

This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

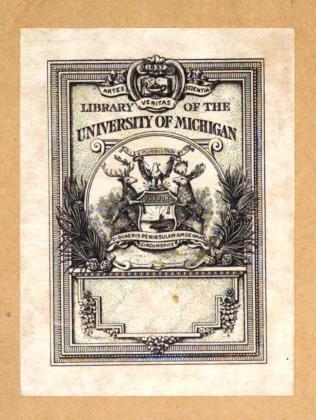
We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + Refrain from automated querying Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

#### **About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/

BUHR B a39015 00008987 3b





SCIENCE LIBRARY

QK 649 .S39

## MECHANISCHE THEORIE

DER

# BLATTSTELLUNGEN

5-6113.0-

VON

DR. S. SCHWENDENER

PROFESSOR DER BOTANIK IN TÜBINGEN.

MIT 17 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1878.



Alle Rechte vorbehalten.

### Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	1
Erster Abschnitt. Die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck	11
Erstes Capitel: Verschiebungen kreisförmiger Organe bei constanter	
Grösse	12
Zweites Capitel: Verschiebungen kreisförmiger Organe bei zunehmen-	
der Querschnittsgrösse	23
1. Wirkungen des longitudinalen Druckes (vorwiegendes Dickenwachsthum)	23
2. Wirkungen des longitudinalen Zuges (vorwiegendes Längenwachsthum)	25
Entfaltung der Laubknospen von Pinus Pinsapo	26
Drittes Capitel: Verschiebungen elliptischer Organe	28
Entwicklung	34
Das Problem des Dachstuhles mit drei Sparren	35
Einfluss des dritten Sparrens nach Beobachtungen an verschiedenen Coniferen-	
zapfen	. 40
Wirkung der radialen Componenten. Construction der Umrisslinie eines Tann-	
zapfens nach den für Gewölbelinien gültigen Regeln	42
Zweiter Abschnitt. Anlegung neuer Organe im Anschluss an vorhandene	45
Erstes Capitel: Vorläufige Orientirung	45
1. Einleitendes. Die genetischen Linien der Autoren	45
<ol> <li>Beobachtungen am Scheitel. Anlegung der Blüthen bei Helianthus, Dipsacus etc.</li> <li>Uebergang aus einem Stellungsverhältniss in ein anderes. Wie vollzieht sich ein</li> </ol>	48
solcher Wechsel?	54
4. Ergebnisse. Die durch Beobachtung gewonnenen Ausgangspunkte der Theorie.	57
Zweites Capitel: Theorie der Stellungsänderungen in Folge der Grössen-	
abnahme der Organe	59
1. Vorrücken der Contactzeilen in der gegebenen Reihe	59
Schematische Darstellung der Stellungsänderungen.	
Beobachtungen an Dipsacus sylvestris, Helianthus annuus und Pi-	
nus Pinea	63

	Seite
2. Uebergang von einem System zu einem andern	64
a) Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellung	64
Quirle alternirend ,	64
Quirle gedreht	68
b) Wechsel zwischen verschiedenen Spiralsystemen	74
3. Stellungsänderungen in Folge sprungweiser Grössenabnahme der Organe	75
Fruchtknoten der Aroideen. Anschluss der Staubgefässe in der Blüthe von Magnolia.	
Drittes Capitel: Besondere Anschluss- und Stellungserscheinungen	79
1. Die sogenannte Verdoppelung (Dédoublement)	79
2. Regellose Stellungen im Wechsel mit regelmässigen	80
3. Besondere Fälle der Decussation	82
4. Anlegung seitlicher Organe unter dem Einfluss der Zelltheilungen in der Stammspitze	87
5. Verschmelzung verschiedenaxiger Systeme zu einem Ganzen	94
Dritter Abschnitt. Verzweigung des Stammes	95
1. Dichotomie und Fasciation	95
2. Axillarverzweigung. Stellung des dritten Blattes am Axillartrieb in Bezug auf	
hinten und vorn, rechts und links; Stellung des unpaaren Blattes im ersten	
dreizähligen Quirl. Mono- und Dicotylen mit adossirtem Vorblatt	98
3. Adventivverzweigung	105
Vierter Abschnitt. Die Blüthe der Angiospermen	107
Erstes Capitel: Die stürenden Einflüsse	107
1. Der Abortus	108
2. Die intercalaren Sprossungen	110
3. Die Schwankungen im relativen Grössenverhältniss der Organe	112
4. Verwachsungen und Verzweigungen	113
5. Zygomorphie	113
Zweites Capitel: Normale Erscheinungen	114
1. Anschluss der Blüthenphyllome	114
2. Stellungen innerhalb der Blüthe	120
Fünfter Abschnitt. Schlussbetrachtungen	127
1. Zusammenfassung.	
2. Uebertragung auf andere Anschlusserscheinungen.	
3. Zur Terminologie.	
4. Einfluss der Schwerkraft.	
5. Phylogenetisches.	
Erklärung der Abhildungen	135

Die folgenden Untersuchungen zielen darauf ab, die Stellungsverhältnisse seitlicher Organe und deren Aenderungen im Verlaufe des Entwicklungsganges theils auf Gestaltungsprocesse einfacherer Art, theils auf Wirkungen des gegenseitigen Druckes zurückzuführen. Inwieweit ich hiebei auf bekannte Arbeiten mich stützen konnte, welche Lücken ich auszufüllen, welche neuen Probleme ich zu lösen hatte, darüber wird am besten ein kurzer Abriss der bisherigen Bestrebungen auf dem Gebiete der Phyllotaxie Aufklärung geben. Man erwarte indessen nicht etwa eine zusammenfassende Wiedergabe der verschiedenen Theorieen, die mir an dieser Stelle überflüssig zu sein scheint; ich beschränke mich auf die Hervorhebung einzelner Grundgedanken und der damit zusammenhängenden Eigenthümlichkeiten der Darstellung.

