

## EINE BEMERKUNG ZUR BLATTSTELLUNGSFRAGE

von

J. M. JANSE (Leiden).

Das auffallende Regelmass welches im Aufbau der Pflanze sich zu erkennen gibt, hat von jeher die grösste Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, nicht nur der Botaniker sondern vielfach auch der Mathematiker, letztere weil an den bei den verschiedenen Blattstellungen auftretenden Formelreihen viele äusserst merkwürdige Betrachtungen sich anknüpfen lassen.

Diese rein mathematische Betrachtungen und Schlussfolgerungen, so interessant sie an und für sich sind, konnten jedoch unsere Einsicht in die Prinzipien der Blattstellungslehre kaum vertiefen, wie schon früher von Schoute<sup>1)</sup> dargetan wurde, und zwar weil alle jene Betrachtungen von den Kontakten zwischen den jungen Blatthügeln ausgehen, während die gegenseitige Stellung der Blätter schon längst vor dem Erscheinen der Blatthügel bestimmt wird.

Ein fortgesetzter, regelmässiger Aufbau kann überhaupt nur durch eine an festen Regeln gebundene Superposition von unter sich prinzipiell gleichen Gliedern zu stande kommen. Eine solche Superposition bildet denn auch bei fast allen Pflanzen, von den höheren Algen hinauf, die Grundlage ihrer äusseren Form, so verschieden dieser sein mag. Demgegenüber steht dass ein derartiger Aufbau sonst in verschiedenster Weise zu stande kommen kann.

---

<sup>1)</sup> J. C. Schoute. Zur Blattstellungslehre, *Recueil des Travaux botaniques Neerlandaises*, 1913, Vol. X, p. 153

Bei den Kryptogamen geschieht solches meistens mit der Hülfe von, durch ihre Grösse besonders auffallenden, Scheitelzellen; wenn diese rhythmisch Zellen abgeben, welche sich zu untereinander vollkommen gleiche Abteilungen der erwachsenen Pflanzen ausbilden (von lokalen Abweichungen, Anpassungen u.s.w. abgesehen) so muss daraus ein streng regelmässiger Aufbau hervorgehen, welcher Art die Scheitelzelle auch sei und wie die nachträgliche Teilung der Segmente auch verläuft.

Von den Scheitelzellen gibt es, wie bekannt, drei Arten:

1<sup>o</sup>. Die einschneidige: durch unter sich stets parallele Wände werden scheibenförmige Segmente abgeschnitten, welche nachher, jedes für sich, einen von vornherein bestimmten Entwicklungsgang durchmachen.

Von der einschneidigen Scheitelzelle kann man jedoch zwei Typen unterscheiden; bei

1a. unterbleibt die Knotenbildung (z.B. *Dictyota*, *Sphaecelaria*); jedes Segment teilt sich, nach für jede Pflanze bestimmten Regeln, zu wiederholten Malen, nach ein, zwei oder drei Richtungen, doch so dass die Teilzellen schliesslich alle, so weit wie es möglich ist, ein ander gleich bleiben; bei

1b. tritt dagegen Knotenbildung auf (*Nitella*, *Polysiphonia*, *Ceramium spec.*). In diesen Fällen bleiben nicht alle Teilzellen einander gleich, weil nach Abschneiden eines Segmentes dieses sich in eine obere und eine untere Zelle teilt; die untere streckt sich mehr oder weniger stark in die Länge aber bleibt ungeteilt (Internodial-Zelle) während die obere sich zu wiederholten Malen in vielen kleinen Zellen teilt, welche zusammen den Knoten bilden. Nur an diesen Knoten sind, eventuell, seitlich Assimilationsorgane und Seitenknospen angeheftet.

Auch hier wird also, aus unter sich gleichen Segmenten, ein vollkommen regelmässiges Ganze gebildet, obwohl die Teilen der erwachsenen Gliederen einander nur wechselweise ähnlich sind.

