wie 0. Diese Lage des Punktes 6 ist

aber auch rasch zu finden durch Verlängerung der Linie 0—3 um einen Radius; eine Verbindung der beiden Punkte 6 gibt uns die Peripherie des Stengels und die Linie

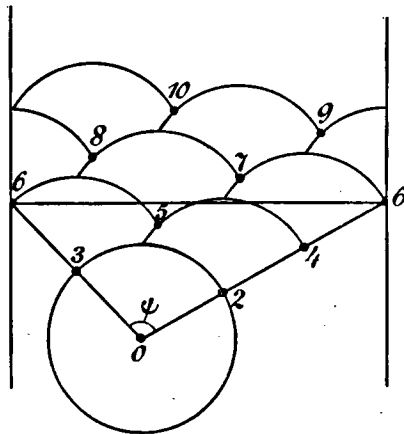


Fig. 9a. System $2 + 3$ auf dem Zylinder, stumpfwinklig.

senkrecht darauf die Linie, nach welcher wir uns den Zylinder aufgeschnitten denken. Ziehen wir um 2, 3, 4 u. s. w. ebenfalls Kreise oder Kreisbogen mit demselben Radius, so können wir das System ohne weitere Schwierigkeiten beliebig weit ausdehnen.

Wenn wir den Winkel ψ etwas anders gewählt hätten, so wäre eine ganz andere Figur entstanden (Fig. 9b); die

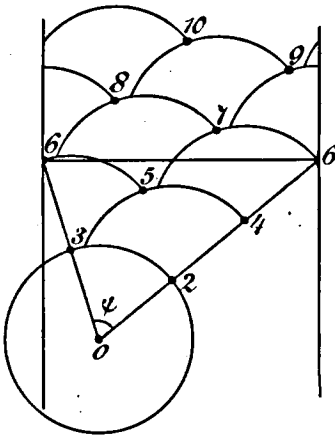


Fig. 9b. System 2 + 3 auf dem Zylinder, spitzwinklig.

Bezeichnung des Systems als 2 + 3 bietet also noch eine Möglichkeit starker Variation. Es ist nun leicht einzusehen, dass, wenn ψ grösser wird als 120° , das Organ 5 auch auf dem Kreis um 0 zu liegen kommt, dass somit ein anderer Kontakt auftritt als der gewünschte; und wenn ψ kleiner wird als 60° , kommt 3 innerhalb des Kreises um 2, was ebenfalls den Voraussetzungen nicht entspricht. Aus diesen Gründen sind 120° und 60° die äus-

sersten Grenzen des Winkels ψ .

Aus den Figuren geht zugleich deutlich hervor, dass die Beziehung zwischen dem Radius R , dem Winkel der Kontaktparastichen ψ und dem Umfang des Stengels, den wir der Einfachheit halber $= 1$ setzen, durch folgende Gleichung angegeben wird:

$$4 R^2 + 9 R^2 - 12 R^2 \cos \psi = 1.$$

Oder wenn wir den allgemeinen Fall des Kontaktes $m + n$ statt 2 + 3 nehmen: $m^2 R^2 + n^2 R^2 - 2 m n R^2 \cos \psi = 1$

folglich
$$R^2 = \frac{1}{m^2 + n^2 - 2 m n \cos \psi}.$$

Hieraus wird es klar, weshalb durch Annahme eines Winkels ψ alles weitere bestimmt ist, wie die Konstruktion zeigte. Für die äusseren Grenzen von ψ , 60° und 120° gibt dieses für das betrachtete System $2 + 3$ dass $R = 0,38$ bzw. $R = 0,23$ ist, für $\psi = 90^\circ$ wird es $R = 0,28$.¹⁾

Fangen wir nun die Betrachtung der acht besonderen obengenannten Systeme mit den beiden dreizähligen Systemen $1 + 1 + 2$ und

$1 + 2 + 3$ an, so gehören beide zur Hauptreihe. In Fig. 10 sind sie dargestellt, sie sind wie oben bemerkt, ganz genau bestimmt.

Der Parastichenwinkel ist 120° zwischen den beiden niedrigsten, 60° zwischen diesen und der höchsten Parastichenart.

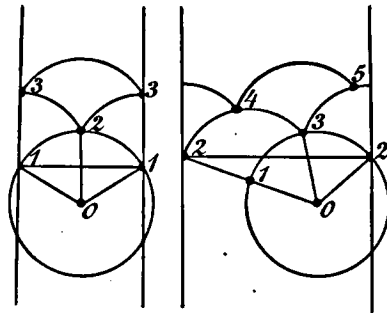


Fig. 10. Die Systeme $1 + 1 + 2$ und $1 + 2 + 3$ auf dem Zylinder.

In zweiter Linie betrachten wir die drei naheverwandten Systeme $1 + 1$, $2 + 2$ und $3 + 3$. Die beiden letzten sind wirtelige Systeme, das erste nimmt eine eigentümliche Sonderstellung ein, indem es sowohl mit den wirteligen als mit den spiraligen Systemen wichtige Eigenschaften gemeinsam hat. Von allen dreien gibt Fig. 11 uns zwei Darstellungen, die eine (obere) mit einem Parastichen-

1) Dieselben Zahlen findet man schon bei van Iterson l. c. S. 37, 38 ($2 + 3$ rechtwinklig $b = 0,27735$, $1 + 2 + 3$ $b = 0,37797$ und $2 + 3 + 5$ $b = 0,22942$). Weil er unter b den Kreisdurchmesser versteht, so ist die Berechnung seines Faktors b derjenigen der Radien meiner linear doppelt so grossen Kreise gleich. Van Iterson geht dabei aber nicht von den einfachen Verhältnissen zwischen Parastichenwinkel, System und relativem Kreisdurchmesser aus, sondern vergleicht den relativen Kreisdurchmesser mit der Divergenz. Weil die Divergenz etwas ganz Unwesentliches ist, wird die mathematische Behandlung dadurch sehr erschwert.

winkel, der sich 60° nähert, der andere mit fast 120° . Die Numerierung der Punkte ist die aus den Koordinationszahlen abgeleitete; wir erhalten bei $2 + 2$ und $3 + 3$

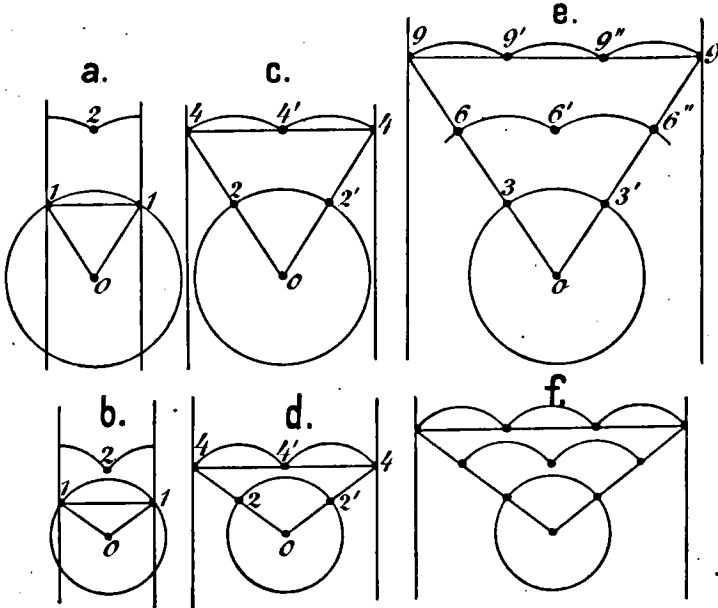


Fig. 11. Die Systeme $1 + 1$, $2 + 2$ und $3 + 3$ auf dem Zylinder, spitzwinklig (a, c und e) und stumpfwinklig (b, d und f). Durch ein Versehen ist die Bezifferung in f, welche derjenigen in e gleich sein sollte, fortgelassen.

dabei zwei bzw. drei gleiche Zahlen, dagegen wird von den natürlichen Zahlen nur die Hälfte bzw. der dritte Teil verwendet. ¹⁾ Die Konstruktion ist genau dieselbe wie

1) Man könnte natürlich ebenfalls bei c und d wie folgt beziffern: 0, 0', 1, 1', 2, 2', bei e und f 0, 0', 0'', 1, 1', 1'', u. s. w. Diese Bezeichnungsweise wird von den Bravais angewandt, ebenfalls von Schwendener, Delpino, van Iterson und anderen. Ich schliesse mich hierbei ganz der Bezeichnungsweise Church, an, welche den Vorteil hat, dass man auf n -zähligen Parastichen immer mit n abzählt, während auch Übergänge zwischen Wirtel- und Spiralstellungen sich so besser beziffern lassen.

wir sie oben für $2 + 3$ fanden; man muss hier nur bedenken, dass die zwei mit 2 bezeichneten Punkte in c und d verschieden sind, ebenso wie in e und f die drei mit 6 bezeichneten Punkte alle drei verschieden sind; erst bei Organ $m \times n$ bekommen wir den nämlichen Punkt zweimal, sodass die Verbindungslinie die Peripherie des Stengels erkennen lässt.

Alle diese drei Systeme haben nun die Eigenschaft, dass die Divergenz eine ganz bestimmte ist, sich also nicht mit ψ ändert; bei den spiraligen Stellungen ist das wohl der Fall. Alle drei Stellungen sind in der Natur sehr oft verwirklicht (abwechselnd, dekussat und dreigliedrig wirtelig); diejenige von Fig. 11b ist nur sehr wenig von $1 + 1 + 2$ (Fig. 10) verschieden.

Es bleiben uns jetzt noch die zweizähligen Systeme $1 + 2$, $1 + 3$ und $2 + 3$ übrig, von denen das zweite uns am meisten beschäftigen wird. Das System $2 + 3$ ist schon in Fig. 9 in zwei Formen abgebildet; von $1 + 2$ und $1 + 3$ gibt Fig. 12 je zwei Darstellungen. In allen drei Systemen wird mit ansteigendem Winkel ψ die Divergenz geändert.

Betrachten wir nun, in welcher Weise der Ort des Punktes $m + n$ bedingt wird. Dieser Ort ist der Schnittpunkt zweier Kreisbogen, welche den Kreisen um m und um n angehören. Diese Kreisbogenteile sind von sehr ungleicher Länge; in Fig. 12a entsteht Punkt 3 auf dem Schnittpunkt von einem grossen Kreisbogen des Kreises um 2 und einem sehr kleinen Teil des Kreises um 1. Der Schnittpunkt muss natürlich der niedrigste Punkt beider Kreisbogenstücke sein, weil sonst dem in unserm Sinne abgeänderten Hofmeisterschen Gesetz, dass die Blattzentren an den niedrigsten freien Stellen entstehen, nicht genügt wird. Bei $1 + 2$ ist dieses nun stets der Fall,

Um den Entstehungsort genauer bestimmen zu können, gebe ich Fig. 13, wo der Kreis um 1 aus Fig. 12 *d* gesondert und etwas grösser dargestellt worden ist. Der Kreisbogen, auf dem Punkt 4 entstehen muss, ist derjenige Teil des Kreises, der von den Kreisen um 2 und um 3 an der oberen Kreishälfte freigelassen wird. Aus Fig. 13 ist sofort ersichtlich, dass ganz allgemein dieser Bogen eine Bogenlänge von $\psi - 60^\circ$ haben muss; wenn $\psi = 60^\circ$, folglich der Kontakt dreizählig ist, so ist die Bogenlänge $= 0$ und die Stelle ein ganz bestimmter Punkt geworden. Der Bogen $\psi - 60^\circ$ neigt nun teils nach rechts, teils nach links, und zwar in Fig. 13 zum kleineren Teil nach rechts. Wenn der Kontakt 1 + 3 sein soll, so muss 4 immer an der nach Organ 3 gekehrten (linken) Seite auftreten, weil sonst nicht 1 + 3 sondern 2 + 3 entstehen würde. Es ist nun nicht schwer, den Bogen $\psi - 60^\circ$ durch eine durch 1 gehende Orthostiche in zwei Teile zu zerlegen, und dann die beiden Teile, die wir p und q nennen können, gesondert zu berechnen. Sei p der linke, nach 3 neigende Teil (also mit der „guten“ Neigung) und q der rechte (mit der „falschen“ Neigung), und nennen wir weiter

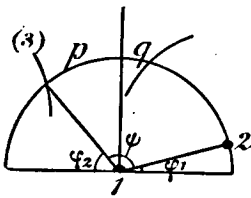


Fig. 13. Der Kreis um 1 aus Fig. 12 *d* gesondert.

die Winkel, die die Parastichen mit der horizontalen Linie machen φ_1 (den kleineren) und φ_2 (den grösseren) so ist

$$q = 90^\circ - (\varphi_1 + 60^\circ)$$

$$\text{und } p = 90^\circ - \varphi_1.$$

Ausserdem ist $\varphi_1 + \varphi_2 = 180 - \psi$.

Die Winkel φ_1 und φ_2 stehen zueinander in einem leicht erkennbaren Verhältnis; das Regelmass des Systems bringt mit sich, dass Punkt 4 dreimal so hoch über der durch 1 gehenden Horizontalen liegt als 2; somit ist

$$\frac{\sin \varphi_1}{\sin \varphi_2} = \frac{1}{3}; \text{ allgemein } \frac{\sin \varphi_1}{\sin \varphi_2} = \frac{m}{n},$$

wenn $m + n$ das Kontaktverhältnis angibt.

Hieraus lässt sich ableiten:

$$\frac{\sin \varphi_2 + \sin \varphi_1}{\sin \varphi_2 - \sin \varphi_1} = \frac{\operatorname{tg} \frac{1}{2} (\varphi_2 + \varphi_1)}{\operatorname{tg} \frac{1}{2} (\varphi_2 - \varphi_1)} = 2$$

$$\operatorname{tg} \frac{1}{2} (\varphi_2 - \varphi_1) = \frac{1}{2} \cot \frac{1}{2} \psi.$$

Für jeden Wert von ψ lässt sich mit dieser Formel und der Beziehung $\varphi_1 + \varphi_2 = 180 - \psi$ der Wert von φ_1 und φ_2 berechnen, sodass p und q dann ebenfalls bekannt sind. Auf diese Weise bestimmte ich folgende Zahlen:

KONTAKT 1 + 3.

Parastichen- winkel ψ .	φ_1 .	φ_2 .	p	q	$p : q$.
60°	unmögl.	unmögl.	—	—	—
75°	19° 35'	85° 25'	4° 35'	10° 25'	0,4
80°	19° 13'	80° 47'	9° 13'	10° 47'	0,9
82° 30'	19° 4'	78° 26'	11° 34'	10° 56'	1,1
85°	18° 53'	76° 7'	13° 53'	11° 7'	1,2
90°	18° 26'	71° 34'	18° 26'	11° 34'	1,5
97° 30'	17° 34'	64° 56'	25° 4'	12° 26'	2,0
105°	16° 31'	58° 29'	31° 31'	13° 29'	2,3
112° 30'	15° 17'	52° 13'	37° 47'	14° 43'	2,6
120°	13° 54'	46° 6'	43° 54'	16° 6'	2,7

Hieraus ergibt sich, dass erst, wenn der Parastichenwinkel ψ etwa 82° ist, die Konstruktion theoretisch richtig

gemacht werden kann, denn erst dann ist die Stelle, an der Punkt 4 bei $1 + 3$ entstehen muss, der niedrigste freie Punkt des Kreises um 1.

Damit ist aber noch nicht gesagt, dass, wenn es Pflanzen mit zylindrischen Vegetationskegeln gibt, $1 + 3$ wirklich mit einem Parastichenwinkel von z. B. 85° oder 90° entstehen wird. Denn wir müssen uns dabei wohl vergegenwärtigen, dass in den Pflanzen nie eine so regelmässige Bildung wie bei den mathematischen Konstruktionen vorkommen wird; kleinere und grössere Unregelmässigkeiten werden immer vorkommen. Ich muss nun ganz besonders betonen, dass $1 + 3$ mit z. B. 90° Parastichenwinkel noch immer sehr „instabil“ sein wird. Denn wenn auch nur ein einziges Mal durch irgend eine Unregelmässigkeit ein Blatt an der verkehrten Seite des Bogens entsteht, so müssen auch alle weiteren Blätter an dieser verkehrten Seite entstehen, m. a. W. das System $1 + 3$ ändert sich in $2 + 3$. In Fig. 14 ist ein System $1 + 3$ mit rechtwinkliger Kreuzung der Parastichen dargestellt, bei dem das Blatt 4 an der rechten Seite des Bogens statt an der linken eingezeichnet worden ist. Durch Einzeichnen des Kreises um 4 ist der Punkt 5 gefunden,

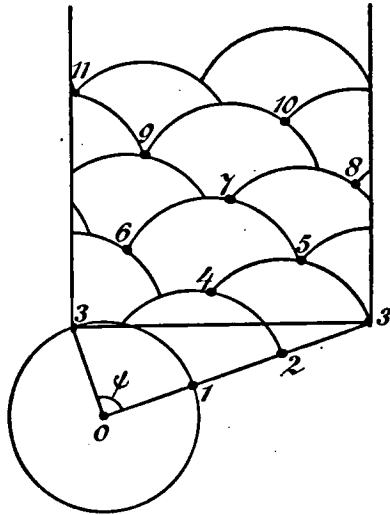


Fig. 14. Rechtwinkliges System $1 + 3$, dass durch einmaliges Auftreten eines Organs (in der Konstruktion 4) an den verkehrten Seite, in $2 + 3$ übergeht,

u. s. w., die resultierende Stellung ergibt sich als eine unregelmässige im mathematischen Sinn, botanisch ist sie aber regelmässig $2 + 3$, und sie kann beliebig weit so fortgesetzt werden.

Erst wenn der Parastichenwinkel noch grösser wird, wird p so gross im Verhältnis zu q , dass ein Entstehen an der verkehrten Seite, mithin ein Übergang in $2 + 3$ nicht mehr zu befürchten ist.

Dieses meines Erachtens sehr wichtige Ergebnis ist bisher von den Blattstellungstheoretikern immer übersehen worden, obwohl es aus den Schwendener-van Itersonschen Hypothesen ebenfalls abgeleitet werden kann. Bevor wir die Konsequenzen für die Theorie ganz würdigen können, wird es natürlich nötig sein, das Ergebnis nachzuprüfen für die kegelförmigen und ebenen Scheitel; zuerst möchte ich aber den Fall betrachten, dass die Kreise im Verhältnis zu dem Stengelumfang kleiner sind als wir bisher annahmen, sodass die Koordinationszahlen der Parastichen z. B. bis 10 ansteigen können. Ausserhalb der acht oben betrachteten Systeme sind dann noch eine ganze Menge andere möglich. Wir können nun gleich bemerken, dass alle solche Systeme $m + n$, bei denen n grösser ist als $2m$, für kleine Parastichenwinkel nicht möglich sind; der Parastichenwinkel, für welchen das System möglich wird, muss um so grösser sein je nachdem n grösser ist im Verhältnis zu m . Das System $1 + 4$ z. B. wird noch weniger wahrscheinlich sein als $1 + 3$; wirklich ist hier für $\psi = 120^\circ$ das Verhältnis $\frac{p}{q}$ noch erst 2,1; sogar an der äussersten Grenze ist das System also noch einigermassen labil. Ein System wie z. B. $4 + 9$ ist dagegen zum grössten Teil sehr gut möglich; in der Nähe von $\psi = 60^\circ$ ist auch dieses aber nicht zu verwirklichen. Das rührt daher, dass, wenn $\psi = 60^\circ$, $\varphi_1 + \varphi_2$ zusammen 120°

sein müssen. Der $\sin \varphi_2$ kann natürlich höchstens $= 1$ sein; wenn nun $\frac{n}{m} = 2$ oder grösser als 2 ist, so kann $\sin \varphi_1$ also höchstens 0,5 sein, φ_1 also höchstens 30° . Da nun $\varphi_1 + \varphi_2 = 120^\circ$ sein müssen, wird φ_2 mehr als 90° werden; dieses widerspricht aber den Annahmen einer jeden Anschlusstheorie, wie vielleicht am besten aus Fig. 12c hervorgeht. Dort ist wirklich φ_2 grösser als 90° , hierdurch muss aber $1 + 3$ auch sofort in $2 + 3$ übergehen.

Lassen wir die Systeme, wo $\frac{n}{m}$ grösser als 2 ist, einstweilen weg, so bleiben noch folgende zweizähligen Kontakte übrig:

2 + 4	3 + 5	3 + 6	4 + 7	4 + 8	5 + 9	5 + 10
3 + 4	4 + 5	4 + 6	5 + 7	5 + 8	6 + 9	6 + 10
4 + 4	5 + 5	5 + 6	6 + 7	6 + 8	7 + 9	7 + 10
		6 + 6	7 + 7	7 + 8	8 + 9	8 + 10
				8 + 8	9 + 9	9 + 10
						10 + 10

und natürlich ebenso eine ganze Menge dreizählige, die man aus obenstehenden Zahlen durch Addition herleiten kann: aus $2 + 4$ erhält man $2 + 4 + 6$ u. s. w. Lassen wir die dreizähligen Kontakte, welche hier keiner weiteren Besprechung bedürfen, fort, so können wir die zweizähligen Kontakte mit den 6 von S. 197 auch so ordnen:

Stellungen der Hauptreihe	1 + 1, 1 + 2, 2 + 3, 3 + 5, 5 + 8.
Wirtelige Stellungen	2 + 2, 3 + 3, 4 + 4, 5 + 5, 6 + 6, 7 + 7, 8 + 8, 9 + 9, 10 + 10.
Bijugate Systeme	2 + 4, 6 + 8, 6 + 10, 8 + 10.
Trijugate Systeme	3 + 6, 6 + 9.

Multijugate Systeme	4 + 8, 5 + 10.
Anomale Systeme	3 + 4, 4 + 5, 4 + 7, 5 + 6, 5 + 7, 5 + 9, 6 + 7, 7 + 8, 7 + 9, 7 + 10, 8 + 9, 9 + 10.

Alle diese Systeme kommen wahrscheinlich in der Natur vor, wir finden z. B. bei Church von den genannten anomalen Systemen schon sieben verzeichnet, nämlich 3 + 4, 4 + 5, 5 + 6, 6 + 7, 7 + 8, 8 + 9, 9 + 10. Ausser diesen Systemen und denjenigen mit noch höheren Zahlen sind dann noch solche möglich, bei denen $\frac{n}{m}$ grösser als zwei ist; diese allerdings nur mit grösseren Parastichenwinkeln.

Von allen diesen Systemen auf dem Zylinder ist, wie gesagt, das Verhältnis zwischen Koordinationszahlen, Parastichenwinkel und Radius der Verbreitungskreise leicht zu berechnen; ich lasse die bezüglichen Zahlen in nachstehender Tabelle folgen, unter Hinzufügung der Zahlen für einige „unwahrscheinlichen“ Systeme, wo das Verhältnis von $\frac{n}{m}$ grösser als 2 ist. Diese Tabelle ist bei der Anfertigung von Konstruktionen insoweit von Nutzen, weil sie uns die Grösse der Radien der Kreise angibt, welche man wählen muss, um eine Figur zu erhalten, deren Grösse sich von vornherein ungefähr angeben lässt. Wenn ich ein System 3 + 5 so zeichnen will, dass der „Stengelumfang“, also die Breite der Figur, z. B. 10 cm ist, so muss ich den Kreisen 17 mm Radius geben und $\psi = 90^\circ$ nehmen, oder auch $\psi = 120^\circ$ und die Radien = 14 mm. Letzterer Wert gibt den höheren dreizähligen Kontakt 3 + 5 + 8, der Wert 0,23 und $\psi = 60^\circ$ den niedrigeren dreizähligen Kontakt 2 + 3 + 5.

GRÖSSE DES RADIUS DER VERBREITUNGSKREISE FÜR SYSTEME
AUF DEM ZYLINDER.

SYSTEM.		Parastichenwinkel ψ			SYSTEM.		Parastichenwinkel ψ		
		60°	90°	120°			60°	90°	120°
Hauptreihe.	1 + 1	1,00	0,71	0,58	Multi- jugate S.	4 + 8	0,14	0,11	0,09
	1 + 2	0,58	0,45	0,38		5 + 10	0,12	0,09	0,08
	2 + 3	0,38	0,28	0,23	Anomale Systeme.	3 + 4	0,28	0,20	0,16
	3 + 5	0,23	0,17	0,14		4 + 5	0,22	0,16	0,13
	5 + 8	0,14	0,11	0,09		4 + 7	0,16	0,12	0,10
Wirtelige Systeme.	2 + 2	0,50	0,35	0,29		5 + 6	0,18	0,13	0,10
	3 + 3	0,33	0,24	0,19		5 + 7	0,16	0,12	0,10
	4 + 4	0,25	0,18	0,14		5 + 9	0,13	0,10	0,08
	5 + 5	0,20	0,14	0,12		6 + 7	0,15	0,11	0,09
	6 + 6	0,17	0,12	0,10		7 + 8	0,13	0,09	0,08
	7 + 7	0,14	0,10	0,08		7 + 9	0,12	0,09	0,07
	8 + 8	0,12	0,09	0,07		7 + 10	0,11	0,08	0,07
	9 + 9	0,11	0,07	0,06		8 + 9	0,12	0,08	0,07
	10 + 10	0,10	0,07	0,06		9 + 10	0,10	0,07	0,06
Bijugate S.	2 + 4	0,29	0,22	0,19	„Unwahrscheinliche“ Systeme.	1 + 3	0,38	0,32	0,28
	6 + 8	0,14	0,10	0,08		2 + 5	0,23	0,19	0,16
	6 + 10	0,11	0,09	0,07		3 + 7	0,16	0,13	0,11
	8 + 10	0,11	0,08	0,06		3 + 8	0,14	0,12	0,10
Triju- gate S.	3 + 6	0,19	0,15	0,13		4 + 9	0,13	0,10	0,09
	6 + 9	0,13	0,09	0,08		4 + 10	0,11	0,09	0,08

§ 2. Systeme auf der Kegelfläche und auf der Ebene.

Die im vorigen Paragraphen erhaltenen Ergebnisse müssen, wie schon im ersten Kapitel bemerkt wurde, an den Verhältnissen auf Kegelflächen nachgeprüft werden. Es hat sich dabei leider herausgestellt, dass die rein mathematischen Betrachtungen, welche ich am liebsten ganz aus dieser Arbeit verbannt hätte, hier durch ein Hintertürchen sich wieder einschlichen; für den der Mathematik abholden Leser kann ich nur bemerken, dass er diesen Paragraphen am besten übergeht und dass er sich damit begnügen kann zu erfahren, dass die im vorigen Paragraphen gewonnenen Ergebnisse hier im allgemeinen, wenn auch nicht ganz, bestätigt werden.

Die ganz flachen Vegetationskegel können wir natürlich als Kegel mit einem Gipfelwinkel von 180° betrachten, sodass wir Kegel und Ebene zusammen besprechen können.

Im ersten Kapitel haben wir nun schon erkannt, dass die Grösse der Verbreitungskreise in diesen Systemen der Entfernung vom Gipfelpunkt des Kegels proportionell gestellt werden muss; wir müssen also solche Systeme betrachten, wie sie von van Iterson als „ähnliche“ Systeme definiert worden sind.¹⁾ Es wird sich aber herausstellen, dass die von van Iterson gemachten Konstruktionen von uns nicht benutzt werden können; die verschiedenen Voraussetzungen, welche seinen und unseren Betrachtungen zu Grunde liegen, führen hier im Gegensatz zu dem, was wir bei den Zylindern fanden, zu ganz anderen Formeln und anderen Konstruktionen.

Von vornherein steht es sogar nicht einmal fest, ob es wirklich möglich ist, „ähnliche“ Punktsysteme zu konstru-

1) van Iterson l. c. S. 95 und 112.

ieren, welche unseren Voraussetzungen genügen, d. h. welche so beschaffen sind, dass, wenn wir um alle Punkte Kreise herumziehen deren Radien der Entfernung vom Konstruktionsmittelpunkt proportionell sind, jeder Punkt den niedrigsten (d. h. am meisten vom Konstruktionsmittelpunkt entfernten) freien Ort darstellt, der von den zwei sich darunter befindenden Kreisen freigelassen wird. Dass dieses möglich ist, folgt aber hinreichend aus untenstehenden Darlegungen.

Um nun zu einer Methode, um solche Systeme zu konstruieren, welche für das Studium natürlich unumgänglich notwendig ist, zu gelangen, betrachten wir zunächst Fig. 15. Der mehr als 180° umfassende Kreissektor MAB stellt die abgerollte Kegeloberfläche dar, der Kreis um Punkt O einen der Verbreitungskreise. Wenn nun ein System $m + n$ existieren wird, so müssen auf der Peripherie des Verbreitungskreises zwei andere Kreismittelpunkte liegen, deren Rangzahlen m bzw. n sein müssen. Wenn das System ein regelmässiges sein soll, so muss Mm zu MO stehen wie $a_m : 1$; a ist darin eine Zahl zwischen 0 und 1, welche das Verhältnis der Entfernungen MO und $M1$ angibt, oder auch das Verhältnis der Radien R_0 und R_1 , welche den Kreisen um O und 1 angehören. Diesen Faktor a nennt van Iterson das *Hauptverhältnis*.

Ebenso ist es deutlich, dass $\frac{MO}{Mn} = \frac{1}{a_n}$ ist.

Betrachten wir nun die beiden Dreiecke MmO und MO_n , so können wir, wenn wir den grösseren Winkel mMO α und den kleineren Winkel OMn β nennen, sagen, dass

$$R_0^2 = MO^2 + MO^2 \cdot a^{2m} - 2MO \times MO \cdot a^m \cos \alpha$$

$$\text{und } R_1^2 = MO^2 + MO^2 \cdot a^{2n} - 2MO \times MO \cdot a^n \cos \beta$$

Setzen wir weiter $MO = \varrho_0$, $Mm = \varrho_m$, $Mn = \varrho_n$, so ist:

$$\varrho_0^2 + \varrho_0^2 a^{2m} - 2\varrho_0^2 a^m \cos \alpha = \varrho_0^2 + \varrho_0^2 a^{2n} - 2\varrho_0^2 a^n \cos \beta$$

mithin $a^{2m} - 2a^m \cos \alpha = a^{2n} - 2a^n \cos \beta$.

chend kleiner. Nennen wir mit van Iterson den Gipfelwinkel der abgerollten Kegelfläche N , so ist $N = \text{dem Sinus des halben Gipfelwinkels des Kegels} \times 360^\circ$ C. 1)

Unsere beide Gleichungen sind also:

$$a^{2m} - 2 a^m \cos \alpha = a^{2n} - 2 a^n \cos \beta$$

$$n \alpha + m \beta = N.$$

Wenn wir einen bestimmten Kegel wählen, so ist N also bestimmt, und wir haben zwei Gleichungen mit drei Unbekannten; eine jede der Unbekannten kann also willkürlich angenommen werden (innerhalb gewisser Grenzen) und die beiden anderen können dann berechnet werden. Theoretisch ist also eine unendliche Reihe von zahlenmässigen Lösungen des Problems möglich; die gefundenen Zahlen stellen uns dann in den Stand, die Konstruktionen auszuführen. Praktisch begegnen wir einigen, allerdings nicht unüberwindlichen Schwierigkeiten, welche aus der Form der Gleichungen hervorgehen. Wir können dieses am besten an einem Beispiel klar legen. Ich wähle das System $3 + 5$ und $N = 360^\circ$, also die Ebene. Wir haben also:

$$a^6 - 2 a^3 \cos \alpha = a^{10} - 2 a^5 \cos \beta, \text{ oder}$$

$$a^3 - 2 \cos \alpha = a^7 - 2 a^2 \cos \beta.$$

Weil $5\alpha + 3\beta = 360^\circ$, so ist

$$\beta = 120^\circ - \frac{5}{3} \alpha.$$

Fügen wir dieses ein, so erhalten wir

$$a^7 - a^3 - 2 a^2 (\cos 120^\circ \cos \frac{5}{3} \alpha + \sin 120^\circ \sin \frac{5}{3} \alpha) + 2 \cos \alpha = 0$$

$$a^7 - a^3 + a^2 \cos \frac{5}{3} \alpha - 1,732 a^2 \sin \frac{5}{3} \alpha + 2 \cos \alpha = 0.$$

Setzen wir nun willkürlicherweise $\alpha = 50^\circ$, so wird letztere Gleichung

$$a^7 - a^3 - 1,601 a^2 + 1,286 = 0;$$

durch Probieren findet man für a dann 0,785. Dieses Probieren geht z. B. so. Man setzt versuchsweise

1) Van Iterson l. c. S. 142.