Die von C. Schimper begründete, später von A. Braun weiter ausgebildete Spiraltheorie steht auf dem Boden idealistischer Naturanschauung, welche die organischen Formen als Nachbilder ewiger Ideen betrachtet und desshalb folgerichtig auf die Herbeiziehung wirkender Ursachen zur Erklärung der pflanzlichen Gestaltungsprocesse verzichtet. Dementsprechend sind denn auch die verschiedenen Stellungsverhältnisse auch diejenigen, welche der nämlichen Divergenzenreihe angehören — neben einander hingestellt als ebenso viele besondere Erscheinungsformen, zwischen denen ein reelles Band, das z. B. die Glieder einer Reihe mit einander verknupfte, von vorneherein nicht zu erwarten ist. Es verhält sich damit, wie mit den unwandelbaren Species der ältern Systematiker, die man ja auch in mannigfache Verwandtschaftsreihen zu ordnen pflegte, ohne dabei an wirkliche Uebergänge zu denken. Ob zwei oder mehr verschiedene Stellungen am nämlichen Spross oder bloss am nämlichen Individuum, ob an verschiedenen Individuen derselben Art oder an Pflanzen ohne nähere Verwandtschaft vertreten sind, erscheint im Lichte der idealistischen Auffassung ohne Belang. Im einen wie im andern Falle sind es ja stets nur die Erscheinungsformen verschiedener Urbilder, die

Schwendener, mech. Theorie d. Blattstellungen.

dem beobachtenden Auge entgegentreten, und es kann niemals von andern Beziehungen zwischen denselben als von rein idealen, durch Vergleichung der Zahlen abzuleitenden die Rede sein. In der That beruht denn auch die von Braun so häufig betonte Verwandtschaft gewisser Blattstellungen einzig und allein auf Zahlenverhältnissen. Weil z. B. eine beliebige Divergenz der Hauptreihe arithmetisch als » Mittelstellung « zwischen den beiden vorausgehenden zu betrachten ist, so erweisen sich die dieser Reihe entsprechenden Stellungsverhältnisse als die möglichst nahe verwandten (Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen p. 257), und die Thatsache, dass an den Zapfen der Coniferen mehrere derselben häufig vorkommen und sich gleichsam gegenseitig vertreten, ist ein Beleg dafür, dass die angedeutete Verwandtschaft im Gestaltungsprocess der Pflanze eine bedeutsame Rolle spielt. »So hebt also die Natur, heisst es l. c. pag. 259, aus dem unendlichen Spielraum aller möglichen Verhältnisse immer zu den verwandtesten fortschreitend, eine einzige Reihe als die herrschende hervor.« Und weiter unten (auf pag. 333 und 334 oben), wo von der »stufenweisen Aufeinanderfolge« verschiedener Stellungen die Rede ist, wird dieselbe ausdrücklich mit »dem an verschiedenen Exemplaren, oder bei demselben Exemplar an verschiedenen Axen oder Axentheilen« vorkommenden Wechsel »der nächstverwandten Verhältnisse, wie sie nach dem Gesetz der Complicirung auseinander hervorgehen« identificirt. Die Stellungsänderungen am nämlichen Spross werden im Grunde gar nicht als solche aufgefasst: nicht die Veränderung ist Gegenstand der Betrachtung, sondern bloss das Nebeneinander verschiedener Stellungsverhältnisse. Letztere stehen eigentlich immer isolirt da; auch wenn sie an der nämlichen Axe auf einander folgen, bleibt zwischen ihnen eine trennende Kluft, die durch die Prosenthese kunstlich überbrückt werden muss. Ueberall sind es diese Stellungsindividualitäten, welche als die eigentlichen Träger der Spiraltheorie erscheinen; selbst die Vorstellung eines schraubenlinig fortschreitenden Wachsthums richtet sich nach diesen unwandelbaren Typen und lässt je nach Bedürfniss eine Umkehr in der Wendung eintreten.

Es erscheint bei dieser Auffassung naturgemäss, dass die wirklichen Uebergänge zwischen benachbarten Stellungsverhältnissen, die sich am nämlichen Spross vollziehen, weder in der theoretischen Betrachtung, noch in der Aufzählung von Beispielen eine besondere Stelle finden. Denn reelle Verknüpfungen dieser Art, welche unter Umständen die Causalitätsfrage gestreift haben würden, passten nicht in den Gedankengang des Autors; ihn beschäftigte bloss der in den Zahlenverhältnissen ausgesprochene ideale Zusammenhang, wie er sich dem geistigen Auge darstellte. Das Schrittmaass, welches die Blattbildung in ihrem spiraligen Wellengange einhält, und die dadurch bedingte Anordnung der Blätter ist ja nur eine der Seiten, welche die aufsteigende Metamorphose uns darbietet, und hatte nicht schon Goethe gezeigt, dass hier ein inneres Princip wirksam ist, welches durch die wechselnden Gestalten hindurch, gleichsam auf einer geistigen Leiter, zum Gipfel des Pflanzenlebens hinaufführt. Darin gerade liegt nach Braun ein sprechender Beweis der tiefern Auffassung Goethe's

<sup>\*</sup> Verjlingung p. 64.

»denn das was den Bildungsprocess der Pflanze von einer Stufe zur andern leitet, was jede folgende Stufe, obgleich getrennt von der vorausgehenden, doch als Umwandlungsstufe derselben erscheinen lässt, kann eben wirklich nur ein Inneres und Geistiges sein.«

In dieser geistigen Welt ist natürlich für die Aufstellung von Reihen, in denen die ideellen Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Stellungsverhältnisse ihren Ausdruck finden, der freieste Spielraum geboten; es handelt sich hierbei um eine rein mathematische Operation, um eine Addition und Subtraction von Ziffern, bei welcher die reelle Welt der pflanzlichen Gestaltungsmodificationen gar nicht in Betracht kommt. Diese letztere liefert bloss die Beispiele für die einzelnen Stellungsverhältnisse, aber nicht für die aufgestellten Reihen, d. h. nicht für das Band, das die getrennten Glieder mit einander verknüpft. Demgemäss sind die aus den Kettenbrüchen

abgeleiteten Divergenzen auch weiter Nichts als Näherungswerthe, welche als solche in bestimmten mathematischen Beziehungen zu einander stehen; man darf nicht erwarten, dass sie für die wirklichen Uebergänge aus einer Stellung in die andere irgendwelche besondere Bedeutung haben. Das ist in der Braun'schen Abhandlung auch nirgends ausgesprochen und ist thatsächlich nicht der Fall; etwaige Deutungen in dieser Richtung beruhen auf Missverständniss.