2<sup>o</sup>. Die zweischneidige Scheitelzelle schneidet, regelmässig, abwechselnd links und rechts, durch schiefstehende Wände, ein Segment ab, welche Segmente dann wiederum, jedes für sich, einen ganz bestimmten, obwohl bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedenen Teilungs- und Entwicklungsprozess durchmachen. Wenn jedes Segment dann, an übereinstimmenden Stellen, ein Blatt hervorbringt, wie es meistens der Fall ist, so beantwortet ihre Lage also an der Blattformel  $\frac{1}{2}$ . Durch nachträgliche Internodialbildung, ebenfalls aus bestimmten Teilzellen des Segmentes, wird die Entfernung der Blätter unter sich in willkürlichem Masse gesteigert, welches der Assimilation zu Gute kommt; das Regelmasz bleibt dadurch jedoch unverändert, ebenso wie in dem Falle 1b.

3<sup>o</sup>. Bei der dreischneidigen Scheitelzelle findet prinzipiell das nämliche wie bei der zweischneidigen statt, nur dass in regelmässiger Spiralfolge um die Achse herum, nach drei Richtungen, Segmente durch geneigten Wänden abgeschnitten werden. Die Blätter, wieder je eins pro Segment, nehmen dadurch von selbst die  $\frac{1}{3}$ -Stellung ein<sup>1)</sup>.

Durch das Vorkommen einer Scheitelzelle ist daher für alle jenen Pflanzen den vollkommen regelmässigen Aufbau gesichert.

Es ist aber nur die geringere Zahl der Pflanzen welche eine Scheitelzelle besitzen, weil sie allen Phanerogamen abgeht. Die äusserste Stengelspitze wird bei diesen von einem Meristem eingenommen, aus den kleinsten Zellen bestehend, aus welchem dann, bei verschiedenen Pflanzen in verschiedenster Weise, Dermatogen, Periblem und Plerom, als Vorläufer der definitiven primären Geweben, hervorgehen.

Die dabei auftretenden Zellteilungen müssen also unbedingt in ganz anderer Weise, wie bei den Scheitelzellen

---

<sup>1)</sup> Eine vierschneidige Scheitelzelle scheint nur bei *Fucus* vor zu kommen, doch ist diese, wegen des Fehlens von Seitenorganen, für uns ohne Bedeutung.

verlaufen, aber, merkwürdigerweise, wird der regelmässige, rhythmische Aufbau dennoch nicht im geringsten gestört.

Daher ist es deutlich dass an solchen Vegetationspunkten ein regelloses Zellteilen doch nicht stattfinden kann, und dass auch dort ganz bestimmte, obwohl für jeden Fall nicht immer dieselbe, Gesetze gelten müssen.

Ein solcher schroffer Übergang in der Ausbildung der Stengel von Pflanzen mit Scheitelzelle zu solchen ohne diese, stimmt jedoch keinesfalls mit der allgemeinen Überzeugung dass letztere mit ersteren durch allmähliche Übergänge verbunden gewesen sein müssen, sodass jetzt die Frage, wie der anatomische Übergang stattgefunden haben würde, vor der Hand liegt.

Eine vollständige, oder auch selbst eine annähernde, Antwort auf diese Frage liesse sich jetzt nicht geben, aber dagegen könnten wir fragen ob, wenn die Zellteilungen sich allmählig so änderten dass eine eigentliche Scheitelzelle verschwände, damit nun auch notwendigerweise ein Verschwinden der Spiralfolge in den Teilungen verbunden sein müsse. Ist es nicht, im Gegenteil, vielmehr wahrscheinlich dass eine solche Spiralfolge bestehen blieb, weil man doch sieht dass sie überall bei den höheren Pflanzen, mit wo möglich noch grösserer Konstanz, zum Vorschein tritt.

Dass die Untersuchungen der Vegetationspunkte bisher noch nichts darüber ausgewiesen haben, ist zwar richtig, aber vielleicht mag der Umstand, dass man keine Veranlassung hatte darauf besonders zu achten, dabei von Einfluss gewesen sein.