$a = 0,8$ und findet dann ¹⁾ für die Gleichung $-0,040 = 0$. Setzt man dagegen $a = 0,7$ so findet man $0,241 = 0$. Die Lösung liegt also zwischen $0,8$ und $0,7$, und zwar näher bei $0,8$ als bei $0,7$. $a = 0,77$ ergibt dann $+0,041 = 0$, $a = 0,785$ dagegen $-0,001 = 0$; dieses ist also hinreichend genau die Lösung der Gleichung.

Es muss nun möglich sein, eine Konstruktion eines Systems 3 + 5 auf einer Ebene auszuführen, ausgehend von den Werten

$$a = 0,785 \quad \alpha = 50^\circ \quad \beta = 36^\circ 40'.$$

In Fig. 16¹⁾ ist eine solche ausgeführt worden; sie ist auf folgende Weise erhalten. Der Punkt 0 ist willkürlich auf der Peripherie eines Kreises mit willkürlichem Radius (in der Figur 4 cm) gewählt worden. An der rechten Seite des Radius M 0 ist ein Winkel $\alpha = 50^\circ$ abgesetzt, an der linken Seite ein Winkel β . Die Punkte 3 und 5 liegen nun auf den so erhaltenen Radien und zwar so, dass $\varrho_3 = a^3 \times 4$ cm, $\varrho_5 = a^5 \times 4$ cm ist. Durch die Punkte 3 und 5 ist dann ein Kreis um 0 gezeichnet worden; dass dieses geschehen kann, ist der Beweis dafür, dass die Rechnung stimmt. Sonst würde natürlich im allgemeinen ein Kreis um 0 durch 3 nicht auch durch 5 gehen. Um 3 und 5 beschreibt man nun wieder Kreise mit den Radien $R \times a^3$ und $R \times a^5$; nachdem R aus der Konstruktion zu finden ist, bietet dieses keine Schwierigkeiten. Alle weiteren Punkte bestimmt man nun in

1) Diese und die folgenden rechnerischen Arbeiten wurden mir durch die Benutzung der Crelleschen Rechentafeln (Berlin, Georg Reimer) ermöglicht; um diese ganz ausnutzen zu können, ist es erforderlich, keine Logarithmen zu benutzen, also auch die natürlichen trigonometrischen Zahlen statt deren Logarithmen zu nehmen. Das häufige Übergehen von Logarithmen auf natürliche Zahlen und umgekehrt fällt dabei dann fort, zu grosser Vereinfachung der Rechnung.

ähnlicher Weise; 6 liegt auf einem Radius, der um α von 3 abweicht, 1 auf einem Radius, der um β von 6 abweicht u. s. w. Dass die Beziehung $5\alpha + 3\beta = 360^\circ$ hier auch stimmt, ist aus der Figur ebenfalls zu erkennen; wenn

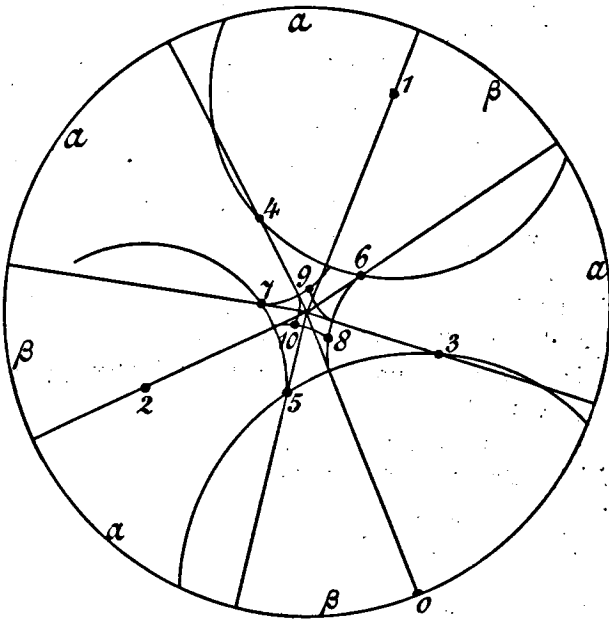


Fig. 16. System 3 + 5 auf der Ebene, $\alpha = 0,785$.

Organ 15 ($= 3 \times 5$) noch hineingezeichnet wäre, hätten die fünf Winkel α nebeneinander gestanden; weil nur 10 Organe gezeichnet sind, konnte das nicht geschehen.

Die Organe 1 bis 4, welche zum Teil auf anderen Kreisen noch unterhalb 0 ruhen müssen, sind, weil diese Kreise nicht gezeichnet wurden, scheinbar willkürlich gestellt; bei 5—10 ist dagegen deutlich, wie jeder Mittelpunkt in seiner Lage von den älteren Kreisen bedingt wird.

Man kann nun natürlich in ähnlicher Weise eine Kon-

struktions anfertigen, wenn man ausgeht von $\alpha = 60^\circ$; man findet dann $\beta = 20^\circ$, $a = 0,633$. Es ist aber sofort klar, dass α nicht grösser als 72° sein kann und nicht kleiner als 45° , weil sonst der Gleichung $5\alpha + 3\beta$ nicht genügt werden kann unter der Voraussetzung, dass α grösser ist als β .

Wenn man nun aber in dieser Weise mehrere Fälle untersucht, so findet man, dass die Grenzen für α noch enger sind, weil schon eher ein dreizähliger Kontakt erreicht wird; $2 + 3 + 5$ für hohe Werte von α , $3 + 5 + 8$ für niedrige. Sobald man aber nicht mehr $N = 360^\circ$ setzt, sondern z. B. 270° , 180° oder 90° , so ist die Möglichkeit gegeben, eine Fülle von anderen Konstruktionen anzufertigen mit den verschiedensten Werten von α und β .

Für das Studium dieser Systeme und deren rasche Übersicht war es nun unerlässlich, eine Methode zu besitzen, um die dreizähligen Kontakte berechnen und konstruieren zu können.

Welche sind nun die Bedingungen, denen α , a und β genügen müssen, um einen dreizähligen Kontakt zu ergeben? In Fig. 17 ist dieses klar ersichtlich: die Radien R_m und R_n müssen so bemessen sein, dass $m + n$ gerade auf den Kreis um 0 zu liegen kommt. In den Dreiecken $m M 0$, $0 M n$ und $(m + n) M 0$ haben wir dann wieder, genau wie auf S. 213 die Beziehungen

$$R_m^2 = \varrho_0^2 + \varrho_m^2 - 2 \varrho_0 \varrho_m \cos \alpha$$

$$R_n^2 = \varrho_0^2 + \varrho_n^2 - 2 \varrho_0 \varrho_n \cos \beta$$

$$R_j^2 = \varrho_0^2 + \varrho_m^2 + \varrho_n^2 - 2 \varrho_0 \varrho_{m+n} \cos \gamma.$$

Die Dreiecke $m M 0$ und $(m + n) M n$ sind ebenfalls

ähnlich, weil $\frac{m M}{(m + n) M} = \frac{M 0}{M n} = \frac{0 m}{n (m + n)} = a^n$.

Mithin ist $\angle (m + n) M n = \alpha$ und $\angle \gamma = \alpha - \beta$. Wir haben also:

$$a^{2m} - 2a^m \cos \alpha = a^{2n} - 2a^n \cos \beta = a^{2(m+n)} - 2a^{m+n} \cos (\alpha - \beta).$$

Weiter ist nach wie vor

$$n\alpha + m\beta = N.$$

Wenn wir ein bestimmtes N wählen, so haben wir also drei Gleichungen mit drei Unbekannten (a , α und β),

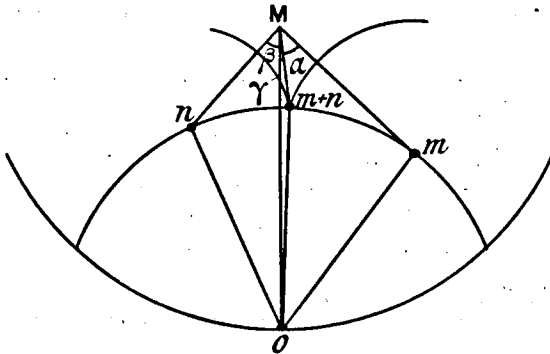


Fig. 17. Teil eines dreizähligen Kontaktsystemes auf einer abgerollten Kegelfläche.

mithin also nur eine einzige Lösung. Wenn man nun für einen bestimmten dreizähligen Kontakt, wie $3 + 5 + 8$ und $N = 360^\circ$ in derselben Weise wie oben eine zahlenmässige Bestimmung versucht, so stösst man auf grosse Schwierigkeiten, welche in der Form der Gleichungen liegen; die Lösung ist aber mit richtig gewählten mathematischen Hilfsmitteln immerhin möglich. Auf meine diesbezügliche Bitte hat mein seitdem verstorbener Vater, Prof. Dr. P. H. Schoute, die Formeln dazu gegeben und zwar in solcher Form, dass die Lösung sich ziemlich einfach auffinden lässt. Ich werde auch diese Rechnungsweise an einem Beispiel klarlegen. Ich wähle den dreizähligen Kontakt $1 + 2 + 3$ und muss nun über die Grösse von a , α und β eine Annahme machen; inwieweit

diese richtig oder falsch ist, ist von untergeordneter Bedeutung. Ich wähle nun zunächst $a = 0,9$, $\alpha = 45^\circ$, $\beta = 40^\circ$, mithin $\gamma = 5^\circ$ und $N = 130^\circ (= 2 \times 45^\circ + 1 \times 40^\circ)$. Die oben gefundenen Formeln werden hier

$$\alpha^2 - 2a \cos \alpha = \alpha^4 - 2a^2 \cos \beta = \alpha^6 - 2a^3 \cos \gamma$$

oder $a - 2 \cos \alpha = \alpha^3 - 2a \cos \beta = \alpha^5 - 2a^2 \cos \gamma$.

Wenn dies so ist, so gelten auch die Differentialformeln

$$a - 2(\cos \alpha - \sin \alpha d\alpha) = \alpha^3 - 2a(\cos \beta - \sin \beta d\beta) = \alpha^5 - 2a^2(\cos \gamma - \sin \gamma d\gamma)$$

in welchen Formeln $\cos \alpha - \sin \alpha d\alpha$ entstanden ist aus $\cos(\alpha + d\alpha)$ durch Entwicklung und Substitution von $\cos d\alpha$ durch 1. Wenn ich die oben gewählten Werte $a = 0,9$, $\alpha = 45^\circ$, $\beta = 40^\circ$, $\gamma = 5^\circ$ hier einfüge, so kann ich $d\alpha$ und $d\beta$ berechnen, wenn ich nur bedenke, dass $d\gamma = d\alpha - d\beta$ ist. Wir erhalten dann für $d\alpha = -0,448$ und für $d\beta = -0,429$.

Diese Werte müssen multipliziert werden mit 206265 $\left(= \frac{360 \times 60 \times 60}{2\pi}\right)$, oder rund 206000, um die Bogenlänge in Sekunden zu erhalten; das ergibt für $d\alpha = -25^\circ 30'$, für $d\beta = -24^\circ 33'$.

Diese Zahlen sind die erste Korrektur, welche bei $a = 0,9$ auf die gewählten Werte von $\alpha = 45^\circ$ und $\beta = 40^\circ$ anzuwenden ist; wir finden demnach die besseren Werte $\alpha = 19^\circ 30'$ und $\beta = 15^\circ 27'$, also $\gamma = 4^\circ 3'$ und $N = 54^\circ 27'$.

Wir fügen diese Werte nun abermals in die Formeln ein und erhalten neue Werte für $d\alpha$ und $d\beta$, diesmal $d\alpha = -3^\circ 40'$, $d\beta = -2^\circ 41'$, eine dritte Annäherung gibt für α noch eine Korrektur von $27'$, für β von $14'$. Die Lösung wird also nun $\alpha = 15^\circ 23'$, $\beta = 12^\circ 32'$, $\gamma = 2^\circ 51'$, $N = 43^\circ 18'$. Auch diese Lösung ist noch nicht genau; wenn man noch einige Annäherungen ausführt, wird man noch genauere Werte erhalten; man wird dann aber nicht mehr mit dreistelligen Zahlen auskommen,

sondern muss etwas genauer rechnen. Weil die Konstruktion doch nur auf höchstens 15' genaue Winkel zu zeichnen gestattet und die hier gegebene Lösung wohl auf 5' oder 10' genau ist, so ist eine solche genauere Berechnung hier nicht erforderlich.

Wenn ich nun für a nicht 0,9 sondern 0,8 nehme, so kann ich vorteilhaft von den soeben gefundenen Werten $a = 15^{\circ} 23'$, $\beta = 12^{\circ} 32'$ ausgehen und finde dann ebenfalls nach einigen Annäherungen $a = 29^{\circ} 7'$, $\beta = 24^{\circ} 12'$, $\gamma = 4^{\circ} 55'$, $N = 82^{\circ} 26'$. So kann man auch für $a = 0,7$, $a = 0,6$ u. s. w. verfahren; ich erhielt so folgende Zahlen:

DREIZÄHLIGER KONTAKT 1 + 2 + 3 AUF VERSCHIEDENEN
KEGELFLÄCHEN.

Haupt- verhältnis a .	α	β	γ	Gipfelwinkel des abgerollten Kegels N.
0,9	15° 23'	12° 32'	2° 51'	43° 18'
0,8	29° 7'	24° 12'	4° 55'	82° 26'
0,7	41° 11'	34° 53'	6° 18'	117° 15'
0,6	52° 49'	44° 43'	8° 6'	150° 21'
0,5	61° 15'	53° 59'	7° 16'	176° 29'

In Fig. 18 sind diese fünf Fälle konstruiert worden; die Betrachtung der Figuren wird vielleicht das Gefundene wesentlich verdeutlichen. Die Abnahme des Faktors a bedingt nur deshalb eine so starke Zunahme von N , weil bei kleineren Werten von a jeder Kreis so viel weiter nach dem Konstruktionsmittelpunkt vordringt, m. a. W. mit abnehmendem Hauptverhältnis nimmt das Verhältnis

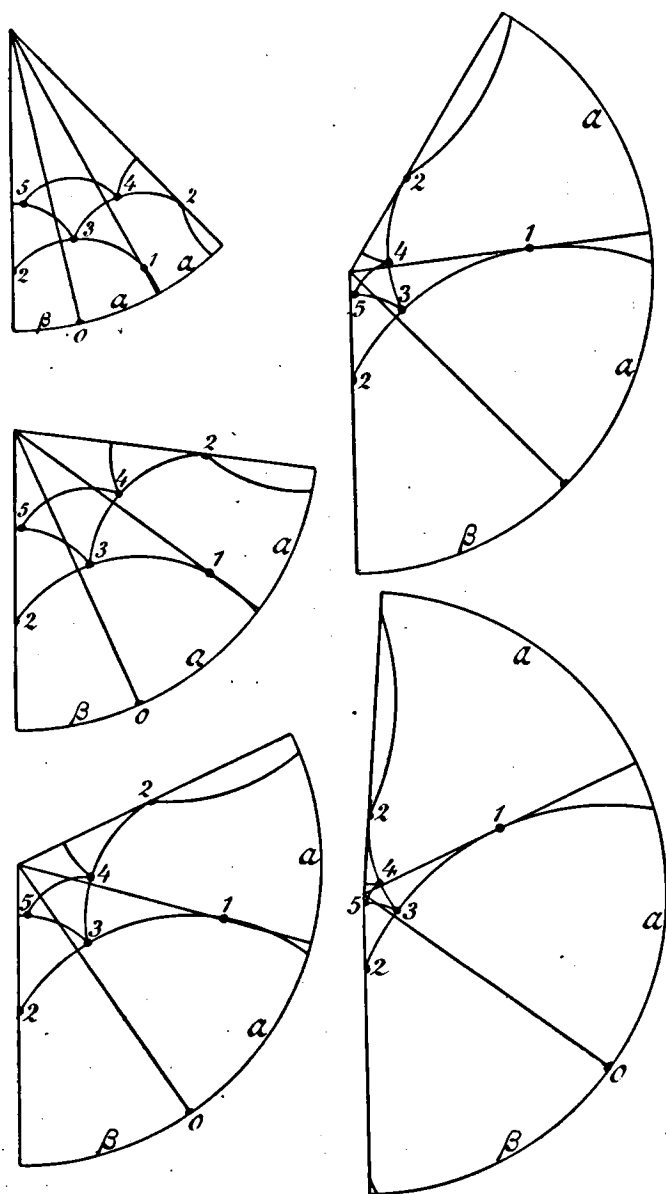


Fig. 18. Das System 1 + 2 + 3 auf verschiedenen Kegelflächen.

$\frac{R}{\varrho}$, das für alle Kreise einer Konstruktion dasselbe ist, stark zu. Theoretisch kann man mit der Abnahme von α unbeschränkt weiter gehen bis zu $\alpha = 0$, es ist aber deutlich, dass in den Pflanzen die Verbreitungskreise immer eine gewisse Entfernung von dem Vegetationspunkt einhalten, weil sonst die geringste Unregelmässigkeit das ganze System gründlich ändern würde. Aber auch theoretisch kann hier das System niemals auf sehr stumpfen Kegeln oder sogar auf der Ebene konstruiert werden. Der obere Limit des Winkels α ist offenbar 90° , dieses tritt erst ein, wenn der Kreis um 0 durch M geht, folglich $\alpha = 0$ ist. Weil nun $\alpha > \beta$ und $2\alpha + \beta = N$ ist, so ist N für $1 + 2 + 3$ jedenfalls kleiner als 270° .

Nach der anderen Seite kann α zunehmen bis 1; in diesem Fall werden alle Verbreitungskreise also gleich. Dabei werden aber zugleich α , β und γ und auch $N = 0$; wenn man nun aber nur dafür sorgt, $\varrho = \infty$ zu setzen, so werden die Verbreitungskreise dennoch nicht $= 0$, sondern von endlicher Grösse. Wir erhalten also den Zylinder, und die Formeln, welche wir für unsere Kegelsysteme benutzt haben, gehen dann auch in diejenigen der Zylindersysteme über ¹⁾.

1) Bei diesem Übergang der Formeln muss man nur dafür sorgen, alle Grössen, welche entweder ∞ oder 0 werden, daraus zu entfernen; wie aus den Figuren ersichtlich ist, behalten solche Grössen wie $\varrho_0 - \varrho_m$ oder $\varrho \sin \alpha$ ihre genau bestimmte endliche Grösse bei, auch wenn $\varrho = \infty$ und $\alpha = 0$ ist, sodass man in solchen Werten alles ausdrücken muss. Aus den Formeln

$$R_0^2 = \varrho_0^2 (1 + a^{2m} - 2a^m \cos \alpha)$$

$$R_0^2 = \varrho_0^2 (1 + a^{2n} - 2a^n \cos \beta)$$

kann man dann ableiten

$$\begin{aligned} R^2 &= p^2 + s^2 \\ R^2 &= q^2 + t^2 \end{aligned}$$

wenn p und q die relative Divergenz von m und n in Bezug auf 0 und s und t die Höhen von m und n über 0 darstellen.

Ebenso kann man durch gehörige Transformation aus der Beziehung

$$m\alpha + n\beta = N \text{ die früher benutzte Formel}$$

$$1 = R^2 (m^2 + n^2 - 2mn \cos \psi) \text{ herleiten.}$$

Wir haben also gesehen, wie man von einem bestimmten dreizähligen Kontakt, in unserem Falle $1 + 2 + 3$ durch Annahme verschiedener Werte von α , Fälle erhalten kann, welche auf verschieden stumpfen Kegeln möglich sind. Es kann nun sein, dass man nicht einen bestimmten Kontakt auf willkürlichen Kegelflächen, sondern mehrere Kontakte auf einer bestimmten Kegelfläche studieren will. Man kann z. B. Konstruktionen von den dreizähligen Kontakten der Hauptreihe auf der Ebene anfertigen wollen. Solches ist nach dem vorgehenden ebenfalls nicht schwer. Wenn ich z. B. für $2 + 3 + 5$ diejenigen Werte von α , β und γ finden will, welche $N = 360^\circ$ machen, so kann ich dabei ausgehen von den auf S. 218 für $3 + 5$ erhaltenen Werten $\alpha = 0,633$, $\alpha = 60^\circ$, $\beta = 20^\circ$. Das wird hier aber $\alpha = 0,633$, $\alpha = 80^\circ$, $\beta = 60^\circ$, weil der Winkel, der bei $3 + 5$ der grösste Winkel α war, (zwischen den Radien, auf denen Organ 0 und Organ 3) hier der kleinere Winkel β ist (zwischen 0 und 3); der kleinere Winkel β von $3 + 5$ (zwischen 0 und 5) ist hier der kleinste Winkel γ (zwischen 0 und 5). Wenn wir hier nun die Bedingung der zweizähligen Kontaktspiralen einführen, aus $3 + 5$ also $2 + 3 + 5$ machen, so finden wir nach obiger Berechnung, nach einigen Annäherungen, $\alpha = 63^\circ 52'$, $\beta = 59^\circ 40'$, also $N = 310^\circ 56' (= 3\alpha + 2\beta)$. Hieraus ist ersichtlich, dass, wenn $N = 360^\circ$ sein soll, ein anderer Wert von α zu wählen ist und zwar ein kleinerer. Ich versuche deshalb nun $\alpha = 0,5$ und finde dann für $N 371^\circ 15'$, also zu viel; $\alpha = 0,525$ ergibt dann $N = 361^\circ 45'$, $\alpha = 0,530$ $N = 359^\circ 21'$, wir können also schliessen, dass $\alpha = 0,529$ sein muss. Auf diese Weise bestimmte ich:

DREIZÄHLIGE KONTAKTE AUS DER HAUPTREIHE AUF
DER EBENE.

Kontakt.	Haupt- verhältnis α .	α	β	γ
1 + 2 + 3	—	—	—	—
2 + 3 + 5	0,529	73° 32'	69° 47'	3° 45'
3 + 5 + 8	0,848	46° 57'	41° 45'	5° 11'
5 + 8 + 13	0,949	29°	25° 36'	3° 24'

. Ich verzichte hier auf eine Reproduktion der nach diesen Zahlenwerten angefertigten Konstruktionen, weil ich eine solche hier nicht für notwendig halte. Wer diese Konstruktionen ausführen will, kann sie, genau wie bei Fig. 16 angegeben wurde, erhalten. Das mathematische Studium dieser Figuren werde ich hier auch nicht weiter verfolgen, nur auf eines muss ich noch etwas näher eingehen. Die Linien, welche bei den Konstruktionen auf dem Zylinder dem Sprachgebrauch gemäss als Parastichen angedeutet wurden, sind hier, wie ich hier nicht näher zu beweisen brauche, gerade wie bei den Konstruktionen von Church und von van Iterson logarithmische Spiralen geworden. Wir haben nun oben schon daran erinnert, dass auf Zylinderoberflächen der Winkel ψ , unter dem sich die Kontaktparastichen kreuzen, zwischen 60° und 120° schwanken kann. Wir können nun fragen, ob die logarithmischen Kontaktspiralen sich unter denselben oder unter anderen Winkeln schneiden.

Um nun diese Winkel zu berechnen, bedienen wir uns der von van Iterson mitgeteilten Formeln. Van Iterson hat die Eigenschaften der logarithmischen Spiralen ein-

gehender, als in den meisten Lehrbüchern der Geometrie geschieht, beschrieben ¹⁾; er gibt darin die Formeln

$$\varrho = C e^{q \varphi} \quad \text{und} \quad tg \mu = \frac{1}{q}.$$

Hierin ist ϱ der Leitstrahl der Spirale (bei uns oben auch schon ϱ genannt), C und q sind Konstanten, φ ist der Winkel, den der Leitstrahl ϱ mit der Achse X bildet, μ ist der Winkel, welchen der Leitstrahl nach einem Punkte mit der Tangente in diesem Punkte bildet. Wenn man nur bedenkt, dass der Winkel φ nicht in Graden sondern in Bogenmass auszudrücken ist ($1^\circ = 0,0174533$), so kann man die Schneidungswinkel der Spiralen leicht berechnen. Die Spiralen selbst sind nämlich bei gegebenem Mittelpunkt durch zwei andere Punkte bestimmt; wenn ich bei einem System 2 + 3 die Achse X durch Punkt 0 gehen lasse, so ist die dreizählige Spirale durch 0 also bedingt durch die Punkte $\varphi = 0$, $\varrho = C$ und $\varphi = \beta$, $\varrho = C a^3$.

Hieraus ergibt sich $q = \frac{3}{\beta} \log. \text{ nat. } a$.

Durch Berechnung von $\frac{1}{q}$ ist dann $tg \mu_3$ und somit μ_3 selber bekannt. Wenn man nun in ähnlicher Weise μ_2 bestimmt, so ist der Schneidungswinkel der in entgegengesetzter Richtung laufenden zwei- und dreizähligen Spiralen $= \mu_2 + \mu_3$.

Auf diese Weise fand ich für die oben schon behandelten Systeme folgende Zahlen.

1) Van Iterson l. c. S. 99.

S Y S T E M.	μ_m	μ_n	$\mu_m + n$	$\mu_m \mu_n$	$\mu_n + \mu_m + n$
1 + 2 + 3, N = 43° 18'	69°	45°	9°	114°	54°
" , " = 82° 26'	66°	43°	7°	109°	50°
" , " = 117° 15'	63°	41°	6°	104°	47°
" , " = 150° 21'	61°	38°	5°	99°	43°
" , " = 176° 29'	61°	34°	3°	95°	37°
2 + 3 + 5, " = 360°	45°	33°	1°	78°	34°
3 + 5 + 8, " = 360°	59°	42°	4°	101°	46°
5 + 8 + 13, " = 360°	63°	47°	5°	110°	52°

Die beiden letzten Spalten enthalten also die gesuchten Schneidungswinkel. Wenn es Zylindersysteme wären, so müssten alle Zahlen der vorletzten Spalte = 120° sein, die der letzten = 60°. Wir sehen nun, dass sie alle darunter sind und zwar um so mehr, als α niedriger ist.

Unser Studium der „ähnlichen“ Systeme von Verbreitungskreisen auf der Kegeloberfläche hat es also wahrscheinlich gemacht, dass alle solche Systeme, welche auf dem Zylinder bestehen können, auch ihr Analogon auf den Kegeloberflächen haben. Wenigstens für die spiraligen Systeme haben wir das durch unsere Beispiele erwiesen; dass es aber auch für wirtelige Systeme so ist, ist leicht einzusehen. Unsere beiden Gleichungen

$$a^{2m} - 2a^m \cos \alpha = a^{2n} - 2a^n \cos \beta$$

$$n\alpha + m\beta = N$$

erhalten für die wirteligen Systeme, wo $m = n$ ist, folgende besondere Formen:

$$\cos \alpha = \cos \beta$$

$$2m\alpha = N.$$

Rechnung und Konstruktion werden hier beide so einfach, dass wir darüber nur wenig zu sagen brauchen. Für jedes System $3 + 3$ ist $\alpha = \beta = \frac{1}{6} N$; man kann N also willkürlich annehmen und kennt dann sofort α und β ; α ist dann noch innerhalb gewisser Grenzen wieder willkürlich zu wählen. Ich werde hier nicht weiter darauf eingehen, sondern will nur bemerken, dass es also feststeht, dass alle Systeme ohne Ausnahme, welche auf dem Zylinder möglich sind, auch hier existieren können.

Wir kommen nun zu unserer zweiten, nicht weniger wichtigen Frage: Sind auf den Kegeloberflächen umgekehrt auch nicht mehr Systeme möglich als auf dem Zylinder? Sind m. a. W. diejenigen Systeme, welche auf dem Zylinder entweder unmöglich oder nur unwahrscheinlich waren, auch hier unmöglich oder unwahrscheinlich? Auf dem Zylinder erkannten wir, dass solche Systeme, bei denen n grösser ist als $2m$, wenigstens mit sehr kleinem Parastichenwinkel nicht existenzfähig, mit grösserem Winkel zum Teil noch labil waren. Genau dasselbe Resultat werden wir hier auch feststellen können, wenn auch das unmögliche und das labile Gebiet hier vielleicht kleiner sind als auf dem Zylinder.

Um dieses beweisen zu können, betrachten wir Figur 19, in der ein System $m + n$ dargestellt ist, bei dem $n > 2m$. Aus der Lage von n ist der Punkt $n - m$ leicht aufzufinden, wenn man nur ein Dreieck $(n - m) n M \cap$ Dreieck $0 m M$ konstruiert. Weil $n > 2m$, so ist $n - m > m$, somit ist $\varrho_{n-m} < \varrho_m$, wie aus der Figur auch leicht ersichtlich ist. Wenn das System $n + m$ nun anfängt, sich dem niedrigeren dreizähligen Kontakt zu nähern, so muss $n - m$ allmählich dem Kreis um 0 näher rücken. Weil jedoch $n - m$ höher liegt als m , so wird es, um den Kreis um 0 zu erreichen, näher an die Linie $M 0$ heran-

rücken als m ; der Winkel $\alpha + \beta$ links muss demnach kleiner werden als der Winkel α rechts. Das kann nur geschehen, wenn β erst $= 0$ wird und sich dann nach der andern Seite von M O wieder entwickelt. So lange aber der dreizählige Kontakt $(n - m) + m + n$ noch nicht erreicht ist, besagt das, dass der Punkt n sich an der höchsten Stelle des freien Bogens von Kreis O bilden muss, statt an der niedrigsten Stelle; die Konstruktion gerät also in Widerspruch zu den angenommenen Voraussetzungen. Weshalb dies hier so ist und in dem Fall, dass

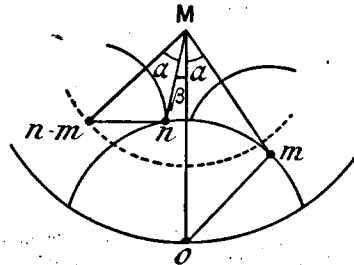


Fig. 19. Teil eines Systems $m + n$ auf der Kegelfläche, bei dem $n > 2m$.

$n < 2m$, nicht, folgt vielleicht am besten aus den beiden Figuren 20, in denen zwei dreizählige Kontakte $(n - m) + m + n$ dargestellt worden sind. In Fig. 20a ist $n - m < m$, in b ist $n - m > m$; nach der gewöhnlichen Bezeichnung haben wir in Fig. 20b also $m + (n - m) + n$. Weil nun $n - m$ in a niedriger liegt als m , so ist $\angle (n - m) M O$ ($\alpha + \beta$) grösser als $\angle m M O$ (α); in Fig. 20b ist jedoch umgekehrt $\angle m M O$ (α) grösser als $\angle (n - m) M O$ ($\alpha - \beta$), weil dort $n - m$ grösser ist als m . Deshalb liegt in Fig. 20a n links von O , in b rechts.)