Betrachten wir z. B. die Reihen, durch welche das Stellungsverhältniss  $\frac{2}{5}$  mit andern in Verbindung steht, nämlich

1) 
$$\frac{2}{3}$$
,  $\frac{3}{8}$ ,  $\frac{15}{13}$ ,  $\frac{8}{21}$ ,  $\frac{13}{34}$  . . . . Grenzwerth = 137° 30′ 28″ 2)  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{7}{7}$ ,  $\frac{5}{12}$ ,  $\frac{8}{19}$ ,  $\frac{13}{11}$  . . . . Grenzwerth = 151° 8′ 8″ 3)  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{7}{7}$ ,  $\frac{4}{9}$ ,  $\frac{5}{11}$ ,  $\frac{6}{13}$  . . . . Grenzwerth = 180° 4)  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{7}{7}$ ,  $\frac{9}{3}$ ,  $\frac{11}{11}$ ,  $\frac{2}{13}$  . . . . Grenzwerth = 0°

so sind es sämmtlich Annäherungsreihen, welche nach den beigesetzten Grenzwerthen convergiren. Sie unterscheiden sich indess dadurch von einander, dass die einzelnen Glieder in 1) und 2) abwechselnd grösser und kleiner sind, während sie in 3) und 4) stetig zu- oder abnehmen. Denken wir uns nun eine wirkliche Ueberführung der  $\frac{2}{3}$  Stellung in die  $\frac{1}{3}$  Stellung, z. B. durch langsames Drehen der Axe, so erhalten wir natürlich alle nur denkbaren Uebergangswerthe zwischen  $\frac{2}{3}$  und  $\frac{1}{3}$ , und es ist selbstverständlich, dass in dieser unendlichen Reihe einzelne Glieder mit den oben bezeichneten  $(\frac{3}{4}, \frac{4}{3}, \frac{5}{11}, \ldots)$  übereinstimmen; man sieht aber sofort ein, dass diesen letztern eine andere Bedeutung, als den übrigen Zwischenwerthen, nicht zukommt. Dasselbe gilt von der Reihe  $\frac{2}{3}$ ,  $\frac{2}{3}$ , etc.

Betreffend die beiden andern Reihen, deren Glieder den successiven Näherungs-

Digitized by Google

1 \*

werthen eines Kettenbruches entsprechen, so ist zunächst klar, dass eine durch Drehen bewirkte Divergenzänderung nur über die Hälfte der Glieder, also in der Hauptkette z. B. nur über die grössern Werthe  $_{1}^{5}$ ,  $_{3}^{1}$ ,  $_{3}^{1}$ , etc. von der Ausgangsdivergenz  $_{3}^{2}$  zum Grenzwerth führen kann; die kleineren Näherungsbrüche  $_{3}^{1}$ ,  $_{3}^{2}$ , etc. bleiben nothwendig auf der Seite liegen und sind daher für die gedachten Uebergänge bedeutungslos. Aber auch Stellungsänderungen anderer Art, bei denen wirklich ein Schwanken zwischen abwechselnd grössern und kleinern Werthen stattfindet (wie ich im Folgenden zeigen werde), stimmen in ihren Maximal- und Minimaldivergenzen im Allgemeinen nicht mit den successiven Gliedern der genannten Reihen überein; sie verlaufen stets innerhalb der dadurch bezeichneten Grenzen, ohne diese letztern zu erreichen. Als objectiv gegeben sind also wirklich nur die einzelnen Stellungsverhältnisse zu betrachten, welche als Glieder in den betreffenden Reihen figuriren, dazu die Thatsache, dass an gleichartigen Organsystemen, wie z. B. an den Zapfen der Rothtanne, unter den vorkommenden Divergenzen zwei bis drei benachbarte Glieder der nämlichen Reihe (z. B.  $_{3}^{3}$ ,  $_{1}^{3}$ ,  $_{3}^{3}$ , vertreten sein können; alle weitern Verknüpfungen existiren nur in der Idee.

Dieser naturphilosophischen Betrachtungsweise, welche in der belebten Welt überall nach einer »innern geistigen Grundlage« sucht, ist Braun auch in seinen zahlreichen spätern Veröffentlichungen treu geblieben. Dies gilt speziell auch von den kleinern und grössern Mittheilungen über Stellungsverhältnisse. Alles was darin Neues enthalten ist, was berichtigend und ergänzend zum Ausbau der Lehre beitragen soll, bezieht sich bloss auf das thatsächliche Verhalten bestimmter Objecte oder auf die theoretische Deutung einzelner Vorkommnisse: die Grundanschauungen, von denen die Spiraltheorie getragen wird, bleiben unverändert.

Wenige Jahre nach der Braun'schen Abhandlung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen erschien der bekannte »essai sur la disposition des feuilles curviseriées « von L. und A. Bravais, auf welche später eine besondere Bearbeitung der »feuilles rectiseriées « folgte. Für unsere Zwecke genügt es, den wichtigeren ersten Theil ins Auge zu fassen. Derselbe kann in der Hauptsache als eine mathematische Arbeit bezeichnet werden; die botanischen Kenntnisse, welche für die angestellten Vergleichungen der geometrischen Linien und ihrer Beziehungen mit den an der Pflanze gegebenen nöthig waren, sind nicht hoch anzuschlagen. Dafür aber sind die mathematischen Entwicklungen ungemein klar und präcis, und die Resultate, zu denen sie führen, gehen in einzelnen nicht unwichtigen Punkten über Dasjenige, was in der Braun'schen Arbeit in Bezug auf die geometrischen Gesetze der Spiralstellung geboten ist, hinaus. Auch in der Anwendung dieser Resultate auf die Pflanze verfahren die Brüder Bravais mit äusserster Vorsicht. Statt der Divergenzen, die ja immer nur annähernd bestimmbar sind, erscheinen in ihrer Darlegung die absolut sichern Coordinationszahlen der Schrägzeilen als Ausgangspunkte der Betrachtung. Diese durch directes Abzählen gewonnenen Coordinationszahlen sind es, welche in ihrer natürlichen Aufeinanderfolge die bekannten recurrenten Reihen (1, 2, 3, 5, 8 . . . , 1, 3, 4, 7 . . . etc.) bilden, an welche die nun folgenden Entwicklungen sich anlehnen. Die steilern Schrägzeilen, so argumentiren die französischen Autoren, scheinen in manchen Fällen mit der