Ausserdem aber soll man bedenken:

1<sup>o</sup>. dass man die Vegetationspunkte eigentlich nur in einem einzigen Stadium genau untersuchen kann, weil die Präparation die Weiterentwicklung auf immer stört; für unseren Zweck wäre es dagegen notwendig die auf einanderfolgende Zellteilungen längere Zeit nach einander

zu studieren. So lange es noch nicht gelingt Vegetationspunkte auf dem Objektglas weiter zu kultivieren, wie es mit tierischen Geweben geschieht, so lange wird daher auch obige Frage durch direkte Beobachtung wohl nicht zu lösen sein.

2<sup>o</sup>. Wenn eine Spiralfolge in der Teilungen an zu treffen wäre, so müsste diese vielleicht nicht so sehr im Dermatogen, sondern in der darunter liegenden, die zur äusseren Schicht des Periblems werdenden, Zellschicht zu suchen sein, da von dieser Schicht die Ausbildung der Blätter ausgeht. Es ist deutlich dass dieses die direkte Beobachtung ausserordentlich erschweren muss.

Begreiflich ist es also dass man bis jetzt von einem Regelmasz in der Aufeinanderfolge der Zellteilungen am Vegetationskegel noch nichts bemerkt hat, weil die Umstände dazu viel zu ungünstig sind. Wenn also die morphologische Tatsache der regelmässige Blattstellung noch nicht durch anatomische Befunde gestützt wird, so sagt dieses darum nicht dass jenes Regelmasz im Grunde nicht dennoch auf ein anatomisches Regelmasz, d.h. die Spiralfolge, beruhe.

Ein weiterer Grund dass die Spiralfolge in der Stellung der Nebenorgane sich, im Grossen und Ganzen genommen, von den Kryptogamen in die Phanerogamen ohne Unterbrechung sich fortgesetzt habe, könnte durch die Phylogenie beigebracht werden.

Die Blattstellung nach der Formel  $\frac{1}{2}$ , trifft man, der zweischneidigen Scheitelzelle entsprechend, hauptsächlich bei den älteren Formen, während die dreischneidige, die Blattstellung nach  $\frac{1}{3}$  veranlassend, erst bei den höheren Kryptogamen in der Vordergrund tritt. Was den Phanerogamen anbetrifft bleibt vorerst in den Blüten, die Formel  $\frac{1}{3}$  die übliche, wie bei den meisten Reihen der Monochlamydeae, welche also die niedrigsten Formen jener Gruppe umfassen, sowie auch bei fast allen Monokotylen, welche wahrscheinlich mit den Polycarpicae in

nächster Verbindung stehen und diese, wahrscheinlich durch die Familie der *Magnoliaceae* (mehr speziell durch die Gattungen *Drimys*, *Tetracentron* und *Trochodendron*) mit den Gymnospermen mehr unmittelbar verwandt sind, obwohl hier die Formel  $\frac{1}{3}$  bisweilen bei den Blättern zurückkehrt (*Musa*, *Ravenala*, *Vanda*).

Die älteren Formen der Angiospermen weisen demnach häufig, und in den Blüten konstant, die Blattformel  $\frac{1}{3}$  auf, welche nach den höheren Formen allmählig in den nächst höheren Formel der Fibonacci-Reihe,  $\frac{2}{5}$ , übergeht. Es tritt dieser dann auch erst in der letzten Familie (*Caryophyllaceae*) der letzten Reihe (*Centrospermae*) der Monochlamydeae zu Tage, während er, bei den Dialypetalae, erst von der dritten Reihe (Parietales) an (bei den Polycarpicae tritt er nur unsicher auf und bei den Rhoeadinae herrscht ausschliesslich die Formel  $\frac{1}{2}$ ) erscheint und dann vorwiegend um schliesslich, durch fast völligen Verschwinden der Internodien, in fünf-zählige Wirtel über zu gehen.