1). Wir können dies auch so beweisen. Wenn wir alle Winkel von M O aus rechnen und diejenigen, die in der Richtung des Uhrzeigers gerechnet werden, positiv, die entgegengesetzten negativ nennen, so wird unsere Fundamentalgleichung $n\alpha + m\beta = N$ geändert in $-n\alpha + m\beta = N$. Für jeden Kontakt $m + n$ haben dann α und β entgegengesetzte Vorzeichen; für einen dreizähligen

Bei allen Systemen $m + n$, wo $n > 2m$, geben die Formeln uns also Fälle an, wo $\beta = 0$, und wo β sich nach derselben Seite ausdehnt (bezw. dasselbe Vorzeichen

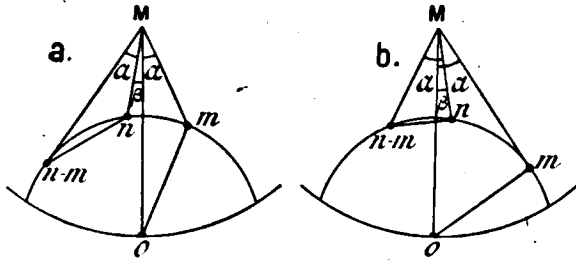


Fig. 20. Teil eines Systems $(n - m) + m + n$ auf einer Kegelfläche, bei dem $n < 2m$ (a) und $n > 2m$ (b).

hat) wie a. Alle diese Fälle sind unmöglich, und nicht nur diese, sondern auch noch andere. Denn hier haben wir nur noch diejenigen Fälle betrachtet, in denen der Punkt, an dem sich das neue Organ ausbilden sollte, der höchste Punkt des freien Kreisbogenteiles war; wir hatten hier nur eine Neigung des freien Bogens nach der falschen Seite. Erst wenn der Bogen sich auch nach der richtigen Seite ausdehnt und zwar weiter als nach der falschen,

Kontakt $m + n + (m + n)$ sind der grösste und der kleinste Winkel α und γ gleichgerichtet, der mittlere Winkel β ist entgegengesetzt. Wenn nun $m + n$ in $(n - m) + m + n$ übergeht, so kommt neben den Winkeln α (negativ) und β (positiv) ein dritter $\beta - \alpha$ hinzu (vergl. Fig. 20a), der natürlich dasselbe Vorzeichen hat wie β ; von den drei Winkeln $\beta - \alpha$, α und β sind dann ebenfalls die zwei äussersten gleichgerichtet, der mittlere entgegengesetzt. Wenn nun z. B. der zweizählige Kontakt $4 + 9$, wo α (zwischen den Leitstrahlen von 0 und 4) negativ, β (zwischen den Leitstrahlen von 0 und 9) positiv ist, in dem niedrigeren dreizähligen Kontakt $5 + 4 + 9 = 4 + 5 + 9$ übergehen soll, so müssen die Winkel zwischen 0 und 4 und zwischen 0 und 9 jetzt mit gleichen Vor-

wird das System möglich; stabil wird es noch später, wenn der richtige Teil des Bogens den falschen um ein bedeutendes übertrifft. Für die Zylinderkonstruktionen habe ich die Methode angegeben, dieses Verhalten rechnerisch zu verfolgen; hier stösst man auf bedeutende Schwierigkeiten, wenn man die beiden Bogenteile berechnen will. Unmöglich ist es nicht, ich habe es aber nicht der Mühe

zeichen versehen sein. Der kleinere Winkel β muss also von positiv erst Null und dann negativ werden; bevor der dreizählige Kontakt erreicht wird, muss also der Kontakt $4 + 9$ zwei gleichgerichtete Parastichenscharen haben, was den Annahmen widerspricht. Weil der hier gefundene Satz durchaus mit demjenigen übereinstimmt, was wir auf dem Zylinder fanden, so kann es auch nicht befremden, dass diese Betrachtung sich ganz ungeändert auf die Zylinderkonstruktionen ausdehnen lässt. Lassen wir in Fig. 20 das Hauptverhältnis $\alpha = 1$ und $\varphi_0 = \infty$ werden, so werden α und $\beta = 0$, $\varphi \sin \alpha$ und $\varphi \sin \beta$ behalten aber ihre endlichen Grössen bei. In Fig. 21 ist eine Figur 20 genau entsprechende Darstellung gegeben

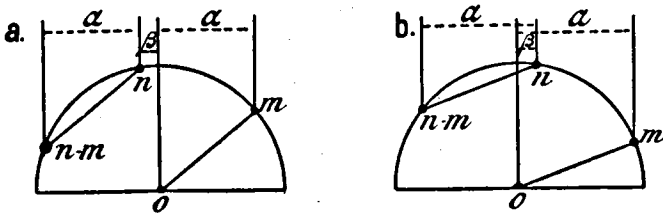


Fig. 21. Teil eines Systems $m + n$ auf einem unendlich hohen Kegel mit einem Gipfelwinkel 0; in a $n < 2m$, in b $n > 2m$.

worden; wir können wie in Fig. 20 beweisen, dass, weil in 21a $n - m$ niedriger liegt als m , n an derselben Seite von der vertikalen Linie durch 0 liegt als $m - n$; in Fig. 21b liegt n dagegen an derselben Seite wie m . Der Kontakt $m + n$ ist hier gerade wie oben also in der Nähe des niedrigeren dreizähligen Kontaktes nur möglich, wenn $n < 2m$, weil sonst die beiden Parastichen nach derselben Seite geneigt sind.

wert geachtet, diese sehr verwickelte Rechnung an einem Beispiel auszuführen. Wohl habe ich den Eindruck bekommen, dass auf dem Zylinder die Systeme, wo $n > 2m$ ist, eher labil oder unmöglich sind als auf Kegeloberflächen, zumal wenn das Hauptverhältnis α niedrige Werte erhält; wir werden später aber noch sehen, weshalb es für die Theorie nicht so sehr darauf ankommt, wie weit die Labilität oder Unmöglichkeit eines Systems sich ausdehnt.

Wenn wir das in diesem Paragraphen gefundene zusammenfassen, so ist das Ergebnis ein zweifaches. Zuerst haben wir gefunden, dass alle solche regelmässigen Systeme von Verbreitungskreisen, welche auf dem Zylinder vorkommen können, auch auf Kegeloberflächen möglich sind; nur sind sie regelmässig statt ähnlich, was aber botanisch dasselbe ist.

Zweitens haben wir gesehen, dass diejenigen Systeme, welche auf dem Zylinder nur unter gewissen Bedingungen möglich sind, diejenigen Systeme nämlich, wo $n > 2m$, auch auf Kegeloberflächen nur unter analogen Bedingungen möglich sind; in beiden Fällen sind sie in einiger Entfernung des niedrigeren dreizähligen Kontaktes labil, in grösserer Nähe unmöglich.

V. KAPITEL.

Über Unregelmässigkeiten in den Systemen.

Im vorigen Kapitel haben wir fast nur die genau regelmässigen und „ähnlichen“ Systeme berücksichtigt, welche natürlich für das mathematische Studium am besten geeignet sind. In der Natur werden aber solche regelmässigen Systeme wohl nie genau verwirklicht sein; grössere und kleinere Unregelmässigkeiten sind immer in grosser Anzahl vorhanden. Ich habe schon im vorigen Kapitel darauf hingewiesen, wie schon die Tatsache, dass bei allen Pflanzen dann und wann anomale Systeme vorkommen, deutlich darauf hinweist.

Es ist nun für unsere Theorie unbedingt notwendig, dass wir untersuchen, inwieweit etwa vorhandene Unregelmässigkeiten die Systeme von Verbreitungskreisen beeinflussen werden. Denn trotz der Unregelmässigkeiten, welche in der Pflanze doch überall vorhanden sein müssen (die Verbreitungskreise sind z. B. ja doch niemals alle ganz gleich gross), gleicht doch das Ergebnis, die resultierende Blattstellung, oft in überraschender Weise in jeder Hinsicht einem regelmässigen System. Wenn wir nun bei unseren Konstruktionen z. B. fanden, dass eine einmal eingetretene Abweichung von der streng mathematisch bestimmten Stellung eines Kreismittelpunktes bei der weiteren Fortsetzung des Systems immer bedeutungsvoller wurde und schliesslich das ganze System in ein anderes oder sogar in ein regelloses überführen würde, so wäre unsere Theorie dadurch augenscheinlich stark gefährdet.

Betrachten wir zunächst den Fall, dass die Unregel-

mässigkeiten klein sind, und untersuchen wir dann, in welcher Weise dieser Fehler sich in der Stellung der weiteren Blätter fortpflanzt. Wir denken uns einen rechtwinkligen Kontakt $m + n$ (Fig. 22) und nehmen an, dass das Organ $m + n$ durch irgend eine Ursache um ein gewisses Mass in der Richtung der m -zähligen Parastichen verschoben sei. Die Konstruktion ergibt dann, dass alle Organe des nämlichen m -zähligen Parastichen um ein

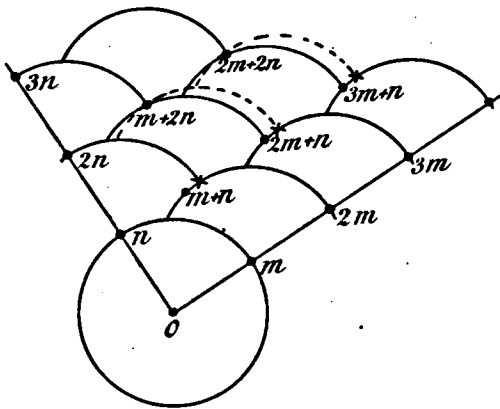


Fig. 22: Teil eines Systems $m + n$ mit Verschiebung des Organs $m + n$ in der Richtung der m -zähligen Parastichen. Bei regelmässiger Stellung würden die Mittelpunkte der verschobenen Organe an den durch Kreuzchen angedeuteten Stellen liegen.

gleiches Mass verschoben sein müssen (also $2m + n$, $3m + n$ u. s. w.). In dem m -zähligen Parastichen $2n$, $m + 2n$, $2m + 2n$ u. s. w. sind die Organe dagegen nicht oder jedenfalls nicht merkbar verschoben; theoretisch sind sie alle in ganz geringem Masse in der Richtung der n -zähligen Parastichen etwas nach unten gerückt. Wenn wir diese Verschiebungen der „zweiten Ordnung“ aber

Richtung verschoben worden sind, so muss $2m + 2n$ dennoch fast genau um $2R$ von $2m$ und $2n$ entfernt bleiben; der Ort von $2m + 2n$ wird also nur äusserst wenig geändert werden. Ebenso bleiben $3m + 2n$ und $2m + 3n$ ungeändert liegen. Wir haben also zwei in entgegengesetzter Richtung laufende Parastichen, von denen alle Organe ein wenig verschoben worden sind; alle andern Parastichen sind aber ungestört. Wo diese beiden einander wieder kreuzen, bei dem Organ $m \times n + m + n$ (Fig. 24), treten die beiden Verschiebungen bei einem

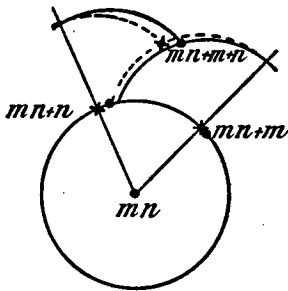


Fig. 24. Weiterer Teil des in Fig. 23 abgebildeten Systems.

einzigem Organ zugleich auf und stellen somit die ursprüngliche Verschiebung des Organs $m + n$ wieder her. Weiter nach oben wiederholt sich das Spiel genau in derselben Weise.

Solche Verschiebungen der Organe, wie wir sie hier betrachtet haben, werden z. B. allgemein daraus entstehen, dass bei dem Anfang des Systems die Anfangsglieder nicht genau die Stellen einhalten, an denen sie

nach den mathematischen Gesetzen der Punktsysteme hätten liegen sollen. Wenn einmal das System weiter vorgeschritten ist, so wird eine ähnliche Quelle von Unregelmässigkeiten daraus entstehen, dass die Verbreitungskreise keine genauen Kreise sein werden und dass diese Kreise nicht alle gleich gross sein werden. Die Verschiebungen, welche von einem zu grossen oder zu kleinen Kreis in den beiden Kontaktparastichen ausgehen, haben nur das besondere, dass sie in beiden Kontaktparastichen gleich gross sind und gleiche Vorzeichen haben, sonst sind sie den vorhin betrachteten ganz ähnlich.

phyllaceen-Dekussation hat Schwendener auch schon gegeben,¹⁾ wenn auch weniger vollkommen. Schwendener bemerkt noch, dass diese Verhältnisse öfters nur lokal sind und an einem Zweig die Niveaudifferenzen der Blätter öfters gleich Null werden und höher in die entgegengesetzte umschlagen; auch das, was für Schwendener noch unerklärt ist, wird nach dem vorhergehenden selbstverständlich. Die entstandenen Unregelmässigkeiten können ja immer durch andere von entgegengesetzter Richtung aufgehoben und in ihr Gegenteil übergeführt werden.

Kehren wir jetzt, nach diesem Beispiel, zum allgemeinen Fall zurück. In allen Blattstellungssystemen müssen nach dem vorhergehenden notwendigerweise zahlreiche Unregelmässigkeiten vorkommen.

Alle diese Fehler werden sich nun zusammenstellen,

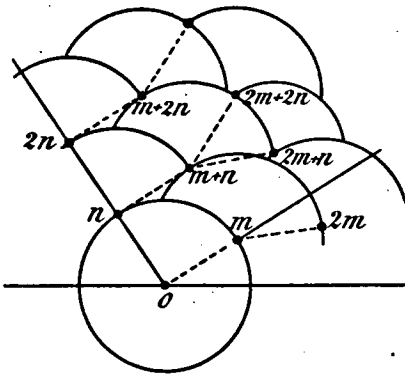


Fig. 26. Auftreten eines neuen Kontaktparastichen.

und wir können annehmen, dass dieses nach dem bekannten Fehlerfortpflanzungsgesetz geschehen wird, die Fehler werden sich öfters untereinander ausgleichen, öfters werden sie sich gegenseitig verstärken. Jedenfalls aber sind die Fehler von gleichartiger Natur und bestehen in der

Verschiebung einzelner Parastichen gegen andere.

In welcher Weise werden nun solche Verschiebungen, wenn sie wirklich gross werden, das System beeinflussen?

1) Schwendener, Blattstellungen. S. 84.

In Fig. 26 ist ein System $m + n$ gezeichnet, bei dem der dritte n -zählige Parastiche, also $2m$, $2m + n$, $2m + 2n$ u. s. w., gegen die anderen n -zähligen Parastichen eine gewisse Strecke zurückgeblieben ist. Wenn nun diese Unregelmässigkeit noch etwas grösser wird, so muss daraus eine Änderung der Parastichenzahlen hervorgehen. In der Figur ist, um dieses zu verdeutlichen, der Kreis um $2m + n$ etwas kleiner gezogen, sodass $2m + 2n$ nicht mehr auf dem Kreis um $m + 2n$, sondern auf denjenigen um $m + n$ ruht. Dadurch ist aber eine neuer Kontaktparastiche neben den m -zähligen Parastichen aufgetreten, das System $m + n$ hat sich somit in $(m + 1) + n$ geändert.

Wenn man den einen Parastiche nicht zurückbleiben, sondern vorausseilen lässt, so kann man in ganz ähnlicher Weise einen der in entgegengesetzter Richtung laufenden Parastichen schwinden lassen. Fig. 27 gibt uns das an; der Punkt $2n$ ist hier schon weit in die Richtung der m -zähligen Parastichen vorgerückt, der Kreis um $2n$ ist nun so gross gewählt, dass der Punkt $m + 2n$ auf den Kreis um $2m + n$ statt auf den Kreis um $m + n$ zu liegen kommt. Dadurch hört einer der n -zähligen Parastichen auf, das System $m + n$ ändert sich dadurch in $m + (n - 1)$.

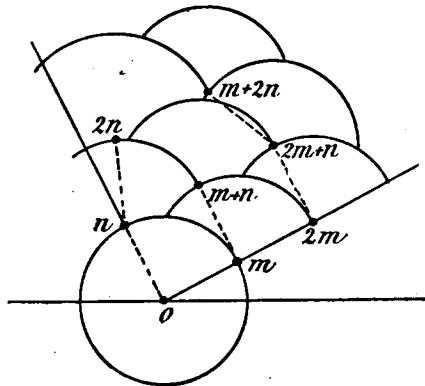


Fig. 27. Schwinden eines Kontaktparastichen.

In beiden Figuren, 26 und 27, ist ein rechtwinkliges System $m + n$ gewählt. Wenn man spitz- oder stumpf-

winklige Systeme daraufhin untersucht, so findet man, dass bei spitzwinkligen Systemen das Schwinden eines Parastichen sehr leicht geschehen kann, bei den stumpfwinkligen dagegen die Neubildung eines Parastichen eher eintritt. Die Figur 28a und b wird dieses durch Vergleichung mit den Figuren 25 und 26 leicht erkennen

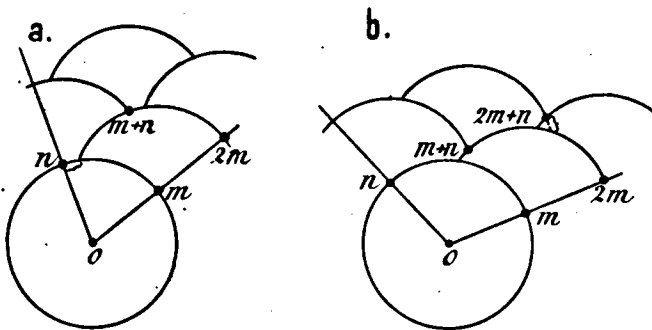


Fig. 28. Bei spitzwinkligen Systemen (a) ist das Schwinden, bei stumpfwinkligen (b) die Neubildung eines Parastichen leicht.

lassen; die Verschiebung, welche Punkt n in 28a und $2m + n$ in 28b nur noch erhalten muss, um Kontaktwechsel zu veranlassen, ist in der Figur durch eine Klammer angegeben worden.

Ob das geänderte System sich in der geänderten Form weiter fortsetzen wird oder ob es zu seiner vorigen Form zurückkehren wird, hängt von Umständen ab, die ich hier einstweilen nicht weiter verfolgen kann. Wenn es sich aber in der geänderten Form weiter fortsetzt, haben wir eine Erscheinung, welche in der Natur häufig beobachtet worden ist, das Schwinden oder Neubilden eines Parastichen, oder wie das erstere von den Gebrüdern Bravais genannt wurde „l'avortement des spires secondaires“. Schöne Beispiele von Schwinden und Neubildung

sind von Church abgebildet worden (z. B. l. c. Plate XI und XII), und ich möchte hier besonders auf die Wichtigkeit der Erscheinung für die ganze Theorie hinweisen. Denn wo irgend, so ist es hier klar, erstens, dass die Divergenz etwas ganz Unwesentliches ist, zweitens, dass die geheimnisvollen Parastichenzahlen ihre Häufigkeit nur besonderen nebensächlichen Umständen zu verdanken haben. Die Bravais bemerken schon ¹⁾, dass, wenn ein System $16 + 26$ durch Schwinden einer Reihe in $15 + 26$ übergeht, die Divergenz von etwa $68^{\circ} 45'$ in etwa $96\frac{1}{2}^{\circ}$ übergeht, und wenn das System sich in $16 + 24$ ändert, eine Divergenz von $17^{\circ} 11'$ entsteht. Weil die Bravais der Divergenz wesentlichen Wert für das Entstehen der Blattstellungen zuerkennen, so suchen sie dadurch die Sachlage zu retten, dass sie die fehlende Reihe als fehlgeschlagen, als abortiert betrachten. Das Künstliche einer solchen durch nichts begründeten Auffassung tritt deutlich hervor, wenn man sie mit der oben vorgetragenen Deutungsweise vergleicht. Keine Verdoppelung und kein Abort, sondern nur ein durch räumliche Verhältnisse bedingtes Auftreten einer grösseren oder kleineren Zahl von Reihen kommt in der betreffenden Erscheinung zum Ausdruck.

Die Bravais schreiben: „En refusant d'accorder ces avortemens de spirales secondaires, on est obligé d'admettre un changement brusque dans la valeur de la divergence, même parfois dans le sens de la spire génératrice, et à chaque nouvel avortement la même difficulté se reproduit. Il resterait de plus à expliquer comment deux dispositions aussi contradictoires [gemeint ist, welche so verschiedenen Reihen angehören] peuvent se juxtaposer tellement bien que toutes leurs spires secondaires, *à part une ou deux*, soient le prolongement exact les unes des

1) l. c. 1837. S. 101.

autres, 'et pourquoi l'on n'observe pas, au moins aussi fréquemment, le passage d'un système donné à un autre système dans lequel les nombres secondaires seraient subitement altérés de plusieurs unités".¹⁾ Wir behaupten demgegenüber, dass gerade diese Erscheinung beweist, dass weder Divergenz noch Parastichenzahlen wesentlich sind, dass dagegen die Anschlussercheinungen der Verbreitungskreise die Tatsachen völlig erklären.

Eine zweite Erscheinung, welche bei mehr oder weniger unregelmässigen Systemen auftreten kann, sind die teilweise verdoppelten Blätter. Wir sahen schon, dass Delpino fand, dass solche Verdoppelungen dort öfters auftreten, wo die Blattstellung unregelmässig ist; er sagt sogar, dass dort, wo die Hauptreihe vorkommt, Verdoppelungen fehlen oder doch äusserst selten sind,²⁾ dass dagegen dort, wo die Blattstellung gestört ist, sich auch viele solche Verdoppelungen beobachten lassen. Bemerkenswert ist dann noch, dass auch Pflanzen mit wirteligen Blattstellungen sehr oft teilweise verdoppelte Blätter besitzen. Diese der Hauptsache nach richtigen und gewiss sehr wichtigen Tatsachen lassen sich nun ebenfalls erklären, wenn wir annehmen dürfen, dass teilweise verdoppelte Blätter dadurch entstehen, dass zwei Blattzentren so dicht nebeneinander gebildet werden, dass die nachher folgenden Wachstumsprozesse, welche das Blatt entstehen lassen, nicht mehr getrennt, sondern vereint verlaufen. Ich habe diese Annahme eigentlich schon oben im III. Kapitel bei der Erklärung der Hemitrikotylen gegeben; auch hier wird sie uns zur Erklärung völlig genügen. In einem regelmässigen System von Verbreitungskreisen ist die Stelle, an der das nächste Blattzentrum auftreten wird,

1) Bravais l. c. 1837. S. 101.

2) Delpino l. c. S. 226.

ganz genau bestimmt. Alle diese Stellen liegen voneinander in gleichen oder „ähnlichen“ Entfernungen und es ist nicht einzusehen, wie verdoppelte Blätter auftreten könnten. Denn wenn hier an irgend einer Stelle die Blattprimordien von zwei Blättern sich soweit über die Stengeloberfläche ausbreiten, dass ihre Insertionen zusammenfließen, so wird das bei allen gleichgelagerten Blattpaaren ebenfalls der Fall sein; wir erhalten dann also den Fall von *Dipsacus* oder *Equisetum*, oder der gamopetalen Blütenkronen, wo tatsächlich die Blätter miteinander verwachsen sind.

Damit aber ganz vereinzelt zwei Blattzentren einander so nahe sind, dass für die Ausdehnung beider Insertionen auf dem Stengel der Raum mangelt, müssen wir solche Verhältnisse haben wie in Fig. 29, wo zwei Blattzentren einander näher liegen als der Radius eines Verbreitungskreises beträgt. Dies kann nur dann stattfinden, wenn an den beiden Stellen *u* und *v* entweder genau zugleich ein Blattzentrum entsteht, oder doch so bald nacheinander, dass der Kreis um *u* die Stelle *v* noch nicht erreicht hat in dem Augenblick, wo in *v* ein Zentrum entstehen wird. Weil nun die Verbreitung des Blattstoffes wahrscheinlich verhältnismässig rasch vorsichgeht, so kann dieses nur dann stattfinden, wenn *u* und *v* etwa in gleicher Höhe sich befinden.

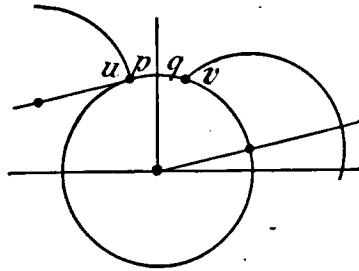


Fig. 29. Der Fall, dass die Bogen *p* und *q* gleich sind, ist für das Auftreten teilweise verdoppelter Blätter günstig.

Von dieser Strecke *u—v* haben wir nun oben in dem Abschnitt über die möglichen Systeme schon ausführlich

gesprochen. Wir haben dort (vgl. S. 205 und Fig. 13) diesen Bogen in zwei Stücke p und q geteilt, p mit der „richtigen“ und q mit der „falschen“ Neigung; wir haben dabei die Formeln angegeben, um die Bogenlänge beider Teile für ein beliebiges regelmässiges System zu berechnen.

Unsere Bedingung für das Auftreten von teilweise verdoppelten Blätter ist also nun, dass p und q etwa gleich sind. Natürlich werden, wenn diese Bedingung erfüllt ist, deshalb noch nicht immer Verwachsungen auftreten; es kann natürlich vorkommen, dass bei einer Pflanze die Blattprimodien, wenn sie einander berühren, nicht verwachsen sondern sich einfach nicht weiter ausbreiten; wenn aber eine Pflanze zu Verwachsungen ihrer Blätter neigt, so wird der Umstand, dass $p = q$ ist, sehr wesentlich zu dem Auftreten der fraglichen Erscheinungen beitragen.

Es ist nun klar, dass durch Unregelmässigkeiten, wie wir sie kennen gelernt haben, d. h. durch Verschiebungen der Parastichen gegen einander, diese Bedingung leicht erfüllt werden kann. Und weil nun, wie wir noch sehen werden, die anomalen Systeme, zumal die seltenen, fast ausschliesslich durch das Vorhandensein starker Störungen auftreten, und die Systeme der Hauptreihe sich nur aufrecht halten können, wenn die Störungen gering sind, so ist es ohnehin klar, dass wir bei den unregelmässigen Stellungen und den selteneren Systemen verhältnismässig viel öfter lokal einzelne verwachsene Blätter beobachten werden als bei den Systemen der Hauptreihe. Dass auch bei den wirteligen Systemen die Frequenz dieser Bildungen eine höhere sein muss, hoffe ich im nächsten Kapitel einwandfrei beleuchten zu können.

Die hier gegebene Erklärung der Verwachsung einzelner Blätter ist nicht neu; wir finden sie schon bei van Iterson angegeben.

Was van Iterson dabei aber nicht erwähnt, ist, dass

damit. seine ganze Kontakttheorie eigentlich über den Haufen geworfen wird. Denn eines von beiden: die Blätter entwickeln sich entweder an bestimmten Stellen, weil ihre Insertionsflächen diejenigen anderer Blätter berühren, und dann hat ein Blatt von Anfang an denselben relativen Durchmesser, und ist also eine Verschmelzung zweier anfangs getrennter Anlagen kaum verständlich, oder sie entwickeln sich an den bestimmten Stellen, weil ihre Insertionsmittelpunkte in irgend einer Weise der Lage nach bestimmt sind. Dann sind zwar solche Verschmelzungen möglich, eine Kontakttheorie aber ist dann nicht mehr möglich.

Wenn unsere Auffassungen richtig sind, so kann die von Delpino gewählte Bezeichnung „sdoppiamento“, Verdoppelung, für die fraglichen Erscheinungen nicht mehr benutzt werden. Delpino widmet ein ganzes Kapitel der Frage, ob die von ihm beschriebenen Erscheinungen durch Spaltung anfangs einheitlicher Anlagen, oder durch Verwachsung getrennter Anlagen entstehen. Er kommt dabei zu der Annahme der Spaltung, hauptsächlich auf Grund davon, dass die Basis einfach, die Spitze doppelt ist, und von einigen anderen Argumenten, deren wichtigste meines Erachtens ist, dass bei doppelten *Fuchsia*-Blumen die Petala zweifellos sich in mehrere Blätter gespalten haben. „La teoria della sinfisi“... schreibt Delpino in seiner apodiktischen Weise „è battuta ed esclusa definitivamente dalla teoria fillotassica 1)“. Delpino hätte sich aber schon eines Besseren belehren können durch das Studium von Eichlers Blütendiagramme 2). Der grosse Morphologe unterscheidet darin nicht weniger als drei verschiedene Prozesse, welche die Blattzahl beeinflussen. Zunächst

1) Delpino l. c. S. 232.

2) Eichler. Blütendiagramme, Leipzig 1875—1878.

kennt er natürlich die Verwachsung der Blätter, so wie die Sepalen und Petalen sie öfters zeigen. Daneben unterscheidet er die Verdoppelung, Dédoublement, Chorise oder Spaltung ¹⁾, wo die Teile eines einzigen Blattes (bei den Staubgefässen spricht er später ²⁾ von den foliolis eines zusammengesetzten Blattes) das Ansehen ebensovieler selbständiger Blätter haben. In dritter Linie kann die Zahl der Glieder eines Quirles auch durch „originäre Variabilität“ ³⁾ geändert werden, wenn z. B. eine sonst 5-zählige Blüte 6-zählig wird. Eichler unterscheidet daher scharf zwischen der Füllung der Blüten bei der Lilie oder dem Veilchen, welche durch Vermehrung der Kronenquirle, und der Füllung der *Fuchsia*-Blumen, welche durch Dédoublement der Petalen entsteht; ebenso kann die Heteromerie der verschiedenen Blütenquirle „typisch“ oder durch Dédoublement, Abort oder Verwachsung aus Isomerie hervorgegangen sein. ⁴⁾.

In die Sprache unserer Theorie übersetzt, ist die Verwachsung die Erscheinung, dass an der Stelle, wo zwei oder mehrere Blattzentren liegen, zusammenhängende Blattgebilde entstehen; Verdoppelung ist, wenn ein einziges Blattzentrum mehrere Blätter liefert und die „originäre Variabilität“ ist das Vorhandensein einer grösseren oder geringeren Zahl von Verbreitungskreisen, als sonst der Fall zu sein pflegt. Die „sdoppiamenti fogliari“ Delpinos gehören nun meines Erachtens zweifellos in die erste Kategorie und sind somit als Verwachsungen und nicht als Verdoppelungen zu deuten.

1) l. c. S. 5.

2) l. c. S. 47.

3) l. c. S. 11.

4) l. c. S. 9.

VI. KAPITEL.

Die Übergänge der Systeme ineinander.

§ 1. Die allmählichen Übergänge.

Die Übergänge der Systeme ineinander bilden eines der wichtigsten Themen für das Studium der Blattstellungen, da hier die Erklärung für die Herrschaft der Hauptreihe zu suchen ist. Bereits Schwendener hat in einem Kapitel „Warum gewisse Divergenzen am häufigsten vorkommen“ ¹⁾ den Beweis zu liefern versucht, dass die Häufigkeit der Hauptreihe nur dadurch bedingt ist, dass aus den gegebenen Stellungenanfängen $1+1$ und $2+2$ durch allmähliche Abnahme der relativen Organdurchmesser in der Mehrzahl der Fälle die Hauptreihe notwendigerweise entstehen muss. Schwendener musste dabei diese Stellungen $1+1$ und $2+2$ noch als morphologisch gegeben annehmen, sodass sein Erklärungsversuch erst hier einsetzte; etwas weiter gingen schon Hayes und Church ²⁾, indem sie bemerkten, dass bei den niedrigen Systemen, wenn die Parastichenzahlen nicht zu sehr verschieden sind („the rule appears to be that one number must not be more than double the other“) die Hauptreihe vorherrschen muss. Nachdem wir oben erkannten, dass nur diejenigen Systeme, wobei die Parastichenzahlen

1) S. Schwendener auf S. 750 in: Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzber. Akad. der Wiss. Berlin 1883, I, S. 741.