Verticalen zusammenzufallen und folglich in Orthostichen überzugehen. Bald sind es die Fünferzeilen, welche diesen scheinbar longitudinalen Verlauf zeigen, bald die Achter oder die Dreizehner u. s. w., und je nachdem man das eine oder das andere annimmt; ergibt sich als Divergenz 🖁 , 🖁 , 📆 etc. Man erhält auf diesem Wege die successiven Näherungswerthe eines Kettenbruches und damit die Glieder der Braun'schen Reihen. Aber während Schimper und Braun die genannten Divergenzen als durch Beobachtung gegeben betrachten, zweifeln L. und A. Bravais an der Richtigkeit solcher Divergenzbestimmungen. Sie machen mit Recht darauf aufmerksam, dass die möglichen Beobachtungsfehler an Stengeln mit langen Internodien einen sehr erheblichen Grad erreichen, und da die niederen Brüche, wie 3, 3 etc., thatsächlich nur an solchen Stengeln beobachtet wurden, so sind sie nicht geneigt, diese Daten als zuverlässig zu betrachten. Viel eher dürften doch wohl, so argumentiren sie weiter, die Bestimmungen an Stammorganen mit gedrängten Blättern, wo die Beobachtungsfehler geringfügig sind, als maassgebend zu betrachten sein. Diese ergeben jedoch ausnahmslos viel höhere Divergenzen, welche nur wenig vom Grenzwerth differiren. Ist es da nicht wahrscheinlich, dass eben dieser Grenzwerth die unveränderliche Divergenz darstellt, welche die Natur einzuhalten bestrebt ist? Und wird diese Wahrscheinlichkeit nicht wesentlich erhöht durch die Thatsache, dass auch die seltener vorkommenden recurrenten Reihen bezüglich der factischen Divergenzen ausnahmslos die nämlichen Beziehungen ergeben? Diese Fragen glauben die Brüder Bravais unbedingt bejahen zu sollen. Nicht als ob sie die Unveränderlichkeit der Divergenz als streng bewiesen erachteten, sie halten sie bloss für wahrscheinlicher, und fügen dann die Bemerkung bei (l. c. p. 73): »ne seraitelle même qu'une idée théorique à vérifier, ce serait encore un guide utile dans l'étude de la symétrie des feuilles, de la Phyllotaxis, comme l'appelle M. Schimper. «

Aber auch abgesehen von diesen Erwägungen sachlicher Natur muss sich wohl jedem Mathematiker von vorne herein die Vermuthung aufdrängen, dass in einer beliebigen Reihe von Näherungsbrüchen, welche nach einem Grenzwerth convergiren, nur dieser letztere das fragliche Verhältniss strenge richtig bezeichne. Drücken wir z. B. die Grösse  $\pi=3,1415926\ldots$  durch einen gemeinen Kettenbruch aus, so erhalten wir die successiven Näherungsbrüche

$$\frac{3}{1}$$
,  $\frac{22}{7}$ ,  $\frac{333}{106}$ ,  $\frac{355}{113}$ ,  $\frac{103993}{33102}$ ,  $\frac{104348}{33215}$ ,

welche ebenfalls abwechselnd grösser und kleiner sind und dabei, der allgemeinen Regel folgend, um so weniger differiren, je höher die Ziffern: aber Jedermann weiss, dass eben doch nur der irrationale Grenzwerth das Verhältniss des Umfangs zum Durchmesser genau angibt. Die Annahme, dass ähnliche Erwägungen, obsehon sie nicht ausdrücklich geltend gemacht sind, für die Auffassung der französischen Autoren ins Gewicht fielen, erscheint mir deshalb im Hinblick auf den vorwiegend mathematischen Charakter ihrer Arbeit fast unabweislich.

Die Wahrscheinlichkeit einer irrationalen Divergenz wird übrigens nur da betont, wo die Beobachtungen eher dafür als dagegen sprechen. Sobald rationale Diver-



genzen, welche den Näherungsbrüchen §, § etc. entsprechen, unzweiselhaft vorliegen, wie z. B. bei gerippten Cacteen, wird dies ohne Umschweise anerkannt, daher die Eintheilung in »feuilles curviseriées et rectiseriées «. Ueberhaupt macht sich in der ganzen Abhandlung nirgends die Tendenz fühlbar, den Thatsachen irgend einer Einheitsidee zu lieb Gewalt anzuthun. Die Autoren versahren durchgehends nach der Methode der exacten Wissenschaften; sie legen sich die Dinge mathematisch zurecht, gehen dann zu Beobachtungen über, wobei sie die möglichen Fehler stets im Auge behalten, setzen hierauf die gefundenen Werthe in die allgemeinen Gleichungen ein und gelangen auf diesem Wege zu möglichst genauen arithmetischen Daten, an welche die weiteren Betrachtungen sich anschliessen. Das Beobachtungsmaterial ist zwar nicht gerade umfangreich, dafür aber um so zuverlässiger und, was die Hauptsache ist, für die an die Natur gestellten Fragen entscheidend. Die Zahlenverhältnisse, welche in den Bravais'schen Reihen figuriren, kommen thatsächlich in der Natur vor, und wenn die Blätter gedrängt stehen, ist auch eine sehr weit gehende Annäherung an den entsprechenden Grenzwinkel leicht zu constatiren.

Wo die Gebrüder Bravais den Ausdruck Abortus (avortement) gebrauchen, um das Aufhören einzelner Schrägzeilen im obern oder innern Theil der Blüthenstände zu erklären, da geschieht es, ohne aus dem Vorstellungskreise der damaligen botanischen Autoren herauszutreten. Ihre Arbeit lässt die Frage, ob in einem gegebenen Falle die Annahme eines Abortus entwicklungsgeschichtlich motivirt sei oder nicht, vollständig unberührt; sie behandelt bloss die Alternative, ob ein bestimmtes Zahlenverhältniss der Schrägzeilen, vom Standpunkt der herkömmlichen Theorie aus betrachtet, durch Schwinden einzelner Zeilen aus einem andern hervorgegangen, oder aber als ein selbständiges, typisches zu deuten sei. Ich werde auf die einschlägigen Erörterungen weiterhin, in der Darstellung meiner eigenen Untersuchungen, etwas näher eintreten; hier bemerke ich bloss, dass die französischen Autoren das typische Vorhandensein der selteneren Reihen, wie z. B. 1, 3, 4, 7 . . . , 2, 5, 7, 12 . . . etc., klar und überzeugend beweisen.