Es wäre doch kaum denkbar dass ein solcher ganz allmählicher Übergang der Formeln von  $\frac{1}{2}$  nach  $\frac{1}{3}$  und weiter nach  $\frac{2}{5}$  stattgefunden haben konnte, wenn, in der Mitte der Reihe der Pflanzen mit  $\frac{1}{3}$ -Stellung, eine gänzlich andere Reihenfolge in den Zellteilungen, welche zur Anlage der Seitenorgane führte, stattgefunden haben würde.

Diese Betrachtungen müssen uns also unbedingt zur Schlussfolgerung führen dass, trotz des Fehlens einer Scheitelzelle bei den Phanerogamen, irgend eine ähnliche Spiralfolge in den Zellteilungen fortbestehen blieb, als während eine Scheitelzelle vorhanden wäre.

Es würde dieses zugleich Zeit eine Erklärung liefern der Tatsache dass gerade die Fibonacci-Reihe am allgemeinsten vorkommt, weil diese doch eben von den Formeln  $\frac{1}{2}$  und  $\frac{1}{3}$ , welche die zwei- und dreischneidigen Scheitelzellen charakterisieren, ausgeht.

Obwohl wir also annehmen müssen dass die Blattstellung

stets von innen aus reguliert wird, so sind andere Einflüsse dabei doch nicht immer unwirksam.

So konnte z.B. die Wirtelstellung der Blätter als ein völlig neues und abweichendes Prinzip bei der Blattstellung gelten; demgegenüber steht aber das Schoute<sup>1)</sup> schon für verschiedene Fälle gezeigt hat, dass der Wirtelstellung nichts prinzipielles zu Grunde liegt, dass sie sich hingegen in einfachster Weise aus der Spiralstellung, und zwar durch lokale Nicht-entwicklung der Internodien, ableiten lässt. In der Weise können also nachträgliche Wachstumserscheinungen die Art der Blattstellung eingreifend beeinflussen.

In zweiter Linie scheint auch die Ernährung im Stande zu sein einen Einfluss aus zu üben. Wenn z.B. Church bei *Equisetum Telmateja* die grösste Anzahl Blättspitzen an den Wirteln in der Mitte des Stengels antraf, so möchte dieses damit zusammenhängen dass gerade diese Stelle im Momente des üppigsten Wachstums vom Stengel ausgebildet wird, wo also die Zellteilungshormonen (nach Haberlandt) am kräftigsten wirksam sind, und so an mehreren Stellen wie sonst, die Zellteilung beeinflussen können.

Möglicherweise sind ähnliche Ursachen auch wirksam gewesen wenn Zweigen, von Sträuchern mit normal dekusierten Blättern, dreizählige Blattwirteln tragen, weil diese dann hauptsächlich an den kräftigsten, meist senkrecht emporwachsenden, Zweigen zu finden sind.

Schliesslich muss wohl auch der Schwerkraft einen Einfluss auf den Ort der Ausbildung der Blattanlagen zugeschrieben werden. Wenn nämlich schon Hofmeister<sup>2)</sup> z.B. angibt dass die ersten Blätter an einem Seitenzweige der Vertikalebene gegenüber symmetrisch gestellt sind (*in*

<sup>1)</sup> On whorled Phyllotaxis. Recueil des Travaux botaniques Neerlandaises, 1922, Vol. XIX, S. 184, und 1925, Vol. XXII, S. 128.

<sup>2)</sup> Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868, 23, S. 579. ff.

der Ebene, wenn das erste Internodium nur *ein* Blatt trägt, während, bei opponierten Blättern, sie links und rechts von der Ebene auftreten), dass an opponierten Seitenzweigen die Blattspiralen in entgegengesetzten Richtungen verlaufen (Antidromie) u. s. w., so kann es kaum anders als dass in diesen Fällen, und wohl auch noch in sehr vielen andern, die Schwerkraft die Stellen, wo am Vegetationspunkt die Blattinitien sich ausbilden, mitbestimmen hilft.

*Leiden, October 1927.*