2) In den Mathematical Notes zu Church's Arbeit, welche von Church und dem Mathematiker E. H. Hayes gemeinsam verfasst worden sind, auf S. 342.

nicht zu sehr verschieden sind, möglich sind und nachdem wir somit die Notwendigkeit des Vorherrschens der Hauptreihe unter den niedrigen Stellungen erwiesen haben, wäre der genannte Beweis Schwendeners für uns noch doppelt wertvoll.

Eine sorgfältige Nachprüfung der Resultate Schwendeners ist hier also angebracht, und wir können dabei zugleich van Itersons ¹⁾ Bearbeitung desselben Problems in Betracht ziehen. Weil van Iterson jedoch annimmt, dass die Parastichen einander bei den Pflanzen meistens rechtwinklig kreuzen, so muss er dabei von der Annahme ausgehen, dass die relativen Organdurchmesser bei den Übergängen sich in ganz bestimmtem Massstabe verkleinern und vergrössern und zwar jedesmal um den Faktor x ($= 0,82$), x^2 , x^3 oder x^4 u. s. w. Damit tritt ein neues Element auf, das die Erklärung nicht leichter macht. Denn dass das Verhältnis von Organ und Scheitelumfang sich ändert, lässt sich verstehen; dass dieses aber gerade in einem so bestimmten Verhältnis geschieht, erheischt neue Erklärungsgründe.

Dass wir in vorliegender Abhandlung nicht mit Organdurchmessern, sondern mit Radien von Verbreitungskreisen operieren, bringt in die Betrachtungen keine wesentlichen Änderungen. Die Punktsysteme, welche von den Kreismittelpunkten gebildet werden, sind, wenigstens auf dem Zylinder und bei sehr langsamer Änderung der relativen Grössen, dieselben als die, welche von den Mittelpunkten der kreisförmigen Organe Schwendeners und van Itersons gebildet werden.

Wenn daher Schwendener uns beweist, dass ein System $m + n$ durch Abnahme des Organdurchmessers in ein System $m + n + (n + n)$ übergeht, das seiner-

1) Van Iterson l. c. S. 253 ff.

seits bei andauernder Abnahme der Organgrösse sich in $n + (m + n)$ ändert, so hat das auch für die von uns betrachteten Systeme volle Gültigkeit.

Nun muss hier aber gleich bemerkt werden, dass der Schwendenersche Beweis dafür, dass ein System $m + n$, bei dem m nicht gleich n ist, sich durch Abnahme der Organgrösse in $n + (m + n)$, ändert, nur für den Fall geliefert worden ist, dass die kreisrund und gleich gross gedachten Organe, welche sich über die Stammoberfläche ohne Schwierigkeiten verschieben lassen, alle zugleich und in gleichem Masse ihren Durchmesser im Verhältnis zum Stengelumfang ändern. Wenn die Organe sich jedoch von Anfang an in fixer Lage befinden und die Durchmesser der nach einander gebildeten Organe allmählich abnehmen — also unter den natürlichen Bedingungen — so gilt der Satz, wie ich unten zu beweisen hoffe, nur genau unter der Bedingung, dass der Übergang sehr langsam, theoretisch unendlich langsam vorsichgeht. Sobald aber die sich berührenden Kreise merklich in Grösse verschieden sind, finden wir, dass das Regelmass des Systems gestört wird und unter Umständen ganz verloren gehen kann. Weil nun in der Natur gerade die höheren Glieder der Hauptreihe durch ihre bemerkenswert genaue Verwirklichung auffallen und die Übergänge vielfach äusserst schnell geschehen, so ist es deutlich, dass die Schwendenerschen Untersuchungen uns die Herrschaft der Hauptreihe noch nicht erklären können.

Dass wirklich bei schneller Abnahme das Regelmass verloren gehen muss, lässt sich folgenderweise darlegen. Es sei in Fig. 30a 0 das Zentrum des letzten Kreises normaler Grösse. Der Kreis um 1 muss dann kleiner sein, der Kreis um 2 ebenfalls u. s. w. Wir können nun zunächst den Fall wählen, dass der Übergang ganz unvermittelt ist, dass also die Radien der Kreise um 1, 2, 3 u. s. w.

alle gleich sind, und zwar $R-Y$, wenn V die Abnahme gegenüber den älteren Kreisen vorstellt. Dass in diesem Fall das Regelmass sehr starken Beeinträchtigungen anheim fällt, wird sofort deutlich sein. Denn das Organ m wird das letzte sein, dessen Lage ungestört ist. Das Organ $m+1$, das sich an einer anderen Stelle des Systems befindet und das in Fig. 30b dargestellt worden ist, wird aber um V in dem m -zähligen Parastichen verschoben sein, das Organ $m+2$ ebenso, u. s. w. bis Organ n (Fig. 30a).

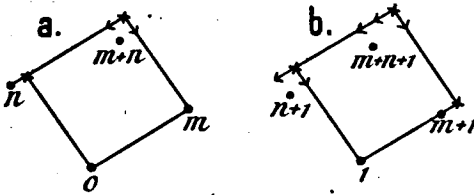


Fig. 30. Verschiebungen der Organe bei einmaliger Abnahme der Radien der Verbreitungskreise, anfangend bei Organ 1.

Das Organ $n+1$ wird aber anders liegen. Dieses wird nämlich nicht nur eine Verschiebung V in dem m -zähligen Parastichen erleiden, sondern ebenfalls

eine nach dem n -zähligen Parastichen; dasselbe wird mit $n+2$ der Fall sein u. s. w., bis wir an dem Organ $2m+1$ anlangen. Dieses wird nämlich in dem m -zähligen Parastichen zwei Verschiebungen V , in dem n -zähligen eine erfahren haben u. s. w. Die verschiedenen Parastichen derselben Parastichenschar erhalten somit ungleiche Verschiebungen, welche, sobald die Grössenabnahme eine merkliche wird, das Regelmass des Systems beseitigen werden. Und zwar sind hier nur die Verschiebungen in den Richtungen der Parastichen in Betracht gezogen, sobald diese aber einigermaßen gross werden, kommen allerlei sekundäre Verschiebungen in anderen Richtungen und von sehr merklichen Grössen hinzu.

Auch wenn man durch dazwischenliegende Stufen den Übergang etwas gelinder macht, muss dasselbe Resultat

bleiben, weil doch immer die Lage der Insertionsmittelpunkte bestimmt wird von den Verbreitungskreisen zweier anderer, ungleich hoch gelagerter, Organe. Wenn nun die Kreise abnehmen, so müssen immer innerhalb der Übergangsregion die zwei ortsbedingenden Verbreitungskreise in ungleichem Massstabe von der Verkleinerung beeinflusst sein, und dabei fängt (man vergl. Fig. 80) die Verschiebung in den m -zähligen Parastichen immer eher an als in den steileren n -zähligen.

Das Regelmass des Systems kann aber nur erhalten bleiben, wenn die Organe m und n , welche den Ort des Organs $m + n$ bedingen, ähnliche Ortsveränderungen und ähnliche Verkleinerungen ihrer Verbreitungskreise erfahren haben wie die Organe $m + 1$ und $n + 1$, welche den Ort von $m + n + 1$ bedingen, u. s. w.; das kann aber nur der Fall sein, wenn die Abnahme in den m - und n -zähligen Parastichen in gleicher Weise vorsichgeht.

Daraus geht notwendig hervor, dass die Abnahme der Verbreitungskreise theoretisch nur unendlich langsam, praktisch jedenfalls langsam stattfinden muss.

Bevor diese Verhältnisse mir klar waren, habe ich es mehrfach versucht, die tatsächlich zu beobachtenden schnellen Übergänge, so wie z. B. die Kompositenköpfchen sie darbieten, durch Konstruktionen von Verbreitungskreisen nachzuahmen. Dabei wurden aber die Bilder um so unregelmässiger, als die Abnahme stärker gewählt wurde. Fig. 31* gibt uns eine solche Figur eines Systems $3 + 5$, wo die Rangzahlen der Organe gänzlich unregelmässig stehen würden, wenn man die Mittelpunkte ihrer relativen Höhe nach bezifferte, und wo umgekehrt, wenn man, wie in der Figur, die Zahlen so setzt, dass die Parastichen womöglich noch erhalten bleiben, die Höhenlage der Organe gänzlich ohne Regelmass ist, sodass z. B. Organ 52 niedriger liegt als 33. Dennoch ist hier der Übergang

möglichst sorgfältig dargestellt; es wurden acht Abstufungen gewählt ($= m + n$) und die Abnahme der Oberflächen der Kreise 16 — 23 nach den Koeffizienten von $(a + b)^7$

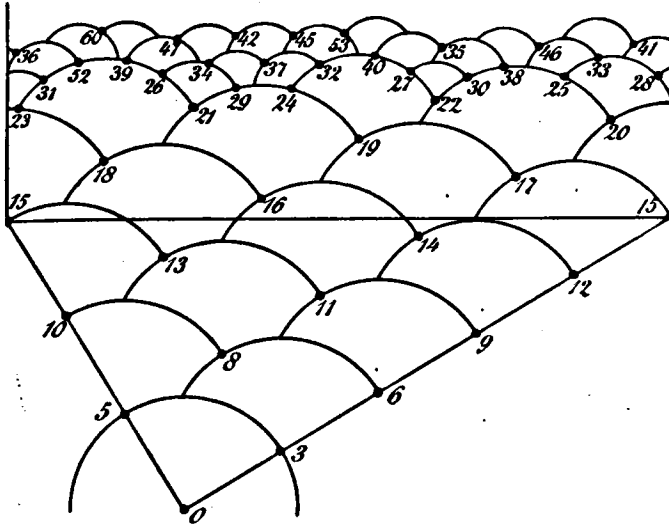


Fig. 31. System 3 + 5 mit Abnahme der Verbreitungskreise 16—23 in 8 Abstufungen. Das Regelmässige geht ganz verloren.

bestimmt. Nach obigen Auseinandersetzungen ist es aber klar, dass weder so, noch in anderer Weise, die Übergänge regelmässig zu erhalten sind.

Auch für die Systeme von tangierenden Kreisen, welche Schwendener und van Iterson als Basis ihrer Betrachtungen wählen, gilt das hier erhaltene Resultat, obschon ihre Systeme in den raschen Übergängen von unsern Systemen von Verbreitungskreisen nicht unerheblich abweichen. Wenn in einem solchen System von tangierenden Kreisen $m + n$ die Organe, anfangend bei einem willkürlichem Organ 1 unvermittelt so abnehmen, dass

der Durchmesser D zu $D-V$ wird, so werden die Organe 1, 2 u. s. w. bis m in beiden Parastichen um $\frac{1}{2} V$ verschoben sein; das Organ $m+1$ wird aber in dem m -zähligen Parastichen eine Verschiebung um $1\frac{1}{2} V$ erfahren, in dem n -zähligen um $\frac{1}{2} V$. Wenn man nun hier ebenfalls Zwischenstufen wählt, so bleibt doch wieder ganz wie oben, dass die zwei Organe $m+n$ und $m+n+1$ von der bei 1 eingetretenen Abnahme in ungleicher Weise beeinflusst werden, sodass auch hier, um das Regelmass beizubehalten, die Abnahme unendlich langsam vorsichgehen muss.

Es ist somit auch ganz natürlich, wenn die Figuren, welche Schwendener von schnellen Übergängen gibt, sehr unregelmässig sind. Dieses wird nur teilweise dadurch verdeckt, dass Schwendener, um die Parastichen wenigstens zu behalten, die Organe nicht mehr rund zeichnet und von wechselnder Grösse.¹⁾ Dieses ist aber ganz unstatthaft; wenn die Weise, in der die Übergänge entstehen, uns erklären soll, weshalb die Hauptreihe zur Herrschaft gelangen muss, so muss doch auch die Konstruktion, in welcher man die aufeinanderfolgenden Organe

1) Man achte z. B. in Fig. 38 auf Tafel VI der Blattstellungen darauf, dass Organ 18, das zweimal gezeichnet worden ist, das eine Mal merklich grösser ist als das andere, und dass Organ 60 rechts bedeutend höher steht als links; ähnliches findet sich in der späteren Figur in den Sitzber. Akad. d. Wiss. Berlin, 1883, I, Tafel VIII, Fig. 2, wenn man z. B. auf Organ 6, 10 oder 33 achtet. Die Ungenauigkeiten in dieser letzten Figur waren auch Schumann bereits aufgefallen (vergl. Morphologische Studien, Heft II, Leipzig 1899, S. 307). Schumann kam durch kritische Betrachtung dieser Figur ebenfalls zu der Ansicht, dass Schwendener die Notwendigkeit der häufigen Verwirklichung der Hauptreihe nicht erwiesen hatte, dass er nur den Weg zum Verständnis dieser Notwendigkeit angebahnt hatte.

in irgend einer Weise abnehmen lässt, von selbst einen solchen Übergang liefern.

Van Iterson, der, wie gesagt, die Übergänge ebenfalls studiert hat, gibt auf Tafel 13—15 seines Werkes Übergangsfiguren, welche viel regelmässiger aussehen und welche daher anfangs den Eindruck machen, alsob sie dennoch den regelmässigen Übergängen der Pflanzen entsprechen. Bei näherer Betrachtung ist dieses aber ebensovienig der Fall wie bei den Figuren Schwendeners; er sind hier einige Übergangskreise so gewählt, dass sie den Raum zwischen den beiden verschiedenen regelmässigen Systemen ausfüllen. Die zu erreichende höhere Stellung ist hier also gewissermassen als Ziel vorausgesetzt; um dieses zu erreichen wird dabei sogar bisweilen ein höher gestelltes Organ grösser als ein niedrigeres gewählt. Van Iterson meint nun, dass, auch wenn man die Übergangskreise anders wählt, Systeme auftreten, welche den regelmässigen hinreichend ähnlich sind¹⁾; ich glaube aber, dass dieses nicht der Fall ist und dass der oben angeführte Beweis des Gegenteils diese Meinung genügend stützt. Denn um es nochmals zu betonen, durch einfache Aneinanderreihung der verschiedenen Organe, ohne Rücksicht auf das gewünschte Ergebnis und ohne willkürliche Sprünge in der Organgrösse muss die Konstruktion wenigstens ebenso schöne Übergänge wie die Pflanze bieten können. Die einzige mir aus der Literatur bekannte Konstruktion, welche dieser Anforderung genügt, zeigt auch nur einen langsamen Übergang, von 3 + 5 bis 8 + 13, der über etwa 250 Organe verteilt ist.²⁾

Wir kommen also zu dem Ergebnis, dass ein System

1) Van Iterson l. c. S. 270.

2) Von A. Weiss in K. Goebel, Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901, S. 66.

$m + n$, bei dem m und n nicht gleich sind, durch sehr langsame Abnahme der relativen Durchmesser in $n + (m + n)$ übergehen kann; bei rascherer Abnahme der Durchmesser muss jedoch das Regelmass verloren gehen.

Bevor ich nun dazu übergehe, anzugeben, wie meiner Meinung nach dennoch in der Natur die raschen Übergänge regelmässig gebildet werden können, werde ich zunächst die langsamen Übergänge noch etwas näher betrachten und dabei die Fälle $m < n < 2m$, $n > 2m$ und $n = m$ gesondert betrachten.

1. $m < n < 2m$. Wenn n grösser ist als m und kleiner als $2m$, so geht, wie wir oben gesehen haben, bei langsamer Abnahme der relativen Kreisdurchmesser das System $m + n$ in $m + n + (m + n)$ über und weiter in $n + (m + n)$ u. s. w. Umgekehrt aber führt eine Zunahme der Kreisdurchmesser zu dem Kontakt $(n - m) + m$. Wenn die Kreise dann noch weiter abnehmen, so kann unter Umständen auch hier ein Kontakt $(2m - n) + (n - m)$ daraus hervorgehen, dies steht aber nicht allgemein fest. Denn während bei allen höheren aus einem niedrigeren System entstandenen Kontakten notwendigerweise die Koordinationszahlen der Kontaktparastichen die Form $n < 2m$ haben, so ist dies bei einem durch Zunahme der Kreise entstandenen niedrigeren Kontakt nicht der Fall. Wenn wir die Reihe $3 + 4$, $4 + 7$, $7 + 11$ u. s. w. nach oben fortsetzen, so bleibt immer die zweite Zahl kleiner als das Doppelte der ersten; wenn wir sie aber nach unten fortsetzen, so erhalten wir schliesslich den Kontakt $1 + 3$, bei dem $n > 2m$. Ein System, bei dem $m < n < 2m$, kann also durch langsame Abnahme der Kreise nach einander in eine beliebige Zahl höherer Systeme umgewandelt werden, bei denen immer $n < 2m$, wenn man dagegen durch Zunahme der Kreise ein niedrigeres System entstehen lässt, ist dabei das Verhältnis von n und m nicht bestimmt.

2. $n > 2m$. Obwohl die Systeme, bei denen $n > 2m$ ist, niemals von grosser Bedeutung sein können, weil sie nicht bei allen Parastichenwinkeln möglich sind, so müssen wir hier doch ihre Übergangserscheinungen untersuchen. Wenn die Kreise hier langsam abnehmen, so muss, wie ich meine, auch dieses System in ein höheres $n + (m + n)$ übergehen. Zwar schreibt van Iterson ausdrücklich, dass bei diesen Übergängen auch Systeme anderer Reihen auftreten können,¹⁾ ich glaube aber, dass dies nur für zunehmende, nicht für abnehmende Kreise gilt und dass in diesem Fall nur das System $n + (m + n)$ auftreten kann. Wenn in Fig. 32 der Kreistradius langsam abnimmt,

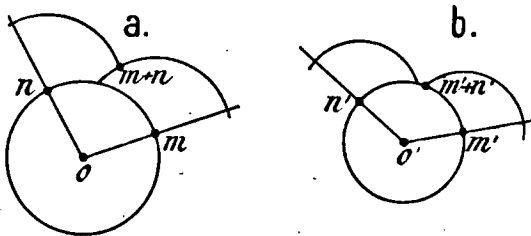


Fig. 32. Übergang von $m + n$ in $n + (m + n)$ durch Abnahme der Verbreitungskreise.

so wird infolgedessen bei einem bestimmten, höher gestellten Kreis der $m + n$ -zählige Kontakt auftreten müssen, ungeachtet der Werte von m und n .

Und weil nun n grösser ist als m , so wird $m + n$ auf dieselbe Seite fallen wie m . Wenn also die Kreise noch kleiner und der Parastichenwinkel noch grösser werden sollte, dann würde ein neugebildeter Insertionspunkt $m' + n'$ nur noch auf m' und o' ruhen (Fig. 32b) und somit den n -zähligen und den $m + n$ -zähligen Kontakt

1) van Iterson l. c. S. 293.

haben, sodass der Kontakt $m + n$ auch hier in $n + (m + n)$ übergehen würde.

Anders ist es dagegen, wenn die Kreise bei einem System $m + n$, bei dem $n > 2m$, zunehmen. Der Parastichenwinkel wird dann immer spitzer, und je nach den Zahlen m und n stellt sich früher oder später die Instabilität des Systems ein, die wir im IV. Kapitel kennen gelernt haben. Jedenfalls wird das System, ehe und bevor der niedrigere dreizählige Kontakt erreicht ist, ganz unmöglich. Das System $m + n$ wird dann nicht wie sonst in $(n - m) + m$ übergehen, sondern in ein anderes System, das im allgemeinen nicht im voraus anzugeben ist; von $1 + 3$ sahen wir oben, dass es $2 + 3$ sein musste.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, dass, während alle rekurrenten Reihen sich nach oben zu durch langsame Abnahme der Kreise verwirklichen können, dies nach unten zu nur soweit der Fall ist, als dabei $n < 2m$ bleibt. Die Hauptreihe kann also nach unten bis an den niedrigst möglichen Kontakt $1 + 1$ fortgesetzt werden; eine Reihe wie $3, 10, 13$, u. s. w. kann bis an ihr niedrigstes Glied $3 + 10$ fortgesetzt werden, dies kann dann aber nicht in $3 + 7$ übergehen, sondern in ein anderes System, bei dem das Verhältnis der Parastichenzahlen sich der Einheit etwas mehr nähert.

3. $m = n$. Die wirteligen Stellungen sind in ihren Übergangsfiguren von den spiraligen sehr stark verschieden. Weder Schwendener noch van Iterson bemerkt dieses ausdrücklich; dass es aber so ist, werde ich hier beweisen. Denn erstens bleibt das System bei rascher Abnahme oder Zunahme der Kreise anfangs ebenso regelmässig wie bei langsamen Änderungen; der Beweis, dass die raschen Übergänge das Regelmass der spiralen Systeme verderben, beruht gerade darauf, dass m und n ungleich

dass das System $3 + 6$ entstehen wird, augenscheinlich nur $\frac{1}{3}$; in $\frac{2}{3}$ der Fälle werden die Organe an verschiedenen Seiten entstehen, sodass andere, mehr oder weniger unregelmässige Systeme entstehen.

Wenn die Verbreitungskreise in Grösse zunehmen, so ändert $3 + 3$ sich in $0 + 3 + 3$ (Fig. 34), d. h. die drei Kreise 9, 9' und 9'' berühren einander in der Horizontalebene. Wenn die Kreise nun noch etwas zunehmen, so wird das System sozusagen übersättigt; es kann nur noch fortexistieren, wenn die drei Organe eines Wirtels entweder genau zugleich entstehen oder jedenfalls ein jedes Organ, bevor die Verbreitungskreise der beiden anderen Organe desselben Wirtels seine Stelle erreicht haben. Etwaige Unregelmässigkeiten, von denen im voraus nichts zu sagen ist, können die Entstehung eines Organes zu stark verzögern, in welchem Falle das Organ sofort aus der Ebene des Wirtels heraustritt und höher nach oben gestellt wird.

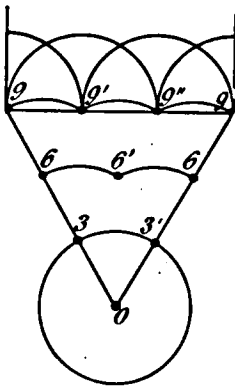


Fig. 34.
System $0 + 3 + 3$.

Die wirteligen Stellungen sind also allgemein in ihren Übergängen von vorhandenen Unregelmässigkeiten abhängig. Weil nun die drei Systeme $1 + 1$, $2 + 2$ und $3 + 3$ neben der Hauptreihe zu den wichtigsten Systemen des Pflanzenreichs gehören, so empfiehlt es sich, diese Systeme noch etwas näher auf die vorhandenen Möglichkeiten zu prüfen.

a. Das System $1 + 1$. Das einfachste System $1 + 1$ ist auch in seinen Übergängen sehr einfach. Nach oben zu muss es bei nicht zu rascher Abnahme der Kreise immer notwendigerweise in $1 + 2$ übergehen, nach unten hat es keinen Übergang.

Um uns dieses klar zu machen, betrachten wir Fig. 35 und 36. In 35a ist ein System $1 + 1 + 2$ abgebildet, das aus $1 + 1$ durch Abnahme der Kreise entstehen muss. Wenn die Abnahme dann noch weiter fortfährt (in der Figur ist der Kreis um 2 kleiner gezeichnet) so bleibt die Stelle des nächsthöheren Organes (3) ebenso wie sonst bei $m + m$ unbestimmt. Weil hier aber bloss 1-gliedrige Wirtel vorhanden sind, so müssen alle Glieder dieser Wirtel entweder nach rechts oder nach links verschoben werden; mit anderen Worten, wenn Organ 3 rechts auftritt, wie in der Figur, so entsteht ein System $1 + 2$ mit rechtsläufiger Grundspirale; wenn 3 links auftritt, so ist die Grundspirale linkswindend.

Wenn die Abnahme der Kreise eine raschere ist, so können auch andere Übergangsfiguren auftreten; so kann der für Organ 3 in Fig. 35a verfügbare Raum

so gross werden, dass beiderseits in dieser Lücke ein Organ entsteht; das System $1 + 1$ geht dann unvermittelt in $2 + 2$ über (35b). Es versteht sich, dass so auch noch andere Übergänge entstehen können, die wir hier aber nicht weiter verfolgen.

In Fig. 36 ist ein System $0 + 1 + 1$ gegeben, und man wird leicht einsehen, dass, auch wenn die Kreise noch grösser werden, doch das System nach wie vor dasselbe bleibt. In der Figur, wo der Radius der Kreise gerade dem Umfang des Zylinders gleich ist, berührt der Kreis

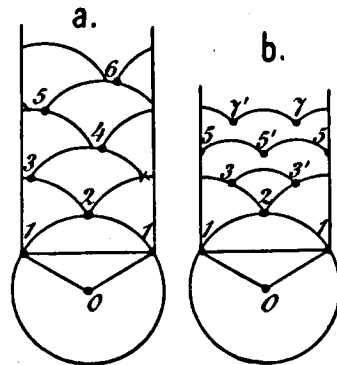


Fig. 35. System $1 + 1 + 2$, das durch geringe Abnahme der Kreise in $1 + 2$ übergeht (a) und durch stärkere Abnahme in $2 + 2$ (b).

um 2 sich selbst gerade in dem Punkt 2 wieder; wenn der Kreis einen noch grösseren Radius hätte, so würde er sich selbst oberhalb und unterhalb des Punktes 2 schneiden, ohne dass dies Einfluss auf die Blattstellung ausüben würde.

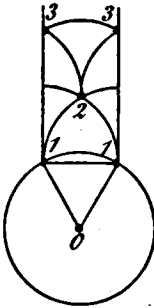


Fig. 36.
System 0+1+1.

Eine sehr bemerkenswerte Eigenschaft des Systems 1 + 1 ist noch, dass etwa vorhandene Unregelmässigkeiten das System der weiteren Organe nur verschieben können, seine Regelmässigkeit aber nicht beeinträchtigen. Dieses rührt daher, dass ein einziger Kreis die ganze Basis für die weiteren Kreise bildet, sodass etwaige Störungen die beiden Parastichen in derselben Weise beeinflussen; das System 1 + 1, sowie das daraus

entstehende System 1 + 2, sind somit öfters sehr genaue Annäherungen an das mathematisch regelmässige System.

b. Das System 2 + 2. Die dekussate Stellung wird bei

abnehmender Kreisgrösse zunächst in 2 + 2 + 4 übergehen, und weiter, wenn keine besonderen Umstände da sind, in 50 % der Fälle in 2 + 4, in 50 % dagegen in andere Stellungen, je nachdem die beiden ersten Organe mit unbestimmter Stellung (Fig. 37 6 und 6') beide an derselben Seite oder das eine rechts, das andere links stehen. Welche Stellungen sind es nun, welche im letzteren Fall auftreten können?

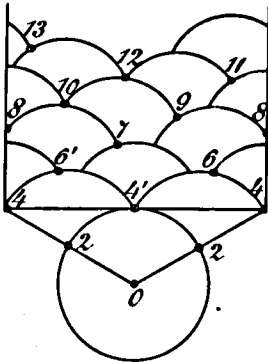


Fig. 37.
Übergang von 2 + 2 in 2 + 3.

In Fig. 37 ist die Stellung von 7 wieder unbestimmt; weil jedoch bis jetzt alles genau symmetrisch ist, so ist es gleichgültig, an welcher Seite

wir Organ 7 eintragen. Setzen wir es links, so entsteht ein ziemlich regelmässiges System $2 + 3$ mit rechtsläufiger Grundspirale; hätten wir es rechts gesetzt, so würde das Spiegelbild entstanden sein. Aus $2 + 2$ kann also $2 + 3$ entstehen; dieses ist aber nicht die einzige Möglichkeit. Denn der Raum, der für das Organ 7 offen war, war grösser als derjenige für die Organe 6 und 6'. Es konnte nun auch sein, dass in diesem Raum zwei untereinander verwachsene Blätter auftraten, wie Delpino es gerade sehr oft bei dem Übergang von $2 + 2$ in $3 + 3$ beobachtete ¹⁾; schliesslich kann aber der Raum auch so gross sein, dass zwei getrennte Organe darin Platz finden, wie das in Fig. 38 der Fall ist. Wir bekommen dann ein System, das zwar stark unregelmässig ist, das aber als $3 + 3$ beziffert werden kann.

Durch raschere Abnahme der Kreise konnte natürlich hier auch aus $2 + 2$ sofort $4 + 4$ entstehen, man braucht, um dieses zu verdeutlichen, nur Fig. 35 b zu verdoppeln.

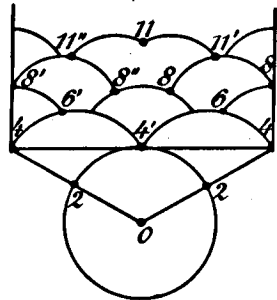


Fig. 38. Übergang von $2 + 2$ in unregelmässig $3 + 3$.

Bei dem System $1 + 1$ waren die vorhandenen Unregelmässigkeiten für die Fortbildung des Systems und somit auch für die Übergänge ohne Bedeutung. Bei dem System $2 + 2$ sowie bei allen andern wirteligen Systemen, werden sie dagegen von der höchsten Bedeutung. Ob aus $2 + 2$ das System $2 + 4$ oder $2 + 3$ oder sogar $3 + 3$ entstehen wird, hängt durchaus von den vorhandenen Unregelmässigkeiten ab, und es versteht sich deshalb, dass bei vielen dikotylen Pflanzen auf die beiden Kotylen stets das System $2 + 3$ und nie das System $2 + 4$ folgen

1) Delpino l. c. S. 202.

muss, z. B. wenn die Kotylen nicht genau opponiert sind; die Lage der beiden ersten Blätter wird dann nicht gleich hoch sein, und das zweite Paar Laubblätter wird sich also an einer Seite nähern; man vergl. darüber Fig. 37.

Das System $2 + 2$ muss sich also bei nicht zu rascher Änderung der Kreisdurchmesser nach unten in $1 + 2$, nach oben in $2 + 3$ oder $2 + 4$ ändern. Dabei hat $2 + 3$ einen entschiedenen Vorzug vor $2 + 4$, weil etwa vorhandene Ungleichmässigkeiten sehr leicht die Entstehung des Systems $2 + 4$ verhindern.

c. Das System $3 + 3$ kann sich nach oben zu, wie wir gesehen haben, nur unter ganz besonderen Bedingungen in $3 + 6$ umwandeln; eher kann dagegen bei sehr rascher Abnahme der Kreise $6 + 6$ daraus entstehen, man verdreifache dafür einfach Fig. 35b. Im allgemeinen aber wird bei langsamer Abnahme der Kreise ein mehr oder weniger unregelmässiges System $3 + 4$, $4 + 4$, $3 + 5$ oder ähnliches entstehen; ich führe davon keine Konstruktionen an, weil ein jeder sich diese selbst leicht herstellen kann. Nach dem vorhergehenden versteht es sich, dass die Chance auf verwachsene Blätter hier wieder sehr gross ist; auch hier führt Delpino¹⁾ einige Beispiele von solchen „verdoppelten“ Blättern an, welche an der Grenze zwischen zwei Systemen $3 + 3$ und $4 + 4$ lagen. Wenn die Kreise zunehmen, wird das System, wie gesagt, übersättigt, bis eine Unregelmässigkeit Störung bringt; das System $3 + 3$ muss dann in $2 + 3$ oder bei stärkerer Abnahme in $2 + 2$ übergehen, beides wieder mehr oder weniger unregelmässig. Ihrerseits können diese Systeme wieder in niedrigere Systeme, welche jedoch alle der Hauptreihe angehören, übergehen.