Dass die Blattstellungsfrage von L. und A. Bravais fast gleichzeitig\*) in Angriff genommen wurde, wie in Deutschland von Schimper und Braun, muss als ein merkwürdiges Zusammentreffen bezeichnet werden. Dies um so mehr, als nennenswerthe Vorarbeiten, welche zur Bearbeitung dieses Gegenstandes hätten anregen können, nicht vorhanden waren. Aber noch merkwürdiger ist, dass während der drei Decennien, welche zwischen der Bravais'schen Arbeit und der Hofmeister'schen allgemeinen Morphologie der Gewächse liegen, in einer Zeit reger Thätigkeit auf allen Gebieten der Botanik, kein einziger Forscher sich ernstlich mit der Blattstellungsfrage beschäftigt hat. Der Versuch Naumann's über den Quincunx, so elegant er durchgeführt ist, kann hier nicht eigentlich in Betracht kommen, weil er bloss die mathematisch-formale Seite

<sup>\*)</sup> Die Brüder Bravais sagen ausdrücklich: Nous venions de mettre la dernière main à un mémoire sur la symétrie des noeuds-vitaux dans les plantes, lorsque nous eûmes connaissance des travaux analogues de MM. Schimper et Braun... (p. 42).

der Frage betrifft und auch nach dieser Richtung keine wesentlich neuen Beziehungen aufdeckt. Ebenso bewegt sich auch die kleine Studie von M. C. De Candolle, betitelt »Théorie de l'angle unique en Phyllotaxie (Bibliothèque universelle, t. XXIII [1865]) auf rein mathematischem Gebiet: sie setzt gleiche und irrationale Divergenzen voraus und entwickelt hieraus die bekannten Stellungsgesetze. So führt uns denn der historische Faden von den Gebrüdern Bravais direct zu Hofmeister, der es zum ersten Mal unternommen, die Thatsachen der neuern Entwicklungsgeschichte auch in der Lehre von den Stellungsverhältnissen zur Geltung zu bringen. Versuchen wir es, seine Darlegung mit einigen Worten zu beleuchten.

Es ist zunächst Hofmeister's Verdienst, das Irrthümliche in den Grundanschauungen der Spiraltheorie klar durchschaut und überzeugend nachgewiesen zu Dieser kritisch zersetzende Theil seiner Arbeit erscheint indess nur als Beigabe eines grössern aufbauenden, in welchem der Versuch gemacht wird, die Stellungsverhältnisse auf mechanische Factoren zurückzuführen und damit die Annahme eines idealen Typus durch das Causalitätsprincip zu eliminiren. Welcher Art der Causalzusammenhang war, den sich Hofmeister gedacht, braucht hier nicht erörtert zu werden, da der Kern seiner Lehre in botanischen Kreisen allbekannt ist. Jedermann weiss, welche Bedeutung dem ungleichen Wachsthum der Blattränder und der davon abhängigen grössten Lücke, dann der raschen Entwicklungsfolge und dem Druck des Stützblattes auf die Axillarknospe zugeschrieben wird, welchen Einfluss ferner die Schwerkraft und die einseitige Beleuchtung ausüben sollen u. s. w. Das Bedürfniss einer nähern Betrachtung dieser Lehre scheint mir deshalb bloss in Bezug auf Scheidung des Stichhaltigen vom Unstichhaltigen vorhanden zu sein, und da Alles, was sich mir als stichhaltig erwies, in den folgenden Blättern sich wiederfindet, so mag es genügen, hier auf einige Schwächen in der Hofmeister'schen Beweisführung hinzuweisen.

In zweiter Linie muss die Annahme, als ob das vorwiegende Breitenwachsthum

<sup>\*</sup> Allg. Morphol. p. 495-497 und anderwärts,

des Blattgrundes im ersten Stadium der Jugend für die resultirende Stellung entscheidend sei, von vorne herein Zweifel erregen. Man braucht nur eine Anzahl Compositenköpfehen, theils mit isodiametrischen oder kreisrunden, theils mit quer- oder längsgestreckten Blüthenanlagen entwicklungsgeschichtlich untersucht zu haben, um klar einzusehen, dass weder die Querschnittsform, noch die Wachsthumsverhältnisse eine gegebene Stellung erklären. Auch ist einleuchtend, dass die geometrische Construction (vgl. Fig. 122 der allg. Morphol.) ganz dasselbe Ergebniss liefert, wenn man den einzelnen Blattanlagen gleich anfangs die Grösse zuschreibt, welche sie nach Hofmeister in Folge der angedeuteten Wachsthumsintensität allmälig erreichen. Und will man zu Gunsten dieser letztern Auffassung an die Beobachtung appelliren, so ist hiergegen zu bemerken, dass das angeblich rasche Breitenwachsthum — um wenig zu sagen — jedenfalls keine allgemeine und darum keine massgebende Erscheinung ist.

Noch weniger motivirt ist drittens die Angabe, dass Divergenzen, welche kleiner sind als  $\frac{1}{3}$ , durch beschleunigte Entwicklung neuer Blattanlagen herbeigeführt werden (p. 497), d. h. durch Verkürzung der Frist, nach deren Ablauf ein neues Blatt auf der Aussenfläche des Scheitels sichtbar wird. Dieser Factor ist im Gegentheil vollständig irrelevant, wie sich schon aus der Thatsache ergibt, dass jugendliche Dipsacusköpfe stets dieselben Abstufungen zwischen jüngern und ältern Anlagen zeigen, obschon deren Stellungsverhältnisse den verschiedensten Spiral- und Quirlsystemen sowohl mit grossen als mit kleinen Divergenzen angehören können.

Im Verlaufe der Hofmeister'schen Darlegung kommen überhaupt hin und wieder Entwicklungen vor, welche ungeachtet der constructiv-geometrischen Form, in die der Autor sie einkleidet, Nichts von dem Zwingenden einer mathematischen Beweisführung enthalten und darum nicht selten unbefriedigend oder geradezu unrichtig sind.