Bei der Zusammenfassung unserer Ausführungen in

1) Delpino l. c. S. 202.

diesen Paragraphen finden wir, dass durch langsame Abnahme der relativen Kreisradien ein spiralisches System $m + n$ sich in ein höheres System derselben Reihe, $n + (m + n)$ ändert. Ein wirteliges System $m + m$ kann sich in sehr verschiedenen Systemen fortsetzen; was geschehen wird, hängt hier von zufälligen Unregelmässigkeiten ab. Zunahme der Kreisradien lässt ein spiralisches System $m + n$ in ein niedrigeres System $(n - m) + m$ übergehen, sofern es nicht selbst, bevor es darin übergeht, labil oder unmöglich wird und in ein System einer anderen Reihe übergeht; dieses geschieht dann, wenn $n > 2m$. Ein wirteliges System $m + m$ setzt sich bei zu weitgehender Zunahme der Kreisradien noch eine Zeitlang in übersättigtem Zustande fort, bis die vorhandenen Unregelmässigkeiten störend eingreifen und es in eine der vielen möglichen anderen Systeme überführen. Bei diesen Unregelmässigkeiten müssen besonders oft solche auftreten, welche zur Entstehung zweier gleich hoch gestellter Blattmittelpunkte in geringer Entfernung führen; die Entstehung verwachsener Blätter ist hier also häufiger zu erwarten, wie die Beobachtung auch bestätigt.

Regelmässige spiralisches Systeme bleiben bei langsamer Änderung der Kreisradien regelmässig; regelmässige wirtelige Systeme sind nach stattgehabtem Übergang meistens mehr oder weniger unregelmässig.

§ 2. Die raschen Übergänge.

Kleine Änderungen sind, wie wir im vorigen Paragraphen sahen, durch Zu- oder Abnahme der Verbreitungskreise nur bei den wirteligen Systemen regelmässig zu konstruieren; bei den spiralischen Systemen kann das deshalb nicht geschehen, weil derselbe Kreis nach zwei verschieden steilen Richtungen mitwirkt zur Ortsbestimmung anderer Kreise. Weil nun aber alle Radien eines Kreises einmal

gleich sind, so werden die beiden Kontaktparastichen, welche durch einen bestimmten Kreismittelpunkt gehen, durch Vergrößerung oder Verkleinerung des Kreises in gleicher Weise verlängert oder verkürzt; das Regelmass des Systems setzt aber voraus, dass verschieden steile Kontaktparastichen gerade in verschiedener, nicht in gleicher Weise geändert werden. Dies ist mit Kreiskonstruktionen nie zu erreichen, kann aber sehr gut in anderer Weise erzielt werden. Um dies zu verstehen, ist es angebracht, die möglichen Ursachen der Änderung der Kreise etwas näher zu betrachten. Wenn die Kreise grösser oder kleiner ausfallen, so kann das natürlich auf verschiedene Weisen zu stande kommen: es kann z. B. weniger Blattstoff produziert werden, sodass der „Oelfleck“ kleiner bleiben wird; es kann aber auch sein, dass das Meristem die Verbreitung des Blattstoffes in geänderter Weise beeinflusst.

Bis jetzt haben wir uns über die Verteilung des Blattstoffes innerhalb des Verbreitungskreises noch nicht ausgesprochen; ich werde hier nun einen Versuch machen mit der sehr einfachen Hypothese, dass diese Verteilung dadurch zu stande kommt, dass das Gewebe eine gewisse konstante Menge des Blattstoffes absorbiert; dass also innerhalb des Verbreitungskreises der Blattstoff gleichmässig verteilt werden muss.

Eine Änderung des Verbreitungskreises wird sich dann natürlich sofort ergeben, wenn der Absorptionskoeffizient sich ändert. In diesem Fall werden diejenigen Kreise, welche sich auf der Grenze von verschieden stark absorbierenden Gewebazonen finden, in andere Kurven übergehen. Es ist nun schon von vornherein wahrscheinlich, dass bei diesen Suppositionen bessere Konstruktionen möglich sein werden. Denn während der Einfluss einer Abnahme der Kreisradien in den beiden Parastichenscharen in ungleichen Höhen zu wirken anfang (vergl. S. 251), so wird eine geänderte

Absorption ringsum in einer bestimmten Höhe genau gleichartig und symmetrisch wirken. Denn wir können uns die Änderung ja am besten so vorstellen, dass der Vegetationskegel anfängt, andersgeartete Gewebezonen zu bilden, deren Absorption gerade einen anderen Wert hat. Dadurch ist rings um den Vegetationskegel der Absorptionskoeffizient in gleicher Höhe der nämliche.

Es fragt sich nun zunächst: Wie müssen wir uns die Änderungen des Absorptionskoeffizienten denken, um den Beobachtungstatsachen möglichst gerecht zu werden?

Die einfachste Mutmassung ist, dass diese Änderung nicht plötzlich, sondern allmählich eintrete, von beliebiger Stärke sei und beliebige Schwankungen zeige. Ich werde nun klarzulegen versuchen, dass wahrscheinlich gerade bei diesen Suppositionen die Übergänge immer in der erwünschten Weise stattfinden, d. h. dass regelmässige Systeme regelmässig bleiben und dass etwaige Unregelmässigkeiten sich als solche fortpflanzen, ohne relativ geringer oder stärker zu werden. Diese botanisch einfachsten Mutmassungen führen mathematisch aber zu sehr schwierigen Problemen, und diese gestalten sich bedeutend einfacher, wenn man die Änderung des Absorptionskoeffizienten plötzlich eintreten lässt, oder jedenfalls mit Schwankungen nach sehr einfachen Gesetzen.

Wie bei den Systemen von Verbreitungskreisen auf der Kugeloberfläche und auf der Ebene, so hat mein Vater mich auch hier mit seinen reichen mathematischen Kenntnissen aufs kräftigste unterstützt; es stellte sich alsbald heraus, dass die aus den Verbreitungskreisen in dieser Weise entstehenden Kurven in der mathematischen Literatur noch nicht beschrieben waren. Der von ihm leider nicht ganz vollendete Aufsatz über diese Kurven ist auf meine Bitte durch meinen hiesigen Kollegen Dr. K. W. Rutgers in seine jetzige Form gebracht worden. Man

findet ihn unten nach meiner eigenen Arbeit. Betrachten wir an der Hand dieser mathematischen Ergebnisse zuerst den mathematisch einfachsten Fall, dass auf dem Zylinder ein höheres Gebiet mit verändertem Absorptionskoeffizienten unvermittelt auf das niedrigere Gebiet folgt, und die Grenzzone zwischen beiden also zur geraden Linie wird. In diesem Fall werden diejenigen Teile der Verbreitungskreise, welche von dem unteren Gebiet in das höhere hineindringen, nicht länger Kreissegmente, ihre Peripherie ist jedoch ein Teil einer Pseudokonchoide mit der Formel $x^2(x^2 + y^2) = (a^2 \sin^2 \alpha + r^2 \cos^2 \alpha) x^2 + a^2 \sin^2 \alpha \cdot y^2$, von denen mittelst der von meinem Vater gefundenen Methode die Konstruktion keine Schwierigkeiten bietet. Man kann also versuchen, mittelst dieser Methode ein gewisses regelmässiges System auf der abgerollten Zylinderfläche in ein gewisses höheres System derselben Reihe überzuführen. Unter gewissen Bedingungen gelingt das ganz gut. So gibt Fig. 39 eine Konstruktion von einem System 1 + 2 + 3, das durch eine einmalige Änderung des Absorptionskoeffizienten in das System 2 + 3 + 5 übergeführt wird. Das schwarze Band an der rechten Seite der Konstruktion gibt in willkürlichem Massstabe die Grösse des Absorptionskoeffizienten in den daneben sich befindenden Teilen des Systems wieder.

Einzelne geringe Unregelmässigkeiten, wie z. B., dass Organ 12 und 13 nicht auf 7 und 8 ruhen, 11 dagegen wohl auf 6, sind zweifellos kleinen Konstruktionsfehlern zuzuschreiben; das resultierende System ist aber bemerkenswert regelmässig. Wir sehen auch, dass der Übergang sich allmählich einstellt: Punkt 6 ruht nicht mehr wie 5 auf drei Kreisen, sondern auf zwei, und zwar den Kreisen 3 und 4; Punkt 6 ist aber noch sehr weit davon entfernt, auf Kreis 1 zu ruhen, wie der 5-zählige Kontakt erfordern würde. Punkt 7 ist schon dem Kreis 2 etwas näher,

8 dem Kreis 3 noch näher u. s. w., bis endlich Punkt 11 dem Kreis 6 aufgelagert ist.

Dass hier der dreizählige Kontakt gerade in den nächst

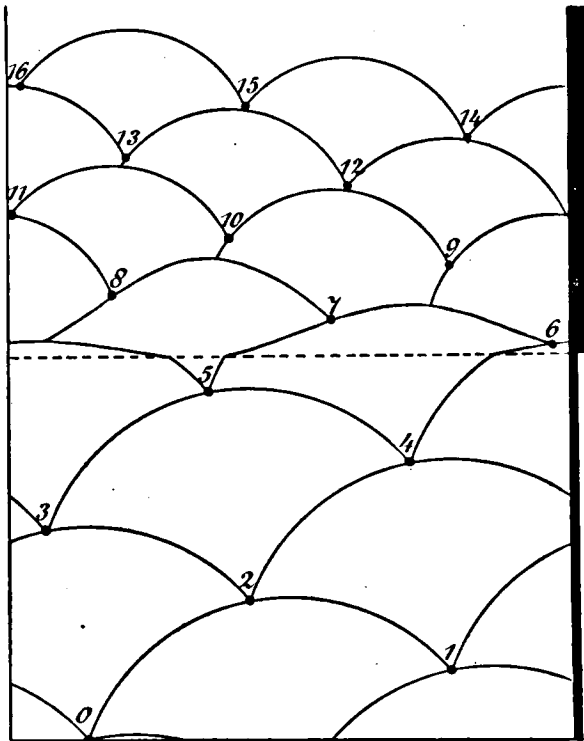


Fig. 39. Pseudokonchoidenkonstruktion zur Erläuterung des Überganges von $1 + 2 + 3$ in $2 + 3 + 5$ durch eine einmalige Änderung des Absorptionskoeffizienten ($\cos \alpha = 0,618$).

höheren übergeführt wird, rührt daher, dass hier der Wert des Faktors $\cos \alpha$ (vergleiche die Arbeit meines Vaters) auf 0,618 gestellt worden ist; bei van Iterson findet

man den Beweis, ¹⁾ dass auf dem Zylinder die Werte von b (unsere Kreisradien) der aufeinanderfolgenden dreizähligen Kontakte der Hauptreihe um einen Faktor $\lambda = 0,618$ verschieden sind.

Man könnte nun natürlich der ersten Übergangslinie eine zweite und eine dritte folgen lassen; diese kann man aber der ersten bzw. der vorigen nicht zu bald folgen lassen, weil sonst die Pseudokonchoiden abermals eine Übergangslinie passieren und die Konstruktion dann nicht mehr angewandt werden kann. Fig. 40 gibt uns eine solche Konstruktion, wo das System $1 + 2 + 3$ zuerst durch eine Übergangslinie in $2 + 3 + 5$ übergeführt wird, bevor dieses sich aber ganz herausgebildet hat, ist eine zweite Übergangslinie da; das System würde nun, weil $\cos \alpha$ wieder $= 0,618$ gestellt ist, sich in $3 + 5 + 8$ umwandeln müssen; ein dritte Übergangslinie, bei der $\cos \alpha = 0,74$ ist, lässt dieses aber wieder seinerseits sich in rechtwinklig $5 + 8$ ändern; das schwarze Band verdeutlicht auch hier diese Absorptionsänderungen.

Wenn wir also hier schon einen wirklich sehr guten Übergang von $1 + 2 + 3$ auf $5 + 8$ mit nur etwa 10 Übergangsorganen vor uns haben, so ist dieses doch noch keine völlig genügende Lösung unseres Problems, wie es möglich ist, dass die Übergänge in der Natur vielfach so genau regelmässige Systeme entstehen lassen. Denn hier sind die Werte von $\cos \alpha$ von ganz besonderer Grösse gewählt; hätte man z. B. anfangs nicht $0,618$ sondern $0,74$ genommen und dann $0,618$, so würde das Regelmass nicht erhalten geblieben sein.

Dieses rührt daher, wie mir experimentell durch Anfertigung von Konstruktionen klar geworden ist, dass $\cos \alpha$ niemals kleiner gewählt werden darf, als derjenige Wert,

1) van Iterson l. c. S. 75.

der den nächsthöheren dreizähligen Kontakt liefert. Ist daher der Kontakt stumpfwinklig, so muss $\cos \alpha$ sehr

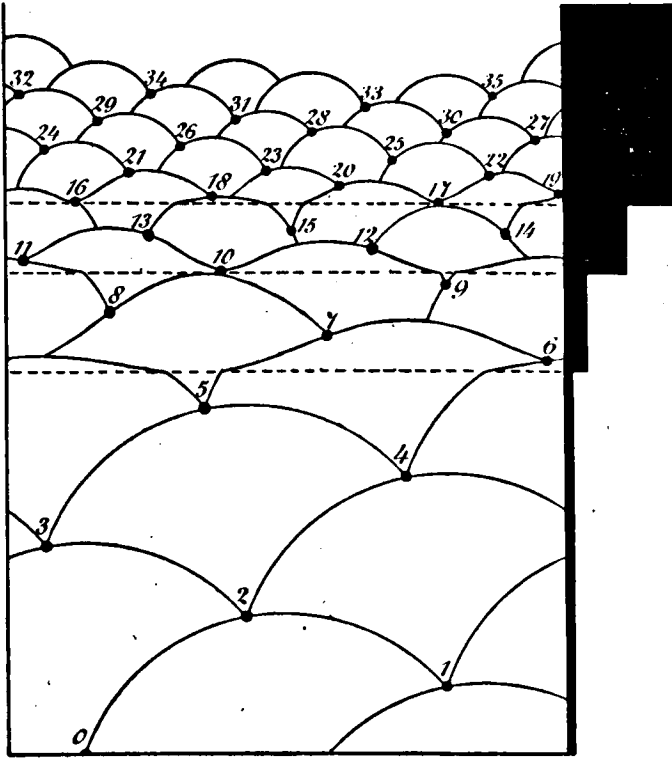


Fig. 40. Pseudokonchoidenkonstruktion zur Erläuterung des Überganges von $1 + 2 + 3$ auf rechtwinklig $5 + 8$ durch eine dreimalige Änderung des Absorptionskoeffizienten ($\cos \alpha = 0,618$, bzw. $0,618$ und $0,74$).

gross, der Einheit fast gleich, gewählt werden. Wenn man dieses nicht befolgt, so schwindet von dem Kontakt $m + n$ der niedrige Kontakt m , bevor der höhere ($m + n$) entstanden ist. Wenn man dann dennoch die Punkte an den niedrigsten Stellen einfügt, so kommen einzelne

Organe an solche Stellen, welche den Gesetzen nicht entsprechen.

Weil nun in der Pflanze die Änderungen des Absorptionskoeffizienten naturgemäss von der Blattstellung unabhängig gedacht werden müssen, und auch keine einzige Gewähr dafür besteht, dass die Übergangslinien einander nicht sehr bald folgen, so kann vorliegender Erklärungsversuch uns noch nicht ganz befriedigen.

Wir finden aber in der Arbeit meines Vaters auch den Fall behandelt, dass die Absorption des Blattstoffes nicht plötzlich, sondern allmählich stattfindet, und zwar ist hier als einfachster Fall eine arithmetische Zunahme der Absorption gewählt. Die dann aus den Kreisen entstehenden Pseudokonchoiden können nicht mehr durch Konstruktion in einfacher Weise gefunden werden, jede Kurve muss durch Berechnung erhalten werden. Die Bestimmung eines jeden Punktes erfordert dabei die zahlenmässige Lösung einer Gleichung dritten oder fünften Grades, sodass eine solche Konstruktion sehr zeitraubend wird. Ich habe dennoch in Fig. 41 eine Konstruktion durchgeführt,¹⁾ welche gewissermassen ein Gegenstück zu Fig. 40

1) Die nicht kreisförmigen Teile der Kurven um 3, 4 und 5 sind gefunden durch Lösung von y^3 aus der Formel

$2x^3(x^3 + y^3) + 3sx^3(x^3 + y^3) + (p-s)^3(x^3 + y^3) - 3pr^3x^3 = 0$,
durch Einführung bestimmter Werte von x und Berechnung der zugehörigen y . Für jede Kurve wurde dann selbstverständlich der Mittelpunkt als 0-punkt betrachtet. Die Kurven um 6—18 wurden berechnet nach der Formel

$$2x(x^3 + y^3) + 3p(x^3 + y^3 - r^3) = 0$$

und die um 19—25 teils nach dieser Formel und teils (in der Zone der konstanten Absorption) nach der Formel

$$3tx^3(x^3 + y^3) - (t-p)^3(x^3 + y^3) - 3pr^3x^3 = 0$$

welche aus der im IV. Kapitel der genannten Abhandlung gegebenen Formel hervorgeht, wenn, wie hier, $p = s$ ist.

bildet. Auch hier ist ein Übergang von $1 + 2 + 3$ auf $5 + 8$ entstanden; wir haben jetzt aber nicht mehr eine sprungweise Änderung der Absorption in sehr genau zu

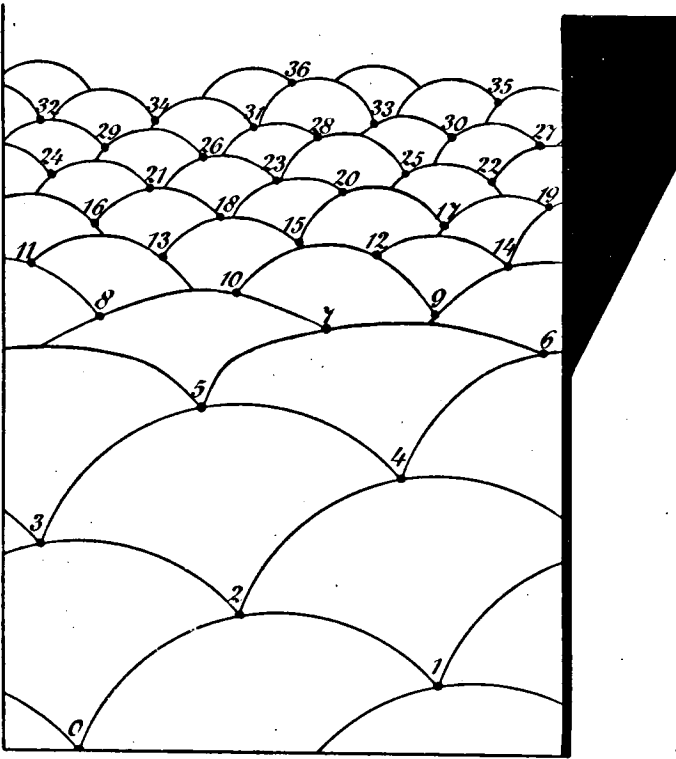


Fig. 41. Pseudokonchoidenkonstruktion zur Erläuterung des Überganges von $1 + 2 + 3$ auf $5 + 8$ durch allmähliche Zunahme der Absorption um das $12\frac{1}{2}$ -fache.

bemessender Weise, sondern, wie das schwarze Band in der Figur angibt, eine allmählich zunehmende.

Verhältnismässig nimmt die Absorption hier anfangs rascher zu als später, weil die Zunahme eine arithmetische und keine geometrische ist; eine Verdoppelung der

Absorption findet anfangs sehr bald, später viel langsamer statt. In Fig. 40 war dieses nicht der Fall, dort war die sprungweise Zunahme eine geometrische. Durch diese anfangs etwas zu rasche Zunahme kommt es wohl, dass in Fig. 41 das Regelmass etwas beeinträchtigt wird. Dieses äussert sich zunächst darin, dass Punkt 9 nur wenig höher liegt als Punkt 8, und 14 sogar ein wenig unterhalb 13. Später finden wir Punkt 22 auf den Kreisen um 19 und 17 ruhen (Kontakt 3 + 5), obwohl 18 — 21 schon den Kontakt 5 + 8 hatten. Eine etwas langsamere Zunahme der Absorption hätte ohne Zweifel diese Fehler grossenteils oder ganz verschwinden lassen; angesichts des grossen Zeitaufwandes habe ich eine solche neue Konstruktion nicht ausgeführt. Denn wenn auch das schliesslich resultierende System 5 + 8 nicht ganz regelmässig ist, ein System 5 + 8 ist es unbedingt; es wird sich als solches fortpflanzen und würde an einer Pflanze nicht von einem ganz regelmässigen zu unterscheiden gewesen sein.

Wir hätten nun eigentlich noch einen Schritt weiter gehen und die Absorption weder arithmetisch, noch geometrisch, sondern z. B. nach dem Periodizitätsgesetz zunehmen lassen sollen. Statt einer Zunahme wie in Figur

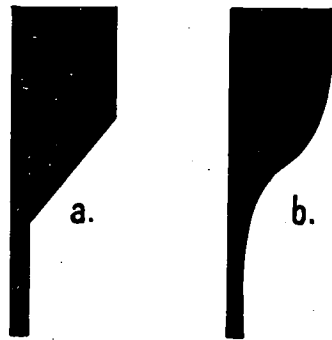


Fig. 42. Schema für die Änderung des Absorptionskoeffizienten.

42a also eine nach Figur 42b. Dann wäre die anfangs etwas rasche Zunahme sofort vermieden und wäre es wahrscheinlich möglich, einen Übergang wie in Fig. 41 noch besser und vielleicht noch rascher zu konstruieren.

Die mathematischen Voraussetzungen werden in diesem Falle aber sehr verwickelt, und die Lösung des Problems stösst auf grosse Schwierigkeiten. Vielleicht würde, wenn die mathematische Lösung vorlag, eine Konstruktion durch Berechnung dennoch nicht möglich sein; wir können uns also am besten mit dem schon Erreichten begnügen. Jedenfalls macht das bereits Angeführte es auch schon so mehr als wahrscheinlich, dass die Ergebnisse unseren Auffassungen günstig sein würden.

Obschon es eigentlich nicht nötig sein würde, führe ich hier nun noch Fig. 43 an, welche nach ganz anderen Grundsätzen hergestellt ist. Wir haben hier nämlich wieder eine solcher Kreiskonstruktionen vor uns, von denen wir oben schon erkannten, dass sie regelmässige rasche Übergänge zu geben nicht im stande sind. Diese Figur 43 ist nun in möglichst engem Anschluss an Figur 41 gezeichnet worden. Es wird hier nämlich vorausgesetzt, dass bei stets gleich bleibender Absorption die Menge des produzierten Blattstoffes in der Weise abnimmt, dass die Oberfläche der Kreise mit der jeweiligen Breite des schwarzen Bandes umgekehrt proportional ist. Die Basis ist dabei genau wie in Fig. 41, ebenso auch das schwarze Band; die Grösse der schliesslich resultierenden Kreise ist somit, wie die Rechnung leicht ergibt, ebenfalls wie in Fig. 41; das Regelmass ist aber ganz verloren gegangen. Nach den Parastichen, soweit diese vorhanden sind, ist das Resultat ein unregelmässiges System 5 + 5, folglich ein System, das gar nicht zur Hauptreihe gehört; in der Figur ist es als solches beziffert. Die Konstruktion ist also eine gute Illustration zu unserer These, dass durch Kreiskonstruktionen keine regelmässigen raschen Übergänge zu erzielen sind.

Alles bis jetzt über die Übergänge Gesagte hat nur auf Konstruktionen auf der abgerollten Zylinderfläche Be-

ziehung. Es ist aber nicht schwer, einzusehen, dass es sich ungeändert auch auf Konstruktionen auf Kegel-
flächen und in der Ebene übertragen lässt.

Im vierten Kapitel fanden wir schon, dass dieselben

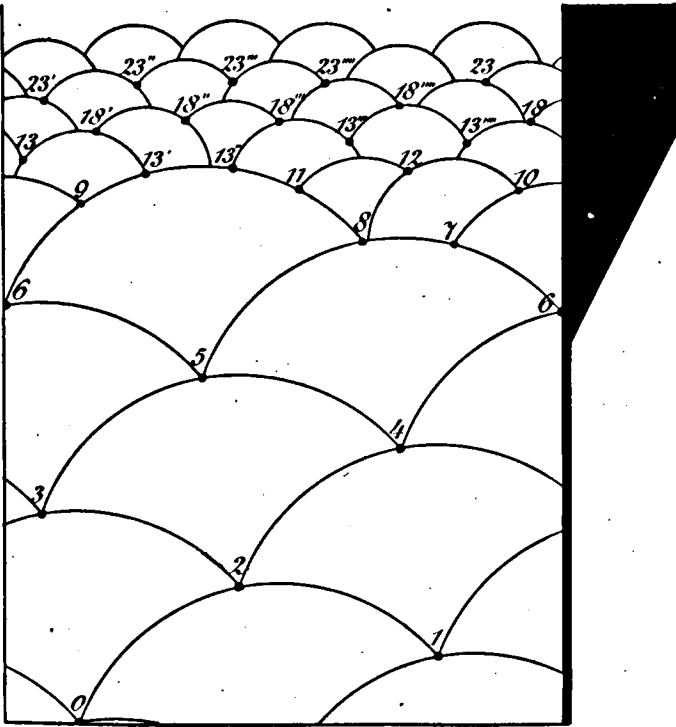


Fig. 43. Kreiskonstruktion mit allmählich abnehmender Menge Blattstoff in den aufeinanderfolgenden Zentren; die Menge nimmt bis auf 8% der ursprünglichen Quantität ab.

Systeme, welche auf dem Zylinder möglich waren, auch auf Kegel und Ebene existieren könnten, und nicht mehr; diejenigen Systeme, welche auf dem Zylinder mit spitzen Parastichenwinkeln unmöglich verwirklicht werden können,

sind bei spitzer Schneidung der logarithmischen Spiralen ebensogut unmöglich. Die langsamen Übergänge vollziehen sich daher ganz wie auf dem Zylinder.

Aber auch die raschen Übergänge verhalten sich ähnlich. Um dies näher zu begründen, gebe ich hier nur Fig. 44, wo ein System $3 + 5 + 8$ auf der Ebene durch eine einzige plötzliche Übergangslinie in ein regelmässiges System $5 + 8 + 13$ übergeht. Die Pseudokonchoiden sind nach Kapitel II der Arbeit meines Vaters durch Konstruktion erhalten; sie sind in der Figur deutlich zu erkennen. Die Kurven um Punkt 5 und alle weiteren sind schon wieder Kreise. Die Grösse dieser Kreise ist folgendermassen bestimmt worden: sie wurde der Entfernung vom Konstruktionsmittelpunkt proportional genommen und weiter soviel kleiner als die Kreise des ersten Systemes $3 + 5 + 8$ gewesen sein würden, als der Faktor λ oder $\cos \alpha$ angab. Dieser Faktor λ wurde hier $= 0,676$ genommen, um den nächsthöheren dreizähligen Kontakt gerade zu erreichen. Das geschah, weil etwaige Unregelmässigkeiten in einem dreizähligen Kontakt viel eher sich hervorheben als in einem zweizähligen. Der Wert $0,676$ wurde einfach so erhalten, dass für die beiden dreizähligen Kontakte auf der Ebene $3 + 5 + 8$ und $5 + 8 + 13$ das Verhältnis $\frac{R}{\varrho}$ mittelst der Formel

$$R_0^2 = \varrho_0^2 + \varrho_m^2 - 2\varrho_0\varrho_m \cos \alpha \text{ berechnet wurde.}$$

Das Verhältnis $\frac{R_0}{\varrho_0}$, welches natürlich dasselbe wie $\frac{R}{\varrho}$ ist, ist nun für $3 + 5 + 8$ $0,734$, für $5 + 8 + 13$ $0,496$, diese Zahlen verhalten sich wie $1 : 0,676$. Wenn ich daher aus $3 + 5 + 8$ den Kontakt $5 + 8 + 13$ entstehen lassen will, so muss ich $\frac{R}{\varrho}$ um den Faktor $0,676$ verkleinern; dieses geschieht aber gerade dadurch, dass ich $\lambda = 0,676$ stelle.

Auch hier stellt sich der Übergang allmählich ein;
Punkt 5 ruht nur noch auf zwei Kurven statt auf drei,

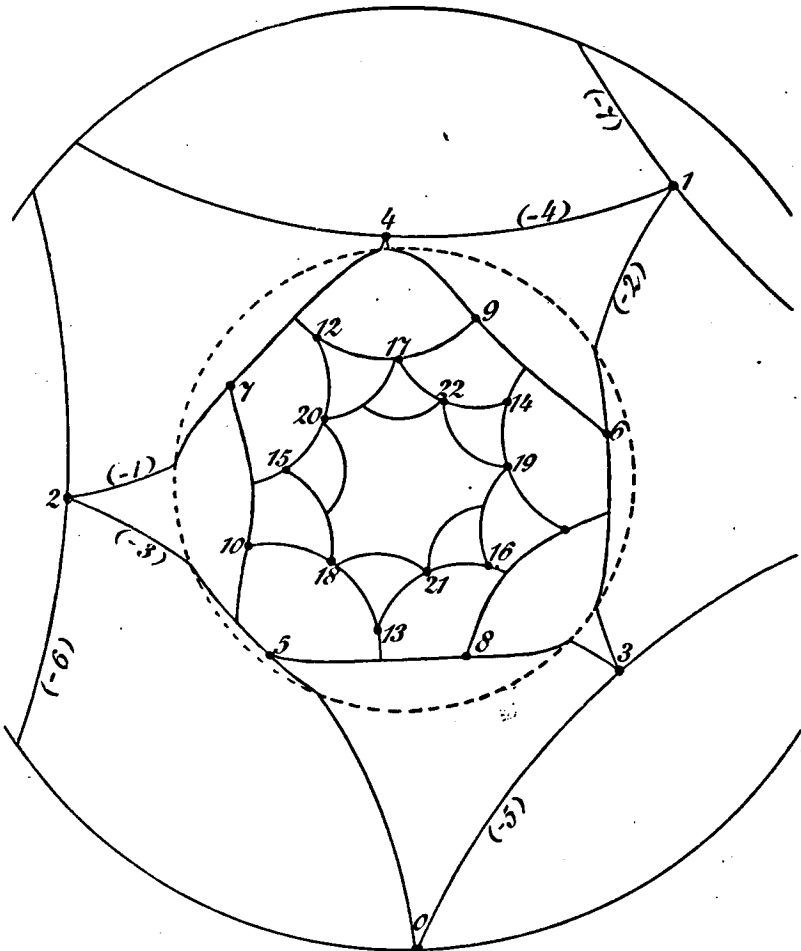


Fig. 44. Pseudokonchoidenkonstruktion zur Erläuterung des Überganges von $3+5+8$ auf der Ebene in $5+8+13$ durch einmalige Änderung des Absorptionskoeffizienten ($\lambda = 0,676$). Das Organ 11 ist in der Figur versehentlich nicht beziffert worden.

Punkt 10 ist noch weit entfernt davon, auf Kreis — 3 zu ruhen, wie der 13-zählige Kontakt erfordern würde; dieses stellt sich erst bei Punkt 17 ein, der auf dem Kreis um 4 ruht. Das System $5 + 8 + 13$ ist hier also entstanden, ohne dass die früher berechneten Werte von α , β , γ und a für $5 + 8 + 13$ anders als um den erforderlichen Wert von 1 zu berechnen benutzt worden sind. Der Wert für a soll hier 0,949 sein, gegen 0,848 für $3 + 5 + 8$. Durch Messung aus der Figur finden wir für das Verhältnis der Kreise um 4 und 5 0,91, um 5 und 6 0,95, weiter 0,95, 0,94, 0,94, 0,96, 1,00, 0,99, 0,92, 0,85, 0,93, 0,99, 1,00, 0,93; im Durchschnitt 0,946. Die Schwankungen sind wohl den Zeichenfehlern zuzuschreiben, im übrigen sind sie bedeutungslos. Dass ich hier dies mitteile, geschieht nur deshalb, weil es noch dazu beitragen kann, die Tatsache zu beleuchten, dass das Hauptverhältnis a botanisch genau so wie die Divergenz etwas Zufälliges ist, und keine wesentliche Bedeutung hat. Dass die Kreise der Entfernung vom Konstruktionsmittelpunkt proportional sind, ist die einfachste Mutmassung bei einem gleichmässigen Wachstum; bei wirklich kegelförmigen oder ebenen Vegetationskegeln kann es fast nicht anders sein. Das Hauptverhältnis wird dann aber lediglich durch die Entfernungen vom Konstruktionsmittelpunkt zweier nach einander gebildeter Kreise bedingt, also durch die zufällige Konfiguration der Kreise im Vegetationskegel, nicht durch innere Eigenschaften.

Wir hatten oben gesehen, dass alle Systeme in der Natur nur annäherungsweise verwirklicht sein können, dass also immer grössere oder kleinere Fehler vorhanden sind. Wie pflanzen diese Fehler sich nun in den Übergängen fort? Die Behandlung dieser Frage würde wieder zu sehr verwickelten Betrachtungen Veranlassung geben, und die

Lösung würde jedenfalls nicht leicht sein. Wir können aber schon im voraus sagen, dass die vorhandenen Fehler sich in den neu entstehenden Systemen fortpflanzen und dass ihre Grössen, in dem Radius der Verbreitungskreise ausgedrückt, der nämlichen Ordnung angehören bleiben werden. Betrachten wir dafür noch einmal Fig. 39 und denken wir uns, dass das Organ 4 in der Richtung der dreizähligen Parastiche 1 — 4 ein wenig nach oben verschoben worden ist, aber nicht soweit, dass es mit Organ 5 in gleicher Höhe steht. Der Punkt 7 wird dann ebenfalls höher zu liegen kommen; die Verschiebung wird aber nicht so gross sein, dass 7 oberhalb 8 zu liegen kommt. Die Verschiebung von 4 ist also in 7 nur in geringerem Masse vorhanden. Im allgemeinen können wir nun sagen, dass die Systeme bei ihren Übergängen dasselbe Mass von Unregelmässigkeit beibehalten, das ihnen schon eigen war: der Übergang wird das Regelmass weder verbessern noch verschlechtern.

Bevor wir dieses Kapitel beendigen, muss hier noch eine Bemerkung Platz finden. Wir müssen uns nämlich davon überzeugen, dass, weil die Verbreitungskreise nur den Ort der Blätter bedingen, nicht aber die Form der Blatininsertion, bisweilen auch Übergänge vorgetäuscht werden können, wo sie tatsächlich nicht bestehen; oder wo sie wohl vorkommen, sie scheinbar verstärkt werden können, wenn die Insertionsform der Blätter sich ändert.

So gibt Fig. 45 uns eine Darstellung, in der ein System 3 + 5 mit Fortlassung der Verbreitungskreise gezeichnet worden ist. Die Blatininsertionen sind unten schmale quer-gestreckte Ellipsen, oben Kreise; ein solcher Unterschied würde z. B. bei dem Übergang von Laubblättern auf Brakteen vorkommen können. Dadurch ist nun unten ein System 1 + 2 vorgetäuscht worden, dass sich nach oben in 3 + 5 umwandelt. Wenn solche Verhältnisse in der

Natur vorkommen — und ich sehe keinen Grund, dies anzuzweifeln — so wird es vielleicht in günstigen Fällen noch möglich sein, dies nachzuweisen. Übergänge im

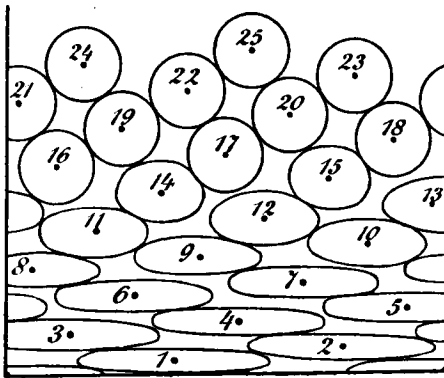


Fig. 45. Darstellung, wie durch eine sich verändernde Querschnittform der Insertionen eine Änderung des Kontaktsystems vorgetäuscht werden kann.

Sinne der in diesem Kapitel behandelten Erscheinungen sind es aber nicht.

Wir haben in diesem Kapitel also gesehen, in welcher Weise die spirali- gen Systeme sich innerhalb einer gegebenen Reihe gesetzmässig umwandeln können, ohne dabei das Regelmäss zu verlieren. Die Hypo-

these von den Absorptionsänderungen des Gewebes für den Blattstoff hat uns gestattet, durch Konstruktion von reinen Anschlussfiguren die in der Pflanze beobachteten raschen Übergänge genau nachzuahmen; ein Resultat, das bisher noch nicht erreicht worden war. Für die wirteligen Systeme haben wir nur gefunden, dass bei Änderungen des relativen Kreisradius ein Moment eintritt, in dem das, was aus der Blattstellung entstehen wird, lediglich von kleinen zufällig vorhandenen Unregelmässigkeiten abhängt. Die resultierenden Stellungen werden bald regellos sein, bald zu den verschiedensten Reihen gehören, allgemein lässt sich darüber nichts aussagen. Wenn es nun dennoch Pflanzen gibt, wie z. B. *Equisetum*, wo die Änderungen der Blattstellung nur äusserst selten zu anderen als rein wirteligen Stellungen führen, so

müssen dort andere Verhältnisse vorhanden sein, welche das gesagte Verhalten bedingen und die hier noch nicht in Betracht gezogen worden sind. Denn auf Grund der hier vorliegenden Betrachtungen lässt sich nicht einsehen, wie es kommt, dass spirallige oder unregelmässige Stellungen bei solchen Pflanzen nie oder fast nie auftreten. Über derartige Pflanzen werde ich mich hoffentlich in einem weiteren Aufsatz dieser Reihe aussprechen, hier lassen wir sie einstweilen ausser acht.

Wenn also unsere jetzigen Betrachtungen für einen Teil der Blattstellungen ohne Erfolg geblieben sind, so ist der Erfolg für die spiralligen Stellungen meines Erachtens sehr wichtig. Wenn wirklich die Entstehung höherer Systeme einer Reihe aus den einfacheren ohne weiteres verständlich ist, so ist damit zweierlei erklärt worden. Erstens die Dominanz der Hauptreihe, indem ja alle niedrigen spiralligen Stellungen zur Hauptreihe gehören, und die Pflanzen durchaus mit niedrigen Systemen anfangen. Zweitens aber das in vielen Fällen bemerkenswerte Regelmass gerade bei den höheren Stellungen der Hauptreihe. Denn die Fehler der niedrigeren Systeme werden in den höheren etwa den Organdurchmessern entsprechend verkleinert. In einem System 34 + 55 sind die anfänglich in der Basis vorhandenen Fehler ganz unwesentlich für das Auge geworden; ob das System 34 + 55 nun mehr oder weniger regelmässig sein wird, hängt nur davon ab, inwiefern die Verbreitungskreise von gleicher Grösse gewesen sind und inwiefern die Übergänge „richtig ausgeführt“ worden sind. Wenn aber eine Pflanze regelmässig die höheren Stellungen der Hauptreihe zeigt, so ist umgekehrt auch zu erwarten, dass diese sehr regelmässig ausgebildet sind; die Unregelmässigkeiten müssen bei einer solchen Pflanze immer gering sein, weil sonst die Pflanze auch öfters durch Häufung der

Fehler in andere Stellungen übergehen würde. Ein System wie 25 + 43 dagegen kann nicht in einfacher Weise aus niedrigeren Stellungen entstanden sein, dieses wird seine Entstehung allerlei Zufälligkeiten und Unregelmässigkeiten verdanken; es wird somit meistens ziemlich stark von der absoluten Regelmässigkeit entfernt sein. Daher die Tatsache, dass die anomalen Stellungen im allgemeinen viel weniger regelmässig sind als die Stellungen der Hauptreihe, dass sie öfter lokal verwachsene Blätter zeigen u. s. w.

Weil nun diese beiden Tatsachen, das Vorherrschen der Hauptreihe und das Regelmass vieler höheren Stellungen, zu den merkwürdigsten der Blattstellungslehre gehören, so war es umsomehr erwünscht, das Entstehen höherer Stellungen aus niedrigeren ganz zu verstehen, ohne dass man dabei, wie die früheren Autoren, zu künstlichen Annahmen gezwungen wurde.

VII. KAPITEL.

Die Divergenz.

Gelegentlich habe ich oben schon bemerkt, dass die Divergenz keine grundlegende Erscheinung der Blattstellungen, keine der wesentlichen Eigenschaften ist. Dieses geht schon daraus hervor, dass nicht alle Systeme eine Divergenz im eigentlichen Sinne aufweisen: bei den wirbeligen und den jugaten Systemen kann man die Idee der Divergenz nur künstlich aufrecht erhalten.

Eine zweite Tatsache, welche daraufhinweist, ist, dass bei einigermaßen unregelmässigen Systemen, bei denen die Parastichen sich aber noch ganz regelmässig abzählen lassen, die Divergenz sehr stark schwanken kann. Schumann hat durch möglichst genaue Messungen ¹⁾ gefunden, dass bei einem und demselben Stamm von *Pandanus Veitchii* die Divergenz von 92° bis 152° wechselte (drei aufeinanderfolgende Divergenzen waren 92°, 125°, 152°), so bei *Cyperus papyrus* 109°—156°, *Crocus vernus* 106°—161°, *Crocus aureus* 104°—185°.

Dass ich dennoch der Divergenz ein besonderes Kapitel widme, geschieht eigentlich nur deshalb, weil die Divergenz, obschon sie eine zufällige Erscheinung ist, in manchen Fällen ziemlich genau bestimmt werden kann und dann über die wichtigeren Eigenschaften des Systems manches aussagen kann. Dadurch ist es möglich, aus den Divergenzen gewissermaßen eine Kontrolle für die

1) K. Schumann, Morphologische Studien, Heft 1, Leipzig 1892. S. 91—93.

Richtigkeit der in diesem Aufsatz entwickelten Anschauungen zu erhalten.

Bei den spiraligen Systemen ist die Divergenz, wenn die Koordinationszahlen der Kontaktparastichen und die Grösse der Verbreitungskreise bekannt sind, ebenfalls bestimmt, und wer die Divergenz eines bestimmten theoretischen Systems auf der Zylinderfläche kennen lernen will, braucht nur in der im nachstehenden als Fig. 49 reproduzierten vorzüglichen Figur II, Tafel II von van Iterson diese aufzusuchen; in einer graphischen Darstellung findet er dort alles zusammen. Seine Darstellungen für die Systeme auf der Kegelfläche oder auf der Ebene sind nicht für die von uns betrachteten Fälle gültig; wir erhalten hier die Divergenzen aber leicht mittelst der Formel

$$D = (s\alpha + t\beta) \times \frac{360^\circ}{N}$$

wenn D die Divergenz und α und β , wie vorhin, die Winkel zwischen den Leitstrahlen nach den Punkten 0 und m bzw. 0 und n darstellen, und N wieder der Gipfelwinkel der abgerollten Kegelfläche ist. Die Zahlen s und t sind dann ganze Zahlen, welche aus einer Konstruktion des Systems leicht abzulesen sind;

für 1 + 2 ist $s = 1$, $t = 0$ (Fig. 18)

„ 2 + 3 „ $s = 1$, $t = 1$ (Fig. 18)

„ 3 + 5 „ $s = 2$, $t = 1$ (Fig. 16)

„ 5 + 8 „ $s = 3$, $t = 2$ (Fig. 44)

Wir finden auf diese Weise ¹⁾ für die im IV. Kapitel behandelten Systeme als Divergenz:

1) Auch für die Systeme auf der Zylinderfläche lässt sich eine derartige Berechnungsweise der Divergenz angeben, welche, wie hier, vor den Formeln van Itersons den Vorzug hat, dass die Entwicklung von Kettenbrüchen dabei durch einfache Betrachtung der Konstruktion ersetzt wird, welche aber ausserdem eine direkte

S Y S T E M.	D I V E R G E N Z.
1 + 2 + 3, N = 43° 18'	127° 49'
" , " = 82° 26'	127° 15'
" , " = 117° 15'	126° 25'
" , " = 150° 21'	126° 40'
" , " = 176° 29'	124° 57'
2 + 3 + 5, " = 360°	143° 19'
3 + 5 + 8, " = 360°	135° 39'
5 + 8 + 13, " = 360°	138° 12'

Weil die Berechnung dieser Zahlen nicht mit grosser Genauigkeit ausgeführt worden ist, so sind kleine Unregelmässigkeiten vorhanden, welche bei genauerer Berechnung gewiss verschwinden würden. Hauptsache für uns ist aber, dass die hier gefundenen Divergenzen von denjenigen der Systeme auf dem Zylinder nur unwesentlich ver-

Berechnung der Divergenz gestattet, während van Iterson nur Annäherungsformeln gibt. Wenn nämlich D, s und t dieselbe Bedeutung erhalten wie oben, wenn wir den Radius der Verbreitungskreise wieder R nennen und die Winkel, welche die m- und n-zähligen Kontaktparastichen mit der horizontalen Linie bilden φ_1 bzw. φ_2 nennen, so ist

$$D = s R \cos \varphi_1 + t R \cos \varphi_2.$$

Wenn m, n und der Parastichenwinkel ψ bekannt sind, so sind R, φ_1 und φ_2 zu finden aus den Beziehungen

$$R = \frac{1}{\sqrt{m^2 + n^2 - 2mn \cos \psi}}$$

$$\varphi_1 + \varphi_2 = 180^\circ - \psi \quad \text{und} \quad \operatorname{tg} \frac{1}{2} (\varphi_2 - \varphi_1) = \frac{1}{2} \cot \frac{1}{2} \psi.$$

schieden sind, wie das bei den van Itersonschen Konstruktionen auch der Fall war. Die Divergenz eines Systems $1+1$ ist also nach wie vor 180° , die von $1+2$ kann zwischen 180° bis $\pm 126^\circ$ oder 128° schwanken, die von $2+3$ zwischen $\pm 126^\circ$ oder 128° bis etwa 142° oder 143° u. s. w. Von einem Zusammenhang zwischen den Koordinationszahlen des Systems und den Zahlen des die Blattstellung andeutenden Bruches kann also nach diesen Auseinandersetzungen schwerlich die Rede sein; das System $1+2$ kann z. B. die Blattstellung $\frac{1}{6}$, aber ebensogut $\frac{1}{9}$, $\frac{7}{17}$, $\frac{13}{28}$ oder ähnliches haben.

Dennoch ist in vielen Fällen die Blattstellung durch einen Bruch anzudeuten, der aus den Zahlen derselben Reihe, zu der die Koordinationszahlen gehören, gebildet ist, und diese Tatsache ist, wie zuerst de Candolle betont hat,¹⁾ durch eine Anschlusstheorie nie zu erklären.

Schwendener hat darauf die Mutmassung geäußert,²⁾ dass eine Annäherung an bestimmte Brüche erst später unter Einfluss von Zugspannungen, welche von den Blattspuren und Kollenchymsträngen ausgehen, zu stande kommt.

Diese Vermutung ist später von Teitz³⁾ nachgeprüft und bestätigt worden; Teitz konnte in einigen Fällen zeigen, dass die Stellungen $\frac{1}{6}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{2}{7}$ und $\frac{2}{9}$ verwirklicht werden können an Stengeln, bei denen in der Knospe eine Divergenz $\pm 137^\circ$ statt 144° , 138° statt 135° , $\pm 137^\circ$ statt 135° , $\pm 100^\circ$ statt 103° und $\pm 78^\circ$ statt 80° vor-

1) C. de Candolle. Arch. d. sc. phys. et nat., T. 5. Genève 1881, S. 260, in einer Fussnote auf S. 378.

2) S. Schwendener. Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzber. Berlin 1883 I, S. 741, auf S. 750.

3) Paul Teitz. Ueber definitive Fixirung der Blattstellung durch die Torsionswirkung der Leitstränge. Flora 71, 1888, S. 419.

handen war. Diese Drehungen entstehen nun dadurch, dass die Blattspuren sich in bestimmter Weise aneinanderreihen. Wenn z. B. die Blattspuren der Blätter 0, 9, 18 u. s. w. miteinander verbunden werden, sowie die der Blätter 1, 10, 19 u. s. w., so wird daraus, wie Teitz ausführlich darlegt, eine solche Drehung des Stengels bei dem Längenwachstum auftreten können, bis die 9 sympodialen Stränge einen senkrechten Lauf erhalten haben.

Von diesen Beobachtungen schreibt van Iterson,¹⁾ meines Erachtens mit vollem Recht, dass sie mehr Beachtung verdienen, als ihnen meistens geschenkt wird. Denn dass diese „Rektipetalität“, wie van Iterson den Vorgang nennt,¹⁾ für die Erklärung der Blattstellungen an reifen Stengeln von sehr grosser Bedeutung ist, wird jedem klar sein, zumal wenn das Mass der Torsion ein grösseres werden kann. In den Teitzschen Beispielen beträgt diese Torsion nur einige Grade pro Internodium; von Nägeli ist in einer von Teitz nicht zitierten Arbeit²⁾ schon eine regelmässig eintretende Torsion von 15° pro Internodium erwähnt worden, für *Urvillea ferruginea* Lindl. Die ursprüngliche Divergenz $\frac{3}{8}$ wird hier nämlich in $\frac{1}{8}$ umgewandelt durch Verbindung der Spuren von 0 und 3, 1 und 4 u. s. w. Die Figuren 1, 2 und 7 auf Tafel II und III der zitierten Arbeit machen dieses deutlich.

Wenn also die Rektipetalität für die Blattstellungen eine so wichtige Erscheinung darstellt, so fragen wir zunächst: Welche Blattstellungsbrüche werden durch diese Rektipetalität bei einer gegebenen Kontaktreihe bevorzugt werden können? Dies ist leicht zu sagen, wenn wir annehmen dürfen, dass die Blattspuren derjenigen

1) Van Iterson l. c. S. 229.

2) C. Nägeli, Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. München, 1864.

Blätter, welche am genauesten schon von vornherein in einer und derselben Orthostiche liegen, sich vorzugsweise verbinden, dass aber zu gleicher Zeit die vertikale Entfernung dieser Blätter nicht zu gross sein darf. Betrachten wir dann Fig. 46, wo ein willkürliches System $m+n$ gezeichnet worden ist, so ist es deutlich, dass eine Verbindung nach den m -zähligen Parastichen augenscheinlich ganz unwahrscheinlich ist, weil die Verbindung nach den n -zähligen Parastichen eine ebensokurze und eine steilere ist. Die Verbindung nach den n -zähligen Parastichen wird jedoch auch nur dann vorkommen, wenn die n -zähligen Parastichen sehr steil sind oder wenn die Zahl der Verbindungsbahnen eine möglichst beschränkte sein muss. Der nächste Punkt, der für die Verbindung mit 0 in Betracht kommt, ist $m+n$; die Verbindung durch $m+n$

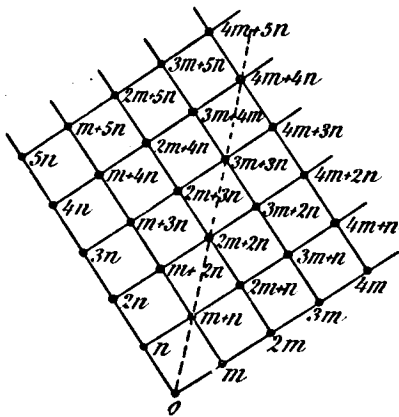


Fig. 46. Teil eines Systems $m+n$.

Längsbahnen wird wohl sehr oft vorkommen. Weil nun der $m+n$ -zählige Parastiche immer nach derselben Seite geneigt ist wie der m -zählige Parastiche (vergl. Kap. IV), so kommen alle die in der Figur rechts von der punktierten Linie 0, $m+n$, $2m+2n$, ... liegenden Punkte für eine Verbindung

mit 0 nicht in Betracht, weil ihre Entfernung grösser ist als die von $m+n$ und weil sie noch weniger gerade über 0 liegen. Links von derselben Linie liegen jedoch noch mehrere Punkte, mit denen die Verbindung herge-

stellt werden kann; in erster Linie $m + 2n$. Ob dies stattfinden wird, hängt von der Lage dieses Punktes in Bezug auf die Orthostiche durch 0 ab; diese ist nun aber nicht allgemein anzugeben. In Fig. 46 ist die Orthostiche nicht angegeben worden, weil dies ohne Kenntnis der speziellen Werte von m und n nicht geschehen kann. In der Mehrzahl der Fälle wird die Orthostiche zwischen $m + 2n$ und $m + n$ liegen; sie kann aber auch zwischen $m + 2n$ und n liegen.¹⁾ Die Verbindung von 0 mit $m + 3n$ wird also unter Umständen stattfinden können; sie ist aber weniger wahrscheinlich als eine solche mit $2m + 3n$.

Von den möglichen Verbindungen sind also am ehesten die von 0 mit n , mit $m + n$, mit $m + 2n$ mit $2m + 3n$ zu erwarten. Alle diese Verbindungen geben aber eine Zahl von Verbindungsbahnen, welche der Kontaktreihe angehört; wenn diese durch erfolgende Torsion genau vertikal zu stehen kommen, muss die Divergenz ein Bruch sein, dessen Zähler und Nenner aus den Zahlen der Kontaktreihe gebildet sind. Nur wenn die Verbindung mit $m + 3n$, oder mit noch weiteren Organen wie $m + 4n$ $m + 5n$, $2m + 5n$, oder $3m + 4n$ gebildet wird, entsteht

1) Die Bedingung, dass $m + 2n$ an derselben Seite wie m liegt, ist

$$\operatorname{tg} \varphi_1 < \frac{1 + 2 \cos \psi}{2 \sin \psi},$$

worin φ_1 und ψ dieselbe Bedeutung haben wie oben. Denn wenn $m + 2n$ dort liegen soll, muss die Projektion von 0 m auf der horizontalen Linie, also $\cos \varphi_1$ grösser sein als $2 \cos \varphi_2$, die Projektion von der Entfernung zwischen m und $m + 2n$. Aus

$$\cos \varphi_1 > 2 \cos \varphi_2$$

ergibt sich $\cos \varphi_1 > -2 \cos \psi \cos \varphi_1 + 2 \sin \psi \sin \varphi_1$

oder $\operatorname{tg} \varphi_1 < \frac{1 + 2 \cos \psi}{2 \sin \psi}.$

Für $\psi = 120^\circ$ ist das gar nicht möglich, für $\psi = 90^\circ$ nur, wenn $n > 2m$.

eine andere Stellung; die mit $3m + 5n$ gibt dagegen wieder eine der Reihe.

Die Teitzschen Beobachtungen sind also im stande, die mehr oder weniger genaue Annäherung vieler Blattstellungen an gewisse einfache Brüche, welche derselben Reihe wie m und n angehören, zu erklären. Wenn man dann noch bedenkt, dass seine Beobachtungen durch die genauen Untersuchungen Nägelis — wie Teitz selber hervorhebt ¹⁾ — wesentlich unterstützt werden, so ist man um so mehr geneigt, dieser Rektipetalität eine allgemeine Bedeutung anzuerkennen.

Obwohl also die Sachlage theoretisch durchaus erklärt zu sein scheint, so hat van Iterson noch besonders darauf hingewiesen, dass bei dem System $1 + 2$ die Divergenz theoretisch von etwa 128° bis 180° schwanken kann. Und weil er bei den untersuchten Pflanzen mit dem System $1 + 2$ am Scheitel nur Divergenzen zwischen 137° und 142° gefunden hat, so sucht er die Erklärung darin, dass er annimmt, dass aus irgend welchen mechanischen Gründen die Kontaktparastichen einander vorzugsweise rechtwinklig kreuzen müssen. Die Rechnung hat nämlich ergeben, dass, wenn wir solches annehmen dürfen, die Divergenz 132° bis 144° sein muss, je nach der Kegelfläche, auf der das System entsteht.

Ich habe nun oben schon darauf hingewiesen, dass die Annahme der rechtwinkligen Kreuzung der Kontaktparastichen für das Verständnis der Übergänge der Systeme bedeutende Schwierigkeiten mit sich bringt; ich glaube aber, dass eine solche Annahme auch gar nicht nötig ist, weil die einzige Tatsache, welche uns zu der Annahme bringen würde, die der beschränkten Divergenz des Systems $1 + 2$, nicht richtig ist.

1) l. c. S. 427.

In erster Linie möchte ich dabei hinweisen auf die Verhältnisse, welche *Sorbus Aucuparia* uns bietet. Die Blätter stehen an diesem Baum in sehr verschiedenen Stellungen. $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ kommen alle oft vor; die stärkeren aufrecht strebenden Jahreszweige haben namentlich an ihrer Basis vorzugsweise $\frac{2}{5}$ oder $\frac{3}{8}$, in den höheren Teilen $\frac{1}{3}$ oder $\frac{2}{5}$; die schwächeren Seitenzweige haben vielfach $\frac{1}{3}$ oder $\frac{1}{2}$. Wie steht es hier nun mit dem Kontaktsystem? Der Kontakt der Blattinsertionen, nach dem reifen Stengel beurteilt, ist entweder 1 + 2 oder bei den Zweigen mit $\frac{1}{2}$ 1 + 1; in Fig. 47 ist das besagte Verhalten abgebildet bei einem Zweig, der $\frac{1}{2}$ Stellung hat. Das dritte Blatt hat hier eine solche Insertionsbreite, dass seine

rechte Seite über der linken Seite von Blatt 2 steht, ebenso wie die rechte Seite von 2 sich über der linken Seite von 1 befindet. Die linke Seite von 3 befindet sich jedoch nicht über der rechten von 2, sondern über der Mitte von 1. Nach van Iterson ist der Kontakt der Blätter also ohne Zweifel 1 + 2, und der Kontakt der Verbreitungskreise, der natürlich nie direkt zu beobachten ist, muss der Hauptreihe angehört haben, muss entweder 1 + 1 oder 1 + 2 oder 2 + 3 u. s. w. gewesen sein. Die Insertionsbreite der Blätter ist in dem gezeichneten Beispiel etwa $\frac{1}{2}$ Stengelumfang; dies ist an der Basis kräftiger Zweige die Regel. Die meisten Blätter haben jedoch eine etwas weiter umfassende Insertion.

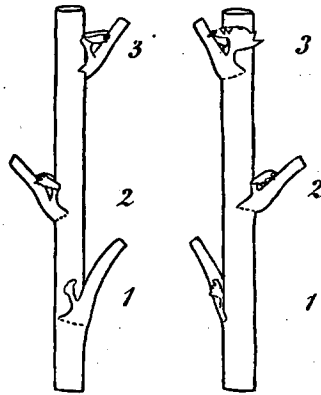


Fig. 47. Ast von *Sorbus aucuparia* mit teilweise abgeschnittenen Blattstielen, von zwei gegenüberliegenden Seiten gesehen. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Bei den zweizeiligen Zweigen ist nun der Kontakt der Insertionen auch nicht $1+2$, sondern wie es bei 180° Divergenz und etwas mehr als halbumfassenden Blättern auch nicht anders kann, $1+1$. Von einem Zusammenhang zwischen Insertionsbreite und Divergenz, so wie van Iterson's Theorie sie erheischt, ist nirgends die Rede; bei $1+1$ sollte die Insertion 0,71 Stengelumfang breit sein, bei $1+2$ 0,45.

Die Sachlage lässt sich nun ganz einfach erklären, wenn wir annehmen, dass die Verbreitungskreise in Kontaktsystemen $1+1+2$ oder $1+2$ mit verschiedenen Werten von ψ stehen. Die Divergenz muss dann zwischen 180° und 128° schwanken; je nach den Anschlussverhältnissen der Blattspuren entsteht dann aus den Systemen mit einer Divergenz von 180° bis z. B. 160° die Stellung $\frac{1}{3}$, aus denjenigen von 160° bis z. B. 132° die Stellung $\frac{2}{3}$ oder $\frac{3}{4}$, aus denjenigen mit 132° bis 128° die Stellung $\frac{1}{2}$. Diese Erklärung gewinnt noch bedeutend an Wahrscheinlichkeit, wenn wir die tatsächlich vorkommenden Blattstellungsverhältnisse von *Sorbus* noch etwas eingehender betrachten. Um einen Zweig mit genau $\frac{2}{3}$ oder $\frac{1}{2}$ u. s. w. zu erhalten, muss man aus einer grossen Menge sehr genau aussuchen; man findet allerlei Divergenzen, z. B. auch schief zweizeilige mit etwa 160° Divergenz, schief dreizeilige, und weiter eine ganze Menge mehr oder weniger unregelmässiger Zweige, wo, wie bei den oben erwähnten von Schumann untersuchten Pflanzen, die Divergenz von Blatt zu Blatt sich ändert. Letztere sind namentlich unter den Seitenzweigen reichlich vertreten; um ein Beispiel hier anzuführen, fand ich an einem solchen, anscheinend ziemlich regelmässigen Zweige für die Divergenz zwischen den beiden ersten Knospenschuppen 160° , zwischen der zweiten und dritten Schuppe 180° , weiter 110° , 150° , zwischen der letzten Schuppe und dem ersten Laubblatt 140° ,

weiter 130°, 160°, 110°, 160°, 180°, 180°. Obschon derartige Messungen an ausgelaufenen Zweigen (Mitte Mai beobachtet) bekanntlich nicht sehr genau sind, so sind doch die Schwankungen bedeutend grösser, als die Beobachtungsfehler sein können.

Wahrscheinlich sind dies solche Unregelmässigkeiten, die schon von der Stellung der Verbreitungskreise an den nicht in allen Richtungen gleich entwickelten Achselknospen herrühren.

Das zweite Beispiel, auf das ich hier noch hinweisen möchte, betrifft *Corylus avellana*, von welcher Pflanze in der Blattstellungsliteratur schon mehrfach die Rede gewesen ist,¹⁾ und von welcher besonders Weisse ganz vorzügliche Studien veröffentlicht hat. Die gewöhnliche Blattstellung von *Corylus* ist bekanntlich $\frac{1}{2}$; die Blattinsertionen sind (die Stipulae selbstredend mitgerechnet) entweder halbstengelumfassend oder sogar etwas weniger als halbstengelumfassend.²⁾ Weil die Stellung $\frac{1}{2}$ nur bei den Kontaktsystemen 1 + 1 und 1 + 1 + 2 auftritt, bei denen die Verbreitungskreise einen relativen Radius von 0,58 oder mehr haben, so müssen wir also annehmen, dass hier die Blattinsertionen kleiner ausgebildet werden als die Radien der Verbreitungskreise. Kny und nach ihm Weisse haben nun beobachtet, dass an besonders kräftig entwickelten Zweigen, so wie sie sich an stark zurückgeschnittenen Sträuchern entwickeln, die

1) L. Kny. Ein Versuch zur Blattstellungslehre. Berichte d. d. Bot. Ges. Bd. 16 1898, S. (61); A. Weisse. Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen. Ibid. Bd. 17, 1899, S. 343.