Dahin gehört z. B. die Ableitung der Spiralstellung nach  $\frac{2}{2n\pm 1}$  aus der unregelmässigen Stellung nzähliger Quirle (l. c. pag. 498) nebst der in der Anmerkung erwähnten Versinnlichung dieser Stellungsänderung; der Leser bleibt über die Bedingungen des Vorganges vollständig im Unklaren. Dahin gehört ferner die Darlegung der Divergenzänderungen für den Fall, "dass der Stengel in der Region der Insertion der beiden jüngsten Blätter rascher an Umfang zunimmt, als die Einfügungsstellen dieser Blätter an Breite wachsen« (p. 495); diese Darlegung trifft in den Einzelheiten nur unter bestimmten, vom Verfasser nicht formulirten Voraussetzungen zu, muss dagegen im Allgemeinen als fehlerhaft bezeichnet werden. Richtig ist nur, dass das Grössenverhältniss zwischen Stamm und Blatt massbestimmend auf die Divergenzen influirt, und das ist es offenbar, was Hofmeister vorschwebte. Nicht der langsamere oder raschere Verlauf des Wachsthums, sondern der jeweilen gegebene Zustand, d. h. der relative Durchmesser der Organe bedingt die Grösse des Divergenzwinkels innerhalb der vorgezeichneten Grenzwerthe.

Aber trotz diesen Mängeln der Beweisführung leuchtet der mechanische Factor aus der Fülle der angeführten Thatsachen doch überall so deutlich hervor, dass der unbefangene Leser die Ueberzeugung gewinnt, es müsse der HOFMEISTER'schen Darlegung



jedenfalls ein wirkliches Causalitätsverhältniss zu Grunde liegen, wenn auch mitunter vielleicht ein anderes als der Autor angegeben.

Was seit dem Erscheinen der HOFMEISTER'schen Morphologie über Blattstellungen veröffentlicht wurde, hat meines Erachtens das Verständniss der vorkommenden Stellungsverhältnisse nicht wesentlich gefördert. Die Abhandlung von Chauncey Wright enthält wohl manche zutreffende Bemerkungen, aber keine wesentlich neuen Beobachtungen oder Gedanken, welche unsere Erkenntniss zu vervollständigen im Stande wären. Etwas mehr bieten die Untersuchungen von N. J. C. Müller ;, indem hier eine Reihe von Thatsachen und Beziehungen hervorgehoben sind, welche jedenfalls Beachtung verdienen; allein der eigentliche Kern der Frage, das Warum der Erscheinungen, bleibt auch hier unaufgeklärt. MÜLLER verschliesst sich von vorn herein den Weg hiezu durch die Annahme, adass die Stellung der seitlichen Organe bei einer gegebenen Pflanze so constanten Winkelverhältnissen folgt. dass wir sagen müssen: sie ist eine der Race inhärente letzte Eigenschaft« (l. c. pag. 144). Auch beruht es, wie mir scheint, auf einem Missverständniss. wenn Müller im Anschluss an meine vorläufigen Mittheilungen über die Verschiebungen seitlicher Organe durch den gegenseitigen Druck sich bestrebt, das daselbst aufgestellte Gesetz durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen zu bestätigen. Denn wozu diese Belege? Die Thatsachen sind ja nicht neu: man wusste längst, dass die Zahl der augenfälligen Parastichen mit dem relativen Durchmesser des Stammes innerhalb der bekannten recurrenten Reihen 3, 5, 8, 13 . . . etc.) steigt und fällt, und mehr sagt uns die Entfaltungsgeschichte der Coniferenknospen auch nicht. Warum aber bei diesem Steigen und Fallen gerade die Glieder einer solchen Reihe herauskommen, und nicht etwa beliebige andere Ziffern, das war bis dahin unbekannt geblieben und durch blosse Beobachtungen auch nicht zu ermitteln. Die bestehende Lücke konnte nur durch theoretische, an die bezeichneten Thatsachen anknüpfende Erörterungen ausgefüllt werden, und für diese haben nachträgliche Beobachtungen offenbar bloss die Bedeutung von Beispielen, welche die ansehnliche Zahl der schon bekannten um einige neue vergrössern. Soweit indess solche Beispiele zugleich über die Grenze der vorkommenden Verschiebungen Auskunft geben, wie z. B. die vom genannten Autor wiedergegebenen Russbilder von Chrysanthemum Leucanthemum (l. c. pag. 479 ff. und Taf. XXIX, Fig. 7-13), enthalten sie allerdings die Antwort auf Fragen, welche nur durch Beobachtung entschieden werden können. In dieser Richtung bieten die Mittheilungen MULLER's manches Schätzenswerthe.

Die Wiesner'schen Untersuchungen über den Bogenwerth und die Lage der Blattbasen (Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss. 1860 und 1862) glaube ich hier übergehen zu dürfen, da sie sich auf Fragen beziehen, die ich im Folgenden unberührt lasse. Und was die näher liegende Mittheilung des nämlichen Autors über irrationale Divergenzen (in Flora 1875) betrifft, so schliesst sich dieselbe der oben er-

<sup>\*)</sup> Memoirs of the American Academy vol. IX, p. 379, communicated 1871.

<sup>\*\*)</sup> Botanische Untersuchungen, VI. Heidelberg 1877.

wähnten De Candolle'schen Broschüre an, indem sie, wie diese, gleiche und irrationale Divergenzen voraussetzt und die verschiedenen Stellungsverhältnisse hievon ableitet.

Meine eigenen Untersuchungen erstreckten sich zunächst nur auf die Verschiebungen der seitlichen Organe durch den gegenseitigen Druck, sowie auf die analogen Stellungsänderungen, welche die allmälige Grössenabnahme bedingt. Die hiebei gewonnenen Resultate führten mich indess bald tiefer in das Studium der Causalitätsbeziehungen hinein und gaben mir Veranlassung, auch diejenigen Seiten der Blattstellungsfrage, welche einer exact-wissenschaftlichen Behandlung am wenigsten fähig sind, der mechanischen Betrachtungsweise zu unterziehen. Ich verhehle mir keineswegs, dass hier gar Manches noch lückenhaft und unbefriedigend geblieben ist, hoffe aber doch, auch in diesem schwierigen Gebiete die Wahrscheinlichkeit des Causalzusammenhanges für unbefangene Leser überzeugend dargethan und die Natur desselben wenigstens theilweise erkannt zu haben.

### Erster Abschnitt.

## Die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck.

Um die Stellungsverhältnisse seitlicher Organe nicht bloss geometrisch zu constatiren, sondern auch vom mechanischen Gesichtspunkte aus zu beleuchten, müssen zwei Dinge streng auseinander gehalten werden, nämlich 1) die Anlegung neuer Organe im Anschluss an die bereits vorhandenen, und 2) die nachträgliche Verschiebung derselben durch ihren gegenseitigen Druck. Für die Darstellung meiner Untersuchungen schien es mir zweckmässig, diesen letztgenannten Vorgang voranzustellen, aus dem einfachen Grunde, weil derselbe einer streng mathematischen Behandlung fähig ist und deshalb für manche weitern Fragen eine sichere Basis gewährt.