2) Die Angabe Weisses (l. c. S. 364), dass die Blätter von *Corylus* für gewöhnlich $\frac{3}{4}$ -stengelumfassend sind, ist nicht richtig; sie beruht auf Beobachtungen an Querschnitten durch Knospen. Die Betrachtung der Insertion an eben auslaufenden Zweigen belehrt uns sofort eines besseren.

Blattstellung sich ändert, und unregelmässig wird oder in $\frac{1}{3}$ oder $\frac{2}{3}$ übergeht. Weisse erklärt dies daraus, dass die Blattanlagen sich nicht in demselben Verhältnis wie der Stammesumfang vergrössern, sodass die relative Grösse der Anlagen eine geringere wird. Nach meinen Auffassungen kann man das so ausdrücken: die gesteigerte Kraft des Zweiges vermehrt in erster Linie den Knospentstoff, sodass die Verbreitungskreise in weiterer Entfernung vom Zentrum entstehen. Wenn die produzierten Mengen Blattstoff dennoch nicht im Verhältnis grösser sind, werden die Verbreitungskreise relativ kleinere Durchmesser haben. Die Stellung der Blätter wird sich also in diesem Sinn ändern.

Bei diesen Stellungsänderungen möchte ich nun besonders auf zwei Tatsachen hinweisen; erstens, dass die relative Insertionsbreite sich dabei nicht merklich ändert, und zweitens, dass die Stellungsanomalien so zahlreich sind. Letzteres war auch schon von Weisse gefunden worden (vergl. seine Figuren 8—22 auf Tafel 27); ersteres geht aus der hier gegebenen Figur 48 hervor. Diese Figur ist einem zweijährigen Zweig im winterlichen Zustande entnommen. Der Jahrestrieb von 1910 war rein distich und nicht sehr lang. Der Trieb von 1911 war sehr lang, 1,37 m und hatte zunächst 13 Blätter mit Divergenzen von 180° . In Fig. 48 sind das 11. und 12. Blatt erst angegeben worden; die Insertion des eigentlichen Blattes durch eine doppelte Linie, die Insertion der Stipulae, die, wenn auch nicht mehr schön, dennoch sichtbar war, durch eine einfache Linie. Die Vergleichung mit jungen, gerade ausgelaufenen Zweigen macht es sehr wahrscheinlich, dass diese Insertionen der Stipulae hier zu klein gefunden werden und die letzten Enden der Insertion nicht mehr zu erkennen sind. Die Divergenzen über Blatt 13 schwanken beträchtlich, und zwar so stark, dass Beobachtungs-

fehler nicht die Erklärung der Erscheinung bilden können; bemerkenswert ist z. B. der kleine Winkel zwischen 19 und 20, der etwa 70° , der zwischen 25 und 26, der etwa 60° beträgt, und andererseits der grosse Winkel zwischen 23 und 24, der mehr als 180° hat.

Die Grenze zwischen den Jahrestrieben von 1911 und

1912 war zwischen den Blättern 26 und 27; der Jahrestrieb von 1912 war 0,45 m lang und schloss mit einer tristichen pseudoterminalen Achselknospe von Blatt 41 ab. Die Blattstellung ist hier nun von 13—18 etwa $\frac{2}{5}$, von 20—23 und oberhalb 25 etwa $\frac{1}{3}$, aber sehr ungenau und mit sehr schwankender Divergenz der einzelnen

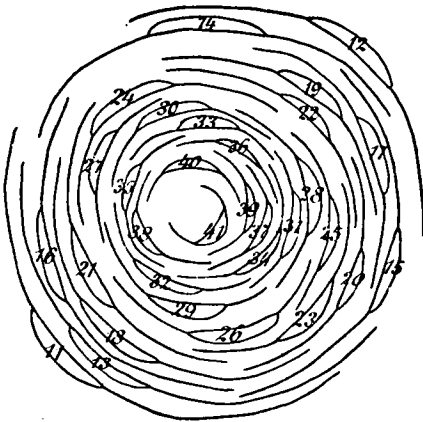


Fig. 48. Blattstellungsverhältnisse eines Zweiges von *Corylus avellana*.

Blätter. Stets aber bleibt die relative Insertionsbreite der Blätter dieselbe.

Wir können hier dieselbe Erklärung wie bei *Sorbus* anwenden. Dass wir hier ein Kontaktsystem $1 + 2$ der Verbreitungskreise haben, ist ganz deutlich; $1 + 1$ geht durch Abnahme der relativen Durchmesser ja gerade in $1 + 2$ über. Dabei wird die Divergenz zunächst etwas kleiner als 180° , sodass ein schief zweizeiliges System auftritt (sehr schön in Fig. 15 von Weisse); nimmt die Divergenz noch mehr ab, so kann die Verbindung der Blattspuren, die normal wohl nach den beiden Orthostichen stattfindet, nach den 3-zähligen oder nach den 5-zähligen

Parastichen stattfinden. Ersteres ist am ehesten zu erwarten und gibt $\frac{1}{2}$ (u. A. in Fig. 8, 9, 11 von Weisse) oder schief dreizeilige Stellungen (Fig. 16 von Weisse), letztere gibt $\frac{3}{2}$ (sehr schön in Fig. 19 von Weisse).

Wie bei *Sorbus* kann also auch bei *Corylus* das System $1 + 2$ in verschiedenen Formen auftreten, nicht nur mit rechtwinklig gekreuzten Kontaktparastichen, sondern mit allen Divergenzen zwischen 180° und 128° .

Wir haben in der Literatur aber noch eine ganze Menge von Tatsachen, welche das nämliche Verhalten für andere Pflanzen erkennen lassen. Wir können nämlich allgemein sagen, dass das System bei schief-zweizeiliger Blattstellung der Kontakt $1 + 2$ sein muss, mit spitzem Winkel zwischen den Kontaktparastichen (man vergl. oben Fig. 12a).

Die Stellungen von mehreren *Aloe*-Arten und anderen Pflanzen ¹⁾ lassen sich ganz einfach in der genannten Weise erklären; auch die Tatsache, dass diese Stellung einerseits mit $\frac{1}{2}$, vielfach wechselt, andererseits in gewöhnliche Stellungen $2 + 3$, $3 + 5$ übergeht ²⁾, ist ganz verständlich, indem $1 + 2$ sich leicht in $1 + 2 + 3$ verwandeln oder aus $1 + 1 + 2$ entstehen kann. Die Erklärung Schumanns aus asymmetrischer Form der Blattinsertion ist auch innerhalb der Schwendener—van Itersonschen Theorie nicht ganz befriedigend, da sich nicht erklären lässt, wie eine und dieselbe Pflanze dann $\frac{1}{2}$ und schief-zweizeilige Stellung nacheinander oder nebeneinander zeigen kann. Church gibt Abbildungen

1) Beispiele bei A. Braun l. c. S. 307 und namentlich bei K. Schumann, Morphologische Studien. Heft 1. Leipzig 1892 S. 5 und 58.

2) Von A. H. Church l. c. S. 156 angegeben für *Gasteria ensifolia*, *G. candicans*.

von drei gleichaltrigen Keimlingen von *Gasteria obliqua* Haw, welche in dem nämlichen Zopf nebeneinander gewachsen sind ¹⁾; zwei davon zeigen $\frac{1}{2}$, die dritte hat eine Divergenz von etwa 172° . Schumann muss also annehmen, dass zwei dieser Keimlinge 180° Divergenz haben durch ihre symmetrisch gebildeten Blattscheiden, einer dagegen 172° durch seine asymmetrisch gebildeten Scheiden; eine solche Annahme ist jedenfalls weniger wahrscheinlich als die von uns gemachte, dass das System 1 + 2 in zwei Fällen einen Parastichenwinkel von 60° , in dem dritten einen nur wenig grösseren Parastichenwinkel gehabt haben wird, und dass deshalb in dem einen Fall die Blattscheiden auf Grund der räumlichen Verhältnisse symmetrisch, im anderen asymmetrisch geworden sind.

Können wir also die relativ seltenen schief-zweizeiligen Stellungen als Systeme 1 + 2 mit spitzem Parastichenwinkel auffassen, so sind die weit zahlreicheren schief-dreizeiligen Systeme und alle Stellungen $\frac{1}{3}$ als Systeme 1 + 2 mit stumpfem Parastichenwinkel aufzufassen, wenn es keine Systeme 1 + 2 + 3 oder vielleicht sogar spitzwinklige Systeme 2 + 3 sind. Die viel umstrittenen Stellungen von *Pandanus*, die von *Alnus* und derartige sind alle Systeme der Hauptreihe, keine der Nebenreihe 1, 3, 7 u. s. w. Um die Möglichkeit davon einzusehen, brauchen wir nur Fig. 49 zu betrachten, welche die Abhängigkeit der Divergenz von den Parastichenzahlen und der Grösse der Verbreitungskreise für Spiralsysteme auf dem Zylinder wiedergibt. Diese Figur ist nach der schon mehrfach zitierten Figur II auf Tafel II van Itersons kopiert, nur sind die dort miteingetragenen unmöglichen Systeme fortge-

1) A. H. Church l. c. Plate 16 Fig. 58b.

lassen und die unwahrscheinlichen durch punktierte Linien angedeutet. ¹⁾

Aus dieser Figur geht deutlich hervor, dass 120° Divergenz bei keinem der wirklich möglichen Spiralsysteme vor-

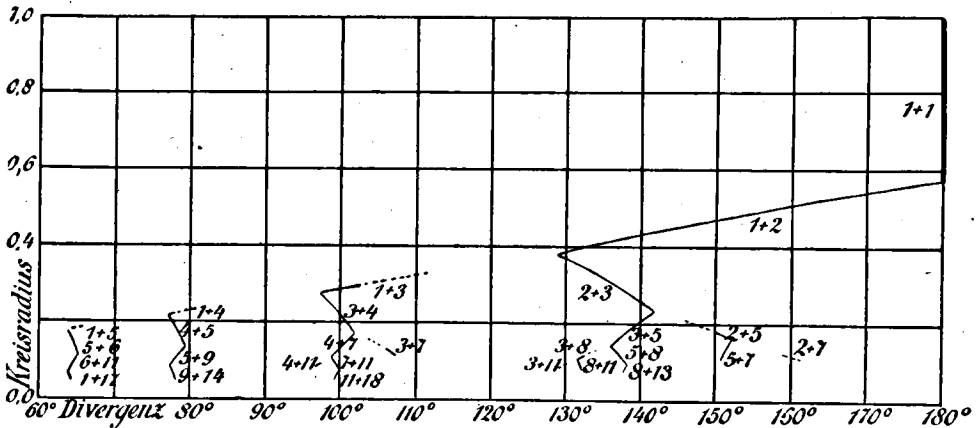


Fig. 49. Graphische Darstellung nach van Iterson des Zusammenhanges zwischen Kreisradius, Kontaktsystem und Divergenz. Ganz links steht versehentlich 1 + 17 statt 11 + 17.

kommt, dass aber 1 + 2 + 3 noch am nächsten an 120° kommt. Van Iterson leitet die Divergenz $\frac{1}{3}$ von Systemen 1 + 3 ab ¹⁾; wir haben aber oben gesehen (S. 206), dass für $\psi = 82^\circ 30'$ (Divergenz = 112°) die Konstruktion erst theoretisch möglich ist, und dass erst, wenn ψ z. B. 100° wird (Divergenz = $104^\circ 30'$) das System eine gewisse Stabilität erhält.

Die Divergenz von 120° wird also durch Rektipetalität aus 1 + 2 + 3 (Divergenz 128°) viel eher entstehen können

1) Ich will gleich bemerken, dass die Ausdehnung der punktierten Teile nur für 1 + 3 einigermaßen genau ist. Von den anderen Systemen ist sie nur abgeschätzt worden.

2) Van Iterson l. c. S. 55, Fig. 12 auf Tafel I.

als aus $1 + 3$ mit z. B. 104° Divergenz. Dazu kommt nun noch als wichtige Tatsache, dass bei *Pandanus*,¹⁾ bei *Cyperus*²⁾, bei *Alnus glutinosa* und *Lupinus arboreus*³⁾ die Kontakte der Blatinserktionen $1 + 2$ oder jedenfalls Kontakte der Hauptreihe sind, sodass auch die Verbreitungskreise nach Kontakten der Hauptreihe angeordnet gewesen sein müssen. Wenn es aber Kontakte der Hauptreihe sind, so muss es entweder $1 + 2 + 3$ oder $1 + 2$, vielleicht auch spitzwinklig $2 + 3$ gewesen sein, und kann das Auftreten von definitiven Blattstellungen mit 120° — 128° Divergenz nur durch Rektipetalität erklärt werden. Bei *Alnus glutinosa* ist es auch schon bei äusserer Betrachtung junger Triebe deutlich, dass hier die Blattspur des 4. Blattes an derjenigen des 1. Blattes ansetzt, die Tafel VI macht dies ohne weiteres klar. Wir sehen dort an der linken Seite den Gipfel eines lebendigen jungen Zweiges (Anfang August photographiert). Die zwei unteren Blätter sind abgeschnitten worden, das dritte und vierte sind am Zweige geblieben. Von dem vierten Blatt läuft nun eine deutliche Kante herunter, welche gerade in der Mitte der Achsel des ersten Blattes endet.

Die drei anderen Zweige daneben sind getrocknete, im Winter dem Baum entnommene Zweige; durch den Eintrocknungsprozess sind die Kanten des Stengels ungleich deutlicher hervorgetreten, wir sehen auch dort z. B. in dem dünnsten Zweig deutlich eine Spur des vierten Blattes nach derjenigen des ersten Blattes laufen.

1) Vergl. z. B. K. Schumann, Morphologische Studien, Heft 1, Leipzig 1892, S. 46, S. Schwendener, Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen. Sitzungsber. Berlin, 1894, 1, S. 968.

2) Vergl. A. H. Church l. c. S. 157.

3) Van Iterson l. c. S. 229.

Ob es wirklich stumpfwinklige Kontakte $1 + 3$ in der Natur gibt, ist bis jetzt nicht bekannt ¹⁾).

Jedenfalls können wir aus obigen Tatsachen zweifellos ableiten, dass der Kontakt $1 + 2$ in seiner vollen Variationsbreite zwischen $1 + 1 + 2$ und $1 + 2 + 3$, und den Divergenzen 180° bis 128° , in der Natur verwirklicht sein muss. Wir haben somit keinen Grund, die auch sonst für die Erklärung recht unbequeme rechtwinklige Kreuzung der Kontaktparastichen anzunehmen.

1) Van Iterson l. c. S. 248.

VIII. KAPITEL.

Schlussbetrachtungen.

Wenn wir aus den vorhergehenden Kapiteln hier das Fazit ziehen wollen, so fragen wir zunächst: Was hat die Hypothese von den Verbreitungskreisen uns nun eigentlich von den zu erklärenden Tatsachen erklärt?

Die erste der merkwürdigen Tatsachen, die des Regelmasses der Systeme, war schon durch Hofmeisters Gesetz grossenteils erklärt worden. Wenn der Ort eines Blattes durch zwei der niedriger gestellten Blätter bedingt wird und wenn das Blatt selbst ebenfalls auf zwei andere, höhere Blätter ortsbestimmend einwirkt, so liegt ein jedes Blatt auf anfangs gleichen Entfernungen von vier anderen Blättern; daraus wird sich schon von selbst ein gewisses Regelmass ergeben.

Damit ist aber natürlich keineswegs gesagt, dass die Insertionsmittelpunkte der Blätter ein regelmässiges Punktsystem im mathematischen Sinne bilden müssen; und tatsächlich ist dies auch wohl nie der Fall. Aber dennoch ist es sehr bemerkenswert, dass die Blätter häufig eine ziemlich grosse Annäherung an eine solche mathematisch regelmässige Stellung verwirklichen, dass sie in etwa gleichen Entfernungen auf gewissen Schrauben- oder Spirallinien angeordnet stehen. Dies ist jedoch keineswegs aus der Tatsache, dass jedes Blatt von vier anderen in gleichen Entfernungen liegen muss oder jedenfalls gelegen haben muss, abzuleiten; diese Anordnung auf Parastichen muss daher etwas näher betrachtet werden.

Wir müssen dazu zunächst bemerken, dass man sich in der Literatur die Parastichen vielfach mit viel zu grosser Präzision vorgestellt hat. Jedes System zeigt zahlreiche geringe Ungleichmässigkeiten und Verschiebungen der gleichnamigen Parastichen gegeneinander, sodass von mathematischer Genauigkeit wohl nie die Rede sein kann. Unter dem Einfluss der mathematischen Berechnung und Konstruktion hat man sich diese Genauigkeit meistens viel zu gross gedacht; es kommen aber alle Übergänge zwischen regelmässigen Systemen und unregelmässigen vor. Wir haben nun oben als regelmässige Systemen solche betrachtet, bei denen die Summe der Fehler noch nicht so gross geworden ist, dass die Zahl der Parastichen an irgend einer Stelle sich geändert hat. Wenn dies noch nicht eingetreten ist, so hat die Blattstellung mit dem korrespondierenden mathematischen Punktsystem wenigstens noch die regelmässige Bezifferung der Organe gemein. Welche Systeme werden in unserem Sinne nun unregelmässig sein? Es werden nur diejenigen Systeme sein, bei denen die Zahl der Parastichen so oft Änderungen erleidet, dass man in keinem einzigen grösseren Abschnitt des Systems die Zahl der Parastichen bestimmen kann. Das wird aber nur dann der Fall sein können, wenn entweder die Grösse der einzelnen Verbreitungskreise sehr inkonstant ist oder wenn das Verhältnis zwischen dem Kreisradius und dem Umfang des Stengels nicht konstant ist. Sobald die Kreise annähernd von derselben Grösse sind und der relative Kreisradius sich nicht ändert, wird das System in unserem Sinne regelmässig sein müssen, d. h. die Zahl der Parastichen muss eine bestimmte sein.

Es können dann zwar zahlreiche Abweichungen von dem mathematischen Punktsystem vorhanden sein, diese werden aber nach dem im V. Kapitel gesagten sich un-

geändert fortpflanzen, ohne dass sie das System abändern; sie bedingen nur ein Hin- und Herschwanen einzelner Parastichen, nicht eine Änderung von deren Zahl.

Damit ist aber das Regelmass der pflanzlichen Blattstellungen wesentlich erklärt. Denn die Parastichenzahlen bilden das wesentlich Konstante in den meisten Blattstellungen; die einzelnen Parastichen laufen oft ziemlich unregelmässig, die Divergenz der aufeinander folgenden Blätter ist dann eine schwankende. Nur an besonders günstigen Objekten ist die ganze Stellung so regelmässig, dass von einer Annäherung an das mathematische Punktsystem die Rede sein kann.

Wir sehen also, dass aus unseren Voraussetzungen das Regelmass der Blattstellungen genau so, wie und wie weit es besteht, erklärt werden kann.

Die zweite zu erklärende Tatsache war, wie wir im ersten Kapitel sahen, der Umstand, dass die Parastichenzahlen fast immer zur Hauptreihe gehören. Die Erklärung dieser Tatsache kann erst gegeben werden, wenn wir eingesehen haben, wie es möglich ist, dass regelmässige Systeme in bestimmter Weise in einander übergehen können, ohne dabei ihr Regelmass zu verlieren. Das haben wir im VI. Kapitel untersucht und dabei gefunden, dass Abnahme oder Zunahme des relativen Kreistradius bei den spiraligen und den konjugaten Systemen eine solche Änderung des Systems bewirkt, dass es innerhalb der gegebenen Reihe fortschreitet nach den höheren Gliedern (Abnahme) oder nach den niedrigen Gliedern (Zunahme des Radius). D. h. ein System $m + n$ wird zunächst immer mehr stumpfwinklig und geht dann in $m + n + (m + n)$ über, das seinerseits in $n + (m + n)$ übergehen wird. Bei den wirteligen Systemen kann nicht allgemein angegeben werden, was resultieren soll, weil dort durch etwaige Unregelmässigkeiten das entstehende System

bedingt wird. Dieses Ergebnis hatte schon Schwendener vorausgesehen, ohne dass er im stande war, es allgemein zu beweisen. Für die raschen Übergänge, wie wir sie z. B. bei dem Übergang von Laubblättern auf Hochblätter finden, kann es dadurch aufrecht erhalten werden, dass man annimmt, dass die Verbreitungskreise deshalb kleiner oder grösser werden, weil das neugebildete Gewebe des Vegetationskegels einen anderen Absorptionskoeffizienten für den Blattstoff hat.

Wenn wir dieses aber annehmen, so ist auch für die raschen Übergänge dasselbe Resultat eine notwendige Folge der gegebenen Anschluserscheinungen.

Die Pflanzen fangen ihre Blattstellungen nun bekanntlich in der überaus grossen Mehrzahl der Fälle mit solchen Systemen an, bei denen die Parastichenzahlen nicht grösser als 2 oder 3 sind. Unter diesen Systemen nehmen nun die Systeme der Hauptreihe $1 + 1$, $1 + 2$ und $2 + 3$ eine sehr bevorzugte Stellung ein. Denn von den übrigen denkbaren Systemen $1 + 3$, $2 + 2$ und $3 + 3$ ist das erste „unwahrscheinlich“ oder unmöglich (vergl. das IV. Kapitel) und das zweite wird meistens übergehen in $1 + 2$, $2 + 3$ oder $2 + 4$, von denen also die Mehrzahl wieder zur Hauptreihe gehört.

Die niedrigen Systeme gehören somit fast ohne Ausnahme zur Hauptreihe; die höheren Systeme entstehen aus den niedrigen in der Weise, dass das Regelmass bewahrt bleibt und das neu entstandene System zu derselben Reihe gehört wie das vorhandene.

Dass in der Natur neben der Hauptreihe noch vielerlei andere Systeme vorkommen, findet zum Teil seine Erklärung darin, dass durch zu grosse Unregelmässigkeiten das System in ein solches einer anderen Reihe übergehen kann (man denke z. B. an das „avortement des spires secondaires“ der Bravais') und weiter natürlich darin,

dass auch die entstandene Basis des Systems unter Umständen einer der Nebenreihen angehören kann.

Wenn die hier gegebene Erklärung der Herrschaft der Hauptreihe zutrifft, so ist damit die wichtigste Tatsache der ganzen Blattstellungslehre für uns verständlich geworden, und es lohnt sich deshalb, den Wert unserer Erklärung etwas näher zu betrachten. Den Beweis, dass unsere Erklärung richtig ist, haben wir selbstverständlich nicht geben können, wir können nur dartun, dass es nicht unmöglich ist, dass die Tatsachen in der angedeuteten Weise sich verhalten. Um jedoch den Beweis für die Richtigkeit zu geben, sollte man eigentlich von allen Pflanzen gesondert die Blattstellung im Lichte unserer Auffassungen untersuchen. Denn wenn es nur eine einzige Pflanze gibt, bei der regelmässig eine Stellung der Hauptreihe in anderer Weise entsteht, als unsere Theorie es angibt, wo z. B. aus allerlei höheren Systemen wie $12 + 22$, $14 + 20$, $15 + 21$ u. s. w. (oder sogar aus regellosen Stellungen) das System $13 + 21$ entsteht, so muss in der Pflanze noch eine andere Ursache liegen, welche die Hauptreihe verwirklichen kann.

Alle derartigen Fälle, bei denen die Hauptreihe sich nicht bloss einmal, sondern in einem bedeutenden Prozentsatz der Fälle ausbildet, müssen, wenn unsere Theorie richtig sein soll, durch einfache Anschlussercheinungen erklärt werden können; sobald aber die Theorie auch nur in einem einzigen Fall versagt, ist unsere Theorie entweder falsch oder wenigstens doch unvollständig.

Die Untersuchungen derjenigen Pflanzen, bei denen anscheinend solche Verhältnisse, wie ich sie andeutete, vorliegen (z. B. Koniferenkeimlinge) sind also genau und gewissenhaft zu untersuchen, ehe unsere Theorie der Blattstellungen als wohlbegründet angesehen werden kann; ich hoffe in weiteren Beiträgen zur Blattstellungslehre wenigstens einige solche Fälle untersuchen zu können.

Als dritte Tatsache nannten wir im ersten Kapitel, dass die Divergenz meistens durch einen zur Hauptreihe gehörigen Bruch dargestellt werden kann. Aus den durch die Untersuchungen von Nägeli und Teitz über jeden Zweifel erhabenen Rektipetalitätserscheinungen kann diese Tatsache, wie wir im vorigen Kapitel sahen, leicht erklärt werden; wir fanden nämlich, dass diejenigen Divergenzen, welche durch die Rektipetalität bevorzugt werden können, fast alle der Kontaktreihe angehören müssen.

Natürlich gilt hier, wie bei der vorigen Tatsache, dass die Richtigkeit dieser Erklärung in besonderen Fällen nachgeprüft werden muss.

Von der vierten Tatsache, dass die Zahl der charakteristischen Linien der Stengel so oft eine der Zahlen der Reihe des Blattstellungssystems ist, wurde von van Iterson eine für sehr viele Fälle völlig genügende Erklärung geliefert. Wenn nämlich die späteren eigentlichen Blätter aus den anfangs gebildeten Blattkissen nur aus den oberen Teilen hervorsprossen, wie es zweifellos sehr oft der Fall ist, so wird das ursprüngliche Blattkissen an dem Stengel später wie zwei Linien oder Rippen, welche von der (scheinbaren) Insertion des Blattes herunterlaufen, erscheinen. Diese Linien müssen sich eigentlich eine Strecke unterhalb der scheinbaren Insertion einander nähern und sich miteinander in einem Bogen vereinigen; weil jedoch der untere Rand des ursprünglichen Blattkissens schon von Anfang an viel weniger deutlich umgrenzt gewesen sein wird, so wird oft dieser untere Teil in der Stengelzeichnung des reifen Stengels fehlen. Wenn nun die Blattkissen mit einander in Kontakt sind, wie es gewöhnlich der Fall ist, so werden die Linien zweier sich einander berührender Blattkissen an den Berührungstellen zusammenfallen. Bei einem Kontakt $m + n$ wird von einem Blatte $m + n$ die eine Linie sich mit einer

Linie des Blattes m , die andere sich mit einer des Blattes n vereinigen, diese beiden Linien gehen bis zu dem Blatte 0, welches unterhalb m und n liegt. Weil jedes Linienpaar also von $m + n$ nach 0 oder von $m + n + 1$ nach 1 läuft, so müssten auf jedem Querschnitt $2m + 2n$ Linien vorhanden sein; dabei ist jede Linie aber zweimal mitgezählt worden, wir finden also nur $m + n$.

Diese Verhältnisse sind nun an vielen Pflanzen genau so zu beobachten, die Erklärung ist also wohl zutreffend. Ja, sogar der untere Bogen, den van Iterson nicht beobachten konnte, ist bisweilen vorhanden, so z. B. in *Forsythia viridissima* Lindl. (Fig. 50). Es kommt aber auch vor, dass die Blatrkissen nie mit einander in Kontakt stehen. In solchen Fällen wird je nach der Ausdehnung der Blatrkissen die Zahl der Linien eine andere, von der Kontaktreihe nicht in einfacher Weise bedingte Zahl; ich werde hoffentlich in einer späteren Mitteilung Beispiele davon beschreiben. Bei anderen Pflanzen kann dagegen die Stengelzeichnung wieder in anderer Weise entstehen. Es kann nämlich von jedem Blatt nur eine einzige Linie herunterlaufen; es können deren auch drei oder mehrere sein. Diese Tatsachen, welche im Rahmen der van Itersonschen Theorie gar nicht unterzubringen sind, erscheinen bei unseren Auffassungen durchaus natürlich, weil die Wachstumsprozesse, welche dem Blatt und dem Stengel ihre definitive Form verleihen, von der Stellung der Blätter durchaus unabhängig sind.

Die Stengelzeichnung und die dabei auftretenden regelmässigen Beziehungen zur Blattstellung sind zuerst von



Fig. 50. *Forsythia viridissima*. Stengelstück mit teilweise abgeschnittenen Blattstielen.

Etwa nat. Gr.

Cagnat in einer an hübschen Beobachtungen reichen Arbeit ¹⁾ beschrieben worden. Diese Abhandlung enthält in gemeinverständlicher Form fast schon alle Tatsachen, welche später von Wiesner — ohne dass er Cagnat gekannt zu haben scheint — in einer ganzen Reihe von sehr mathematischen, nur durch wenige Beobachtungen an Pflanzen gestützten Arbeiten in den Wiener Sitzungsberichten niedergelegt sind ²⁾.

Unsere Tafel VI von *Alnus*-Zweigen gibt uns ein deutliches Bild von dem Falle, dass von jedem Blatt drei Linien herunterlaufen; wir sahen dort die bereits genannte mediane Linie, welche in mehreren Fällen drei Internodien durchläuft, in anderen aber, ehe sie das viertuntere Blatt erreicht hat, undeutlich wird. Daneben gehen von dem Aussenrand der Stipeln noch zwei sehr deutliche Kanten aus, welche sich ebenfalls nach unten verschieden weit ausdehnen. Falls alle Linien bis zu der unten angrenzenden nächsten Insertion deutlich sind, haben wir hier auf dem Umkreis bei dem Kontakt 1 + 2 sechs Linien, drei mediane und drei seitliche. Diese Zahl gehört somit nicht einmal zur Kontaktreihe.

War also die vierte Tatsache, die gesetzmässige Stengelzeichnung, schon durch van Iterson der Hauptsache

1) Louis Cagnat. Des rapports qui existent entre la disposition des feuilles, la forme des axes végétaux et celle de la moelle. Ann. d. Sc., 3. Ser., T. 9, 1848, S. 362.

2) Julius Wiesner. Untersuchung über die Lage der charakteristischen Riefen an den Axenorganen der Pflanzen, Sitz.-Ber. Wien. Bd. 37, 1859, S. 704; Die Gesetze der Riefentheilung an den Pflanzenachsen, Ibid. Bd. 38, 1860, S. 831; Beobachtungen über Stellungsverhältnisse der Nebenblätter, Ibid. Bd. 42, 1861, S. 225; Die Blattbögen und ihre Berechnung, Ibid. Bd. 43, 1861, S. 467; Vorläufige Mittheilung über die Lage der Blattbasis, Ibid. Bd. 45, 1862, S. 23.

nach erklärt, so bleibt die fünfte Tatsache, die wir in dem ersten Kapitel nannten, noch unerklärt. Es betrifft den Umstand, dass die Zahl der Organe der besonderen Organkategorien (Kelchblätter, Staubfäden, Involukralblätter) so oft eine der Hauptreihe ist. Dass wir von dieser Tatsache keine Erklärung zu geben wissen, kann unserer Theorie aber nicht vorgeworfen werden. Denn im zweiten Kapitel habe ich deutlich hervorgehoben, dass die Blattstellungslehre zunächst nur die Stellung der Blätter zu erklären hat, und dass sie nicht die Aufgabe hat, zu erklären, was aus den Blattzentren später entstehen wird. Wenn der Pflanze die Aufgabe gestellt wird, bei einem vorhandenen System $m + n$ von Blattzentren einen einzigen „Kreis“ von Organen in besonderer Form auszuprägen, so wird diese Aufgabe je nach der Organbreite am besten gelöst, wenn gerade m , n , oder $m + n$ Blätter in der betreffenden Form ausgebildet werden; soll ein doppelter Kreis gebildet werden, so müssen es z. B. $m + n$ oder $m + 2n$ Blätter sein. Wahrscheinlich wird man bei den Erklärungsversuchen des Problems, wie die Pflanze diese Aufgabe verwirklicht, auf die Sachs'sche Hypothese zurückgreifen müssen „dass wir... ebensoviele spezifische Bildungstoffe (oder vielleicht besser gesagt, spezifisch verschiedene Stoffmischungen) werden annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind.“¹⁾ Es ist aber klar, dass die Frage, wie es kommt, dass die Aufgabe in der Pflanze so oft verwirklicht ist, nicht mehr zur Blattstellungslehre gehört.

Wir sehen also, dass die Hauptfragen der Blattstellungslehre, soweit ihre Lösung nicht schon bekannt war, von unserer Theorie der Hauptsache nach erklärt werden können. Damit sind die Vorzüge unserer Theorie noch

1) J. Sachs. Gesammelte Abhandl. Leipzig 1892/'93, S. 1163.

nicht erschöpft; denn in mehreren anderen Punkten gibt sie ebenfalls befriedigenden Aufschluss über bekannte Erscheinungen. Ich werde diese Punkte hier nacheinander besprechen.

1. Zwischen Blattstellung und Insertionsform oder -grösse besteht kein näherer Zusammenhang. Wenn die Blätter sich soweit ausdehnen, dass sie einander stellenweise oder ganz berühren, so tritt natürlich ein gewisser Zusammenhang von Blattstellung und Insertionsgrösse sekundär auf; dieser Zusammenhang ist aber je nach der Form der Insertionen ein anderer. Beispiele davon sind leicht zu finden; so haben *Pandanus* und *Alnus* bei etwa gleicher Blattstellung sehr verschiedene Insertionsformen, während doch bei beiden die Blattkissen häufig mit einander in Kontakt stehen. Bei anderen Pflanzen fehlt wieder jeglicher Kontakt der Insertionen; alsdann erhalten die Insertionen die ihnen eigentümliche Form in reiner ungestörter Ausbildung.

Auch die Symmetrie der Blatininsertion ist für die Blattstellung belanglos; die Stellung $\frac{1}{2}$, finden wir ebensogut bei symmetrischen Blatininsertionen wie bei Pflanzen mit schief angehefteten Blättern, wie z. B. *Fagus* ¹⁾. Dagegen ist umgekehrt bei solchen Pflanzen, bei denen die Blatininsertionen miteinander in Kontakt treten, die Blattstellung selbstverständlich von grossem Einfluss auf die Symmetrie der Insertion; man vergleiche das im vorigen Kapitel von *Aloe* und *Gasteria* gesagte.

Diese Tatsachen, welche für die Kontakttheorien vernichtend waren, erscheinen im Lichte unserer Auffassungen als durchaus natürliche Erscheinungen: die Wachstumsprozesse, welche das Blatt hervorsprossen lassen, sind von

1) Vergl. Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. S. 587.

dem Spiel der Verbreitungskreise durchaus unabhängig.

2. Die von Delpino beschriebenen lokalen Verwachsungen einzelner Blätter kommen genau dort vor, wo sie nach unserer Theorie zu erwarten sind, d. h. bei den Übergängen quirliger Systeme und bei den unregelmässigen Blattstellungen. Ihre Erklärung kann nur auf Grund unserer Theorie gegeben werden, nicht auf Grund irgend einer Kontakttheorie, wie ich im V. Kapitel dargelegt habe.

3. Die in der Morphologie so häufig benutzten, scharfen Begriffe Abort, Verwachsung, Spaltung und die Eichler'sche „originäre Variabilität“ erhalten alle eine reelle Unterlage. Dass man scharf zwischen „typisch fehlenden“ oder nur bloss „spurlos abortierten“ Vorblättern unterscheiden kann, ist eine Tatsache. Wie lässt sich diese Tatsache aber erklären, wenn man nicht zu einer derartigen Hypothese wie der unseren von den Verbreitungskreisen greift? Ebenso der Unterschied zwischen Füllung der Blüten durch Vermehrung der Kronenquirle und durch Spaltung der Petalen, oder der Unterschied zwischen typischer Heteromerie und Heteromerie durch Verwachsung oder Spaltung. Alle diese Unterschiede erhalten nun eine physische, reelle Bedeutung, während ihnen früher ein etwas mystischer Charakter innewohnte, der nur deshalb verhältnismässig so selten zur Verleugnung der Tatsachen führte, weil die Unterschiede in der Natur zu deutlich hervortreten, und weil die diesbezüglichen Fragen der Morphologie in den meisten Fällen mit völliger Schärfe erledigt werden können. Abort ist nun einfach das Fehlen der Wachstumserscheinungen an der Stelle, wo ein Verbreitungskreis entwickelt war; Verwachsung zweier Blätter ist das Entstehen einer einzigen zusammenhängenden Blattmasse oberhalb zweier Blattzentren; Spaltung ist die selbständige Entwicklung mehrerer Blattgebilde durch den Anstoss eines einzigen Verbreitungskreises; die „originäre

Variabilität" Eichlers ist das Vorhandensein einer grösseren oder kleineren Zahl von Verbreitungskreisen als in normalen Fällen.

4. Bei einer und derselben Pflanze zeigen die verschiedenen Stengel oft verschiedene Blattstellungen; an kräftigeren Sprossen kommen vielfach höhere Systeme vor, an schwächeren niedrigere. Nun werden kräftigere Sprossen im allgemeinen wahrscheinlich mehr Knospenstoff in ihrem Scheitel enthalten; die Verbreitungskreise entstehen somit später, weiter vom Vegetationspunkt entfernt, wo der Umfang des Scheitels grösser ist. Falls die Menge des gebildeten Blattstoffes nicht stark zunimmt (theoretisch nach der zweiten Potenz der Zunahme des Umkreises) so wird *ceteris paribus* der relative Kreisdurchmesser kleiner und das entstehende System höher ausfallen müssen. Mit dieser sich von selbst aufdrängenden Ansicht geben wir eigentlich nur eine mehr detaillierte Umschreibung der völlig parallelen Anschauungen Weisses ¹⁾ über die verschieden starken Sprossen von *Corylus*.

Nimmt die Menge des Knospenstoffes dagegen ab, so können niedrigere Systeme auftreten; man vergleiche hier z. B. die schönen Abbildungen und Beschreibungen Church' von „falling phyllotaxis“ ²⁾. Der extreme Fall würde natürlich sein, dass der Knospenstoff ganz und gar schwände; dies ist auch tatsächlich in Blüten und anderen begrenzten Achsen offenbar oft der Fall; es kann dann natürlich eine „terminale Ausgliederung“ (vergleiche Čelakovský ³⁾) auftreten, d. h. der ganze Scheitel wird für

1) A. Weiss. Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 17 1899. S. 343, besonders auf S. 363.

2) Church l. c. S. 133, Siehe auch Figur 74 und 75, S. 191-192.

3) L. Čelakovský. Ueber terminale Ausgliederungen. Sitzb. k. böhm. Ges. d. Wiss. 6. Heft 1875, Prag 1876.

das Auftreten der Verbreitungskreise geeignet, sodass bisweilen auch ein einzelnes terminales Blatt entstehen kann.

5. Nach unseren Auffassungen werden die Blätter und Knospen ihrer Lage nach bestimmt, bevor die Wachstumsprozesse, welche sie dem Beobachter sichtbar machen, anfangen. Wir finden dieses schon von Nägeli im Jahre 1858 — allerdings aus Gründen, welche uns heute nicht mehr überzeugen würden — ausgesprochen: „Ich unterscheide,“ schreibt er, ¹⁾ „3 verschiedene Arten (oder Stadien) der Blattstellung. Die erste kommt an dem entwickelten Stengel vor; die zweite in der Knospe, sobald die Blätter sichtbar werden; die dritte berücksichtigt die Punkte, welche dieselben bei der allerersten, der Beobachtung unzugänglichen Anlegung eingenommen haben mögen.... Wir können also neben den beiden wirklichen Blattstellungen, die der Beobachtung und Messung zugänglich sind, noch eine hypothetische unterscheiden; es ist diejenige, welche vorzüglich das Ziel der Morphologen ist.“ ²⁾

Diese Einsicht wird uns, meines Erachtens, ganze Reihen von morphologischen Tatsachen erklären können; von den aus der Literatur vorliegenden führe ich hier schon einige an.

Schumann hat in der Einleitung ³⁾ seiner „Morphologischen Studien“ bei der Besprechung der über seine früher geäußerten Ansichten ⁴⁾ von den Fachgenossen

1) C. Nägeli. Beiträge zur wiss. Botanik. 1. Heft, Leipzig, 1858, S. 40.

2) S. 41.

3) K. Schumann. Morphologische Studien. Heft 1. Leipzig, 1892, S. VII.

4) K. Schumann. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig, 1890.

erhobenen Entgegnungen folgendes geschrieben: „Ich habe die Behauptung aufgestellt, die Ursache der Decussation sei darin zu finden, dass der Vegetationskegel im Laufe der Entwicklung in zwei auf einander senkrechten Richtungen die Form einer Ellipsoidkappe annimmt und dass dann in den Enden der langen Axe zwei Neubildungen auftreten. Ich wurde zu dieser Behauptung wesentlich durch die Beobachtung geführt, dass in allen Fällen, wenn ein Körper von der letzterwähnten Beschaffenheit entstand, zweigleich gelegene Neubildungen hervorsprossen, mochten dieselben zwei Vorblätter oder ein Vorblatt und ein Blütenblatt, oder zwei Blütenblätter, zwei Staubgefäße, zwei Karpiden sein, immer sah ich, dass der Anlage von zwei um 180° divergierenden Phyllomen eine Transformation des Vegetationskegels zu einer Ellipsoidkappe vorausging. Nun hat man mir entgegengehalten, dass umgekehrt die Entstehung der Blätter die Ausgestaltung des Vegetationskegels bedinge. Ich möchte gegen diese Entgegnung folgende Erwiderung machen. Für mich wird die Anwesenheit eines Blattes erst dann offenbar, wenn die ersten Spuren wirklich sichtbar werden“ u. s. w.

Nach den vorhergehenden Betrachtungen brauche ich diesem hübschen Passus nur wenig mehr hinzuzufügen; dass der Vegetationskegel in den erwähnten Fällen immer eine ellipsenförmige Gestalt annimmt, würde schwer zu erklären sein, wenn man nicht annehmen dürfte, dass die Stellung der Blätter bedingt ist, bevor die Wachstumsprozesse sichtbar werden.

An zweiter Stelle zitiere ich aus der eben genannten älteren Arbeit die folgende Stelle ¹⁾: „In ähnlicher Weise ist die seriale Verwachsung gleichfalls“ [wie die Verwachsung der Glieder eines Cyclus innerhalb einer Blüte]

1) l. c. S. 491.

„nur ein vorgestellter Prozess. Wenn dann der eine Körper sich aus dem anderen ausgliedert, sei es, dass er deutlich aus ihm hervorspriesst, sei es, dass eine Furchung das Primord in zwei Sondergebilde zerlegt, so hat man sich wiederum gedacht, dass das eine als besonderes Ding gewissermassen individualisiert von Anbeginn an in dem anderen implicit enthalten sei. Man stellte sich vor, dass man die Sonderanlagen nicht zu erkennen vermöchte, gerade so wie man nicht sagen könne, aus welchen Posten eine Summe gebildet wäre.“

Ich glaube, dass man nicht umhin kann, die hier bestrittene „idealistische“ Ansicht als die richtige anzuerkennen, und die auf Grund der „wirklichen Beobachtung“ erhaltene Anschauung als die weniger empfehlenswerte; wenn einem dieses nicht zusagen möchte, so kann ich nur bemerken, dass die hier angepriesene „wirkliche Beobachtung“ doch nichts anders als die äusserliche Betrachtung der Entwicklungsstadien der fraglichen Gebilde darstellt. Dass dabei vielleicht sehr reelle Vorgänge nicht beobachtet werden, ist keine allzu kühne Mutmassung.

Ähnliche derartige Fälle, wo die auf Grund vergleichender Untersuchungen aufgestellten Meinungen der Morphologen von den Ergebnissen der Entwicklungsgeschichte nicht bestätigt zu werden scheinen, finden wir bei den Ranken der *Ampelideen* und den Wickeln der *Boragineen*. Die Ranken von *Vitis* und anderen verwandten Pflanzen sind bekanntlich von den Morphologen von jeher als terminale Sprossranken betrachtet. Weil nun aber die Entwicklungsgeschichte nichts anders hat finden können als ein terminales Entstehen der Achselknospe und ein seitliches Auftreten der Ranke, so hat z. B. Goebel davon geschrieben ¹⁾ dass diese Ranken phylogenetisch zwar von

1) K. Goebel. Organographie der Pflanzen. Jena, 1898, S. 620.

terminalen Infloreszenzen abzuleiten sind, dass man aber den ganzen Spross je nach dem Sinn, den man mit diesen Worten verbinden will, ebensogut als ein Monopodium wie als ein Sympodium betrachten kann. Weiter noch ist er bei den *Boragineen*-Wickeln gegangen, welche er schlechthin als dorsiventrale Trauben oder Ähren gedeutet hat.¹⁾ Später hat Goebel der Kritik insoweit zugeben müssen,²⁾ dass er nun erklärte, diese dorsiventralen Trauben seien ursprünglich sympodial angelegte Verzweigungssysteme, welche aber monopodial geworden wären.

Alle diese Fälle werden nun von selbst sofort verständlich, wenn wir nur annehmen dürfen, dass, wenn wir die Höcker sich bilden sehen, die Entwicklung schon ziemlich weit vorgeschritten ist, dass die Stelle der Organe längst bestimmt war und dass schon ein starkes Wachstum sich eingestellt haben kann, bevor das Organ sich dem Beobachter kundgibt.

Eine weitere Tatsache, welche dadurch verständlich wird, dass die Stellung der Blätter bestimmt ist, ehe und bevor die Wachstumsprozesse anfangen, ist der Umstand, dass bei Monstrositäten und pathologischen Missbildungen die verschiedenen blattartigen Organe einander vertreten können, ohne dass die Blattstellung sich dabei ändert. Wenn bei einer Vergrünung ein Laubblatt entsteht an der Stelle, wo eine Karpide hätte stehen müssen, so ist das eine Tatsache, welche im Rahmen unserer Theorie ganz erklärlich erscheint; der ändernde Einfluss der Vergrünung übt dann augenscheinlich seine Wirkung auf die später eintretenden Wachstumsprozesse, nicht auf die Verbreitung des Blattstoffes aus. Potonié meinte,³⁾ dass

1) K. Goebel. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg, II, 1880, S. 415.

2) K. Goebel. Organographie I. c. S. 620, Fussnote.

3) H. Potonié. Grundlinien der Pflanzenmorphologie in Lichte der Palaeontologie. Jena, 1912, S. 55.

die Erklärung darin liege, dass „die Nahrung nur solche Bahnen leicht beschreiten kann, die gewohnte sind oder doch gewesen sind.“ Damit greifen wir aber wieder auf die irrige Anschauung von Lestiboudois ¹⁾ zurück, welcher die Ursachen der Blattstellung in dem Lauf der Fibrovasalstränge suchte; eine Anschauung welche schon von Nägeli ²⁾ in vollkommen hinreichender Weise widerlegt worden ist. Nägeli fand bei seinen Untersuchungen ³⁾ „dass die Stränge ohne Ausnahme eine weniger regelmässige Anordnung zeigen als die Blätter der Knospe selber;“ wenn dies feststeht, kann die Anordnung der Blätter nie in der Verteilung der Leitungsbahnen ihre nächste Ursache haben.

6. Die botanische Morphologie hat sich von jeher bemerkenswert wenig um die Anatomie der von ihr betrachteten Organe gekümmert. Die eigentliche Aufgabe der Morphologie, das Entdecken der vorhandenen Homologien, würde doch eigentlich eine Gleichberechtigung der inneren und der äusseren Formen der Pflanze voraussetzen; wir finden aber, dass die Oberfläche der Organe, im fertigen Zustande sowie in den Entwicklungsstadien, die Morphologen von jeher weit mehr beschäftigt hat als die anatomischen Verhältnisse. Wenn wir die wichtigsten Handbücher und zusammenfassenden Werke der Morphologie durchsehen, wie Hofmeisters Allgemeine Morphologie ⁴⁾, Eichlers Blüthendiagramme ⁵⁾, Pax' Allgemeine Mor-

1) Th. Lestiboudois. Phyllotaxie anatomique ou Recherches sur les causes organiques des diverses distributions des feuilles, Ann. d. Sc. nat. 3. Ser. T. X, 1848, S. 15, 136.

2) Carl Nägeli. Beiträge zur wissenschaftl. Botanik. 1. Heft. Leipzig, 1858.

3) l. c. S. 45.

4) Leipzig 1868.

5) Leipzig 1875–78.

phologie der Pflanzen ¹⁾, Velenovskýs Vergleichende Morphologie der Pflanzen ²⁾, Potonié's Grundlinien der Pflanzenmorphologie ³⁾, so sehen wir, dass die Anatomie entweder gar nicht (Velenovský) oder doch nur in vereinzelten Fällen berücksichtigt wird. Am meisten wird die Anatomie noch bei Potonié berücksichtigt, was mit der von ihm verteidigten Perikaulomtheorie, welche auch auf das Innere des Stengels sich bezieht, zusammenhängt.

Ein solches, anscheinend durch nichts berechtigtes Vorherrschen der „oberflächlichen“ Betrachtungsweise der höheren Pflanzen, was wir weder in der Zoologie noch bei den Thallophyten finden, wird nun aber verständlich, wenn wir einsehen, dass die höheren Pflanzen in dem sich an der Oberfläche abspielenden Vorgang der Aneinanderreihung der Verbreitungskreise ein Element besitzen, das die morphologischen Verhältnisse ganz beherrscht. ⁴⁾

Damit ist natürlich nicht gesagt dass die anatomischen Tatsachen für die Morphologie nicht sehr wichtig werden können und zum Teil schon sehr wichtig sind, historisch aber wird das besagte Verhalten ganz erklärt.

Wir sehen somit, wie unsere Theorie im stande ist, ausser den Tatsachen, zu deren Erklärung sie aufgestellt wurde, manches andere ebenfalls verständlich zu machen; es braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden, dass

1) Stuttgart 1890.

2) Prag 1905—1913.

3) Jena, 1912.

4) Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die Äusserung Bowers (F. O. Bower *The Origin of a Land Flora*, London, 1908, auf S. 685): „But in dealing with anatomical facts it must be remembered always that in any progressive evolution vascular structure follows, and does not dictate external form“.

gerade dieser Umstand eine besonders kräftige Stütze für die Theorie bildet.

Welche Tatsachen bleiben nun zunächst von unserer Theorie noch nicht erklärt? Soweit mir bis jetzt bekannt ist, hauptsächlich zwei Gruppen von Erscheinungen.

1. Die Seitenachsen der Monokotyledonen fangen im allgemeinen mit einem adossierten Vorblatt an, die der Dikotylen mit zwei lateralen Vorblättern. Ich habe schon oben (S. 191) auf die grosse Wichtigkeit dieser Erscheinungen hingewiesen, und betont, dass, solange eine Erklärung derselben noch aussteht, die Blattstellungslehre nie auch nur einigermaßen als vollendet betrachtet werden kann.

2. Bei vielen Pflanzen ist eine sehr grosse Neigung zu wirteligen Blattstellungen zu bemerken. Wir finden z. B. bei *Equisetum*, *Casuarina* oder *Hippuris* nur äusserst selten andere als wirtelige Stellungen verwirklicht, auch bei einer Änderung der Wirtelzahlen bleibt die wirtelige Stellung erhalten. Church gibt z. B. von einem Laubtriebe von *Equisetum Telmateja* an,¹⁾ dass die Zahl der Glieder in den aufeinanderfolgenden Wirteln folgende war:

11, 13, 14, 14, 17, 20, 20, 22, 24, 27, 28, 29, 30, 29, 30, 29, 30, 26, 26, 26, 23, 23, 21, 19, 16, 14, 12, 9, 8, 6, 6, 4, 3.

Diese Übergänge sind auf Grund unserer Hypothesen gar nicht verständlich; es muss hier eine Ursache geben, welche das Auftreten von spiraligen Stellungen verhindert. Und zwar wieder nicht vollständig verhindert, denn von allen drei genannten Pflanzengattungen sind gelegentlich spiralige Stellungen aufgefunden worden.²⁾

1) Church l. c. S. 147.

2) Für *Equisetum* von Hugo de Vries. Die Mutationstheorie Leipzig, 1901-'03, II. Teil, S. 575, Fig. 125, Reinsch in Flora, 1858, S. 69, 1860, S. 737; für *Hippuris* von Reinsch l. c. 1858, S. 76, für *Casuarina* von de Vries l. c. S. 575, Fig. 126, vor A. Braun. Tannenzapfen, Taf. 34, Fig. 5—7.

Fassen wir alles zusammen, so ist der Tatsachenkomplex, der durch unsere Hypothesen erklärt werden kann, bedeutend grösser als derjenige, dessen Erklärung noch aussteht, sodass wir mit unseren Hypothesen zweifellos auf dem richtigen Wege sind.

Wahrscheinlich sind also die Hypothesen der Hauptsache nach richtig, in Einzelheiten können sie aber noch in mancher Hinsicht Abänderungen erfahren müssen.¹⁾ So ist im vorigen die Verbreitung des Blattstoffes

1) Prof. Dr. J. W. Moll macht mich darauf aufmerksam, dass es eigentlich besser wäre, die Hypothesen so umzugestalten, dass darin von Stoffen nicht mehr die Rede ist. Um die Tatsachen in unserem Sinne zu erklären, braucht man nur folgendes anzunehmen. Jeder Vegetationskegel ist dadurch charakterisiert, dass an seinem Scheitel durch irgend eine Wirkung die Bildung von Blattzentren zeitweilig unterdrückt wird. Diese Wirkung ist nur an einem gewissen Gebiet des Scheitels vorhanden; unterhalb dieses Gebietes wird die Bildung der Zentren möglich. Sobald ein Blattzentrum entstanden ist, geht von ihm ein Antrieb aus, der sich in das angrenzende Meristem verbreitet; um den Anforderungen, welche unserer Theorie gestellt werden, gerecht zu werden, müssen wir annehmen, dass der Impuls sich zu einem Kreis bestimmter Grösse ausdehnt und dass innerhalb des Kreises eine dauernde Änderung des Gewebes stattfindet, wodurch die Bildung neuer Zentren verhindert wird. Wenn man dazu dann noch annimmt, dass für die Änderung des Gewebes ein gewisses Stoff- oder Kraftquantum pro Flächeneinheit notwendig ist, so kann die oben angegebene Erklärung der regelmässigen Übergänge durch Pseudokonchoidenkonstruktionen beibehalten werden; bei anderen Annahmen über die Verteilung der Wirkung innerhalb des Kreises wird man durch andere, wahrscheinlich sehr verwickelte mathematische Betrachtungen eine Lösung dieses Problems erst noch anstreben müssen.

In dieser Fassung sind die Hypothesen ebensogut wie oben imstande, das von ihnen verlangte zu leisten, der einzige Unterschied ist, dass sie allgemeiner gehalten sind und ein Element weniger enthalten, das darin bis jetzt nicht unumgänglich notwendig gewesen ist.

Ich werde mich also in den weiteren Aufsätzen dieser Reihe dieser allgemeineren Form der Hypothesen bedienen; die Terminologie

innerhalb eines Kreises völlig unabhängig davon gedacht, ob an der betreffenden Stelle schon vorhin Blattstoff vorhanden war oder nicht; es wäre ja sehr gut denkbar, dass dieses nicht der Fall wäre. Auch ist es nicht selbstverständlich, dass Blattstoff und Knospenstoff einander gegenseitig nicht beeinflussen; wahrscheinlich werden nähere Untersuchungen noch dazu führen, die Hypothesen nach dieser Richtung hin schärfer zu fassen.

Hauptsache ist bei unserer Theorie der Anschluss der Kreise, welcher seinerseits von den Grössenverhältnissen und von der vorhandenen Basis abhängt. Dieses hat unsere Theorie mit den Kontakttheorien gemein; der Kontakt der eigentlichen Organe ist für unsere Auffassung dagegen bedeutungslos. Ich hätte deshalb die Bezeichnung „Kontaktparastiche“ eigentlich durch eine andere, mehr passende, ersetzen können; weil ich aber glaube, dass der alte Name keine Verwirrung bringen wird, so habe ich ihn beibehalten. Weder die Divergenz noch die Parastichen sind für das Zustandekommen der Blattstellung wesentlich; es sind nur durch die Anschlussverhältnisse bedingte zufällige Erscheinungen. Abort von Parastichen, wie die Gebrüder Bravais es meinten, ist also eine sinnlose Vorstellung ¹⁾. Ebenso ist die „erblich fixierte Stellung“

braucht dafür nur wenig geändert zu werden, da namentlich die Verbreitungskreise ihren Namen beibehalten können; es sind nun aber keine Verbreitungskreise eines Blattstoffes mehr, sondern eines nicht näher definierten Impulses.

[Nachtrag Oktober 1913.]

1) Merkwürdigerweise hat Goebel neuerdings behauptet, (K. Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen. 21. Scheinwirtel, Flora 105, 1912, S. 84) dass es „nicht zweifelhaft sein [kann], dass die zweizeilige Blattstellung von *Ulmus* sich ableitet von einer anisophyll-vierzeiligen (unter Verkümmern von zwei Blattzellen)“. Es möchte aber schwer sein, Gründe für diese Auffassung beizubringen.

eine Vorstellung, die nicht mehr aufrecht zu erhalten ist; höchstens ist der Ausdruck der Kürze halber beizubehalten. Die Stellung an sich ist aber nicht erblich fixiert; dagegen können der relative Kreisdurchmesser und die die Basis der Stellung beherrschenden Faktoren durch Erblichkeit so genau in derselben Form auftreten, dass immer dieselbe Stellung resultiert.

Wenn unsere Auffassungen richtig sind, so lassen sich für die pflanzliche Morphologie sehr wichtige Betrachtungen daraus ableiten, zunächst über die Natur der Blätter. In seiner „Verjüngung“ ¹⁾ schrieb Braun vor mehr als 60 Jahren: „So erscheinen uns denn Stengel, Blatt und Wurzel als wesentlich verschiedene Theile des vegetabilischen Organismus, Ihre sichere und scharfe Unterscheidung ist die Grundfeste der Morphologie“. ²⁾ Diese Worte haben bis auf diesen Tag für die höheren Pflanzen noch unbedingte Gültigkeit, und werden diese voraussichtlich auch wohl behalten. Trotzdem ist uns von der Wesensverschiedenheit der drei Hauptorgane noch gar nichts bekannt.

Wenn nun die Blätter nach unseren Voraussetzungen nur an denjenigen Stellen entstehen, wo ein Zentrum eines Verbreitungskreises liegt, so kann der morphologisch bestimmte Charakter sehr gut in diesem Blattstoff liegen, sowie der Stengel durch seinen Knospenstoff charakterisiert sein kann. ³⁾ Die Unterschiede zwischen den drei Hauptorganen wären also dadurch zum Teil aufgehellt, und die

1) A. Braun. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, Leipzig 1851.

2) l. c. S. 120.

3) Wenn wir das stoffliche Element aus den Hypothesen entfernen, so muss natürlich die nicht näher definierte Wirkung in den Verbreitungskreisen das Blatt, die Wirkung am Scheitel den Stengel charakterisieren.

[Nachtrag, Okt. 1913.]

Entscheidung, ob ein gewisses Organ Blatt- oder Stengelcharakter hätte, läge nur in der Frage, ob an der Stelle seiner Entstehung Blattstoff oder Knospenstoff den Anstoss zur Entwicklung gegeben hätte. Natürlich gilt dies, wie alles vorhergehende, bloss von den höheren Pflanzen; es wäre nun aber vielleicht durch phylloktaktische Studien möglich zu untersuchen, welchen Pflanzengruppen „Blätter“ in unserem Sinne zukommen und welchen noch nicht. Auf diese Weise würde auch für die Erkennung der systematischen Verhältnisse der grösseren Gruppen vorliegende Theorie vielleicht einmal von Nutzen sein können.

Über die Natur des Stengels der höheren Pflanzen besteht bekanntlich eine förmliche Literatur, in die man vielleicht am besten eingeführt wird durch das äusserst lesenswerte Kapitel „Historisches und Kritisches“¹⁾ in Potonié's „Grundlinien.“

Ich brauche hier nicht lange dabei zu verweilen, dass die älteren und neueren Formen der Lehre, welche den Stengel ganz aus Blattbasen bestehen lässt, in unseren Auffassungen keinen Platz finden können. Wenn die Blätter dadurch entstehen, dass sich am Vegetationskegel in einiger Entfernung des Vegetationspunktes Verbreitungskreise und nachher Blatthöcker entwickeln, so ist von solchen Auffassungen nicht mehr die Rede. Tatsächlich ist nun auch die für diese Anschauungen vorgebrachte Evidenz so überaus dürftig, dass wir uns um diese Theorien nicht besonders zu kümmern brauchen. Etwas näher müssen wir die Berindungstheorie betrachten, welche besagt, dass der Stengel zwar in seinem Zentrum Achsenatur besitzt, dass die Rinde aber ganz oder teilweise Blattnatur hat. Eine solche Theorie erscheint mir aber, wenn sie auch nicht zu den Tatsachen im Widerspruch

¹⁾ H. Potonié. Grundlinien der Pflanzenmorphologie, Jena, 1912, S. 30—67, namentlich S. 48.

steht, doch bedeutungslos und überflüssig. Nachdem die Verbreitungskreise sich auf dem Vegetationskegel gebildet haben (und keine Stelle von dem Blattstoff frei geblieben ist), fängt die Bildung der Blattkissen meistens an. Sie kann aber auch unterbleiben, in welchem Falle der Stengel ebensogut eine Rinde erhält wie sonst. Wenn die Blätter auftreten, kann der relative Durchmesser ihrer Kissen sehr verschieden sein; sie können nur einen ganz kleinen Teil der Oberfläche einnehmen (Kartoffelknolle) oder sie können einander berühren, entweder an wenigen Stellen oder völlig, unter vollständiger Einnahme der Stengeloberfläche. Aus den so geformten Blattkissen sprossen die späteren eigentlichen Blätter an der der Stengelspitze zugewandten Seite hervor; der Rest des Kissens bekleidet später in grösserem oder kleinerem Masse den Stengel. Es ist also bald freie Stengeloberfläche vorhanden, bald nicht, je nach der seitlichen Ausdehnung der Blätter. Welches Bedürfnis nach einer besonderen Berindungstheorie hier nun besteht, will mir nicht einleuchten; jedenfalls aber ist eine solche Theorie für unsere morphologische Auffassung des Stengels völlig belanglos.

BUSSUM, Juli 1913.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

- Tafel V. Fruchtstand von *Pandanus* sp. aus 's Lands Plantentuin in Buitenzorg, von der Stelle II A 88. Unregelmässige Blattstellung. Natürl. Gr.
- Tafel VI. *Alnus glutinosa* Gaertn. Links lebendiger Ast (Anfang August); die zwei unteren Blätter sind abgeschnitten worden. Rechts drei im winterlichen Zustande getrocknete Äste. $\frac{1}{2}$ natürl. Gr.
-

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite.
Einleitung	153
I. Kap. Die wichtigsten Tatsachen und die bestehenden Theorien	155
II. Kap. Die Grundlagen	164
III. Kap. Der Anfang der Systeme	182
IV. Kap. Die möglichen Systeme	192
§ 1. Systeme auf dem Zylinder	192
§ 2. Systeme auf der Kegelfläche und auf der Ebene	212
V. Kap. Über Unregelmässigkeiten in den Systemen	233
VI. Kap. Die Übergänge der Systeme ineinander	247
§ 1. Die allmählichen Übergänge	247
§ 2. Die raschen Übergänge	264
VII. Kap. Die Divergenz	283
VIII. Kap. Schlussbetrachtungen	301