Dass im Verlaufe der Entwicklung eines Stammorgans und seiner seitlichen Sprossungen Verschiebungen stattfinden müssen, leuchtet im Allgemeinen Jedermann ein. Denn da Längen- und Dickenwachsthum zwei von einander unabhängige Processe sind, von denen bald der eine und bald der andere vorwiegt, so lässt sich voraussehen, dass dem Ausdehnungsbestreben seitlicher Organe in der Längs- und Querrichtung des Mutterorgans fast immer ungleiche Widerstände entgegenstehen: grössere in der Richtung des geringeren, kleinere in derjenigen des intensiveren Wachsthums. Nehmen wir z. B. an, das Mutterorgan wachse bloss in die Dicke, indess die seitlichen Sprossungen unter Beibehaltung ihrer Querschnittsform sich allseitig vergrössern, so erreichen offenbar die Widerstände ihr Maximum in der Längsrichtung und ihr Minimum in der Querrichtung, und die Verschiebungen, welche unter solchen Umständen eintreten, sind nothwendig dieselben, wie sie ein der Axe parallel gerichteter Druck bewirken würde. So verhält es sich überhaupt in allen Fällen, in welchen das vorwiegende Dickenwachsthum des Stammes dem Ausdehnungsbestreben der seitlichen Organe in transversaler Richtung einen grössern Spielraum gewährt als in longitudinaler. Wo umgekehrt das Längenwachsthum vorwiegt, da verwandelt sich der longitudinale Druck in einen gleich gerichteten Zug; das Problem bleibt in der Hauptsache unverändert, die wirksamen Componenten erhalten bloss das entgegengesetzte Vorzeichen.

Für die theoretische Betrachtung dieser Verschiebungen ist es rathsam, dieselben vorerst unter Voraussetzungen zu verfolgen, welche die Aufgabe thunlichst vereinfachen.

Wir wollen zu diesem Behufe von der Annahme ausgehen, Form und Grösse der seitlichen Organe bleiben während der Verschiebung constant und die Form, im Querschnitt betrachtet, sei überdies die denkbar günstigste, nämlich ein Kreis. Durch diese Annahme wird es möglich, die verschiedenen Verschiebungsvorgänge mittelst Walzen oder Pappschachteln etc. zu veranschaulichen und so die Ergebnisse der Rechnung und der Construction experimentell zu prüfen. Sind auf diesem Wege die Principien festgestellt, nach denen die Verschiebung seitlicher Sprossungen sich vollzieht, so ist es ein Leichtes, nachträglich die Einflüsse zu bestimmen, welche auf Rechnung ihrer Grössenzunahme und der abweichenden Querschnittsform zu stellen sind.

### Brstes Capitel.

### Verschiebungen kreisförmiger Organe bei constanter Grösse.

Die regelmässige Stellung der seitlichen Organe bringt es mit sich, dass jedes einzelne derselben zu den vorhergehenden die nämlichen Beziehungen zeigt, wie irgend ein anderes. Es genügt folglich, den longitudinalen Druck, von dem so eben die Rede war, auf ein einziges Organ wirken zu lassen, um die damit zusammenhängenden Verschiebungen zu ermitteln; denn wie dieses eine sich verhält, so verhalten sich alle. Unsere Aufgabe lässt sich demnach folgendermassen formuliren:

Auf ein seitliches Organ, das man sich als das oberste eines zusammengehörigen Complexes denken mag, wirke ein longitudinaler, d. h. der Axe des Mutterorgans paralleler Druck P; wie pflanzt sich derselbe nach unten fort und welches sind die resultirenden Wirkungen?

Was zunächst die Fortpflanzungsweise betrifft, so findet immer eine Zerlegung der Kraft P in der Richtung derjenigen Parastichen statt, in welchen die seitlichen Organe sich berühren. In jeder andern Richtung ist eine Uebertragung ausgeschlossen. Wenn wir daher unsern Betrachtungen eine beliebige Spiralstellung aus der Hauptreihe (1, 3, 3, 5 etc.) zu Grunde legen, z. B. die auf Taf. I Fig. 1 dargestellte 11 Stellung, so erhalten wir bloss zwei Componenten, von denen die eine in der Richtung der Dreierzeile, also beispielsweise von 27 aus in der Reihe 24, 21, 18 etc., die andere in der Richtung der Fünferzeile (27, 22, 17 etc.) wirksam ist. Ihre Grössen sind durch das Parallelogramm der Kräfte (Fig. 2) gegeben. Die genannten zwei Zeilen, bis zur Horizontalen verlängert, bilden also gleichsam einen Dachstuhl mit ungleichen Sparrenlängen (Fig. 2 und 3), wobei der kürzere Sparren (dessen Länge gleich 🤻 des anderen) stets der steilere ist. Der Druck P, welcher auf die Spitze des Dachstuhles wirkt, pflanzt sich in den vorgezeichneten Richtungen bis zum Auflager fort, wo die entsprechenden Componenten (a d und b f in Fig. 2) sich weiter in Horizontalschub und Auflagerdruck zerlegen. In Fig. 2 ist der Horizontalschub mit am und bn, der Auflagerdruck mit a g und b v bezeichnet.

Mit dem Auflagerdruck brauchen wir uns hier nicht zu befassen, weil er auf die als Widerlager dienenden Organe, sofern sie verschiebbar sind, in gleicher Weise wirkt wie der Druck, von dem wir ausgehen. Bezüglich des Horizontalschubes



dagegen darf nicht übersehen werden, dass er nothwendig auf beiden Seiten dieselbe Grösse erreicht: ma = bn. Das eine Widerlager rückt demgemäss in Folge des Horizontalschubes um eben so viel nach rechts, wie das andere nach links. Die Spitze des Dachstuhls erfährt hierbei eine entsprechende Senkung, jedoch wegen der Ungleichheit der Sparrenlängen niemals in lothrechter, sondern stets in schiefer und schwach gebogener Linie; sie wird also seitlich verschoben und zwar immer in der Richtung nach dem längern Sparren.

Es ist leicht, diese Verschiebungen mit Zirkel und Lineal zu construiren. Man hat nur nöthig, die Zirkelspitze auf der rechten und linken Seite in Fusspunkten einzusetzen, welche um die nämliche Grösse nach auswärts von den ursprünglichen abstehen, und hierauf beiderseits mit einer Zirkelöffnung, welche der respectiven Sparrenlänge entspricht, einen Bogen zu ziehen: der Kreuzungspunkt der beiden Bogen entspricht dem Scheitel des Dachstuhles für den gewählten Abstand der Fusspunkte. Wiederholt man die Construction für einige weitere Paare von Fusspunkten und verbindet sodann die successiven Lagen der Dachstuhlspitze durch eine Linie, so erhält man ein übersichtliches Bild der in Rede stehenden Verschiebungsvorgänge. Am besten lassen sich jedoch diese Verschiebungen durch ein in den Winkeln mit Charnieren versehenes Parallelogramm (Fig. 3) veranschaulichen, dessen kürzere Seiten sich zu den längeren ebenfalls wie 3 zu 5 verhalten. Denkt man sich ein solches Parallelogramm in der Mitte C, d. h. im Kreuzungspunkt der Diagonalen befestigt und während der Verschiebung so geleitet, dass die eine Diagonale stets in der Horizontalen bleibt, so ist leicht einzusehen, dass der Bedingung gleichen Horizontalschubes, die wir bezüglich der Ecken zu berücksichtigen haben, Genüge geleistet ist. Drückt man z. B. auf den Scheitel des gegebenen Dachstuhls, so rücken die beiden Fusspunkte (12, 12 in Fig. 3) auseinander; ihre Abstände vom Centrum sind aber immer gleich der halben Diagonale und erhalten daher beiderseits den nämlichen Zuwachs. Ein solcher Apparat stellt demnach die thatsächlichen Verschiebungen der Organe richtig dar.

Benutzen wir jetzt ein ähnlich construirtes Parallelogramm als Rahmen für eine grössere Anzahl von cylindrischen Walzen (oder Pappschachteln, Spielmarken etc.), die nach dem Schema Fig. 1 numerirt sind, so eignet sich ein solcher Apparat überdies zur Veranschaulichung der Veränderungen, welche die Divergenzen durch die fraglichen , Verschiebungen erfahren. Zu diesem speziellen Zweck empfiehlt sich folgende Einrichtung. Die beiden gleich bezifferten Walzen 12, 12, welche auf den Randlinien der flach gelegten Cylinderfläche liegen und selbstverständlich dem nämlichen Organ entsprechen, werden mit Axen versehen, welche sich in horizontalen Spalten des als Unterlage dienenden Brettehens oder Kartons bewegen. Ebenso erhält die mit Null bezeichnete Walze eine Axe, welche in einem zur Horizontalen rechtwinkligen Spalt verschiebbar Die Wahl des Nullpunktes ist durch praktische Rücksichten vorgezeichnet. ist nämlich unthunlich, die Zahl der Walzen über eine gewisse Grenze hinaus zu steigern, und eben deshalb rathsam, die im Rahmen enthaltenen für die Bezifferung möglichst auszunutzen. Man erreicht dies, indem man eine excentrische Walze als Nullpunkt wählt. Der Dachstuhl, der unter solchen Umständen die in Fig. 2 angedeuteten Beziehungen darbietet, lässt sich alsdann leicht ermitteln. Soll z. B. der Scheitel desselben mit Organ 27 (Fig. 1) zusammenfallen, so müssen die beiden Sparren rechts und links über 12 hinaus verlängert werden, bis sie die durch o gehende Horizontale In diesem Falle geht dann allerdings das entsprechende Verschiebungs-



parallelogramm beiderseits über den Rahmen unseres Apparates hinaus: man begreift jedoch, dass die Stellungsänderungen der in diesem Rahmen enthaltenen Organe mit Bezug auf den gewählten Nullpunkt dadurch nicht beeinflusst werden, da sie sowohl von der Grösse des Rahmens als auch vom Längenverhältniss seiner Seiten unabhängig sind. Eine Vermehrung der Walzen bis zur vollständigen Ausfüllung dieses vergrösserten Dachstuhles würde also daran nichts ändern. Ebenso ist klar, dass das Verhältniss der Sparrenlängen jederzeit schon durch die Bezifferung gegeben ist. In unserer Figur ist dieses Verhältniss, wie leicht einzusehen, 3 zu 5, weil Dreier- und Fünferzeilen als Contactlinien figuriren. Ob die Fusspunkte der verlängerten Sparren mit dem Centrum eines bestimmten Organs zusammenfallen oder nicht, ist theoretisch ohne Belang.

Ueber dem Nullpunkte wird endlich zur bequemeren Beobachtung der Stellungsänderungen eine Schnur in longitudinaler Richtung ausgespannt, um darnach beim Verschieben den Moment zu bezeichnen, in welchem ein beliebiges Organ die durch Null gehende Verticale passirt.

Verfolgen wir jetzt die Verschiebungsvorgänge, welche der besprochene Apparat zu veranschaulichen bestimmt ist, etwas näher. Die gegebene Divergenz bei rechtwinkliger Kreuzung der Dreier- und Fünferzeilen (Fig. 1) ist 13. Lassen wir nun den longitudinalen Druck zur Wirkung kommen, so wird der Winkel unseres Dachstuhles stumpf und die Fusspunkte rücken auseinander. Dabei erhalten wir nach einander die Divergenzen 3. 11. 11. (nebst den Zwischenwerthen), indem die durch die Nenner bezeichneten Organe der Reihe nach die Verticale passiren. Die vorläufige Grenze dieser Verschiebung ist erreicht, wenn das Organ 37 auf 29 stösst und der Winkel zwischen der Dreier- und Fünferzeile sich auf 120° vergrössert hat (Fig. 4).

Kommt umgekehrt statt des longitudinalen Druckes ein gleich gerichteter Zug zur Geltung, so wird der rechte Winkel des Dachstuhles allmälig kleiner, bis er mit 60° die entgegengesetzte Grenze erreicht hat, bei welcher Organ 34 mit 32 in unmittelbare Berührung tritt. Die Divergenzen, welche hierbei zu Stande kommen, sind  $\frac{1}{13}$ .  $\frac{1}{13}$ ,  $\frac{1}{13}$ ,  $\frac{1}{13}$ ,  $\frac{1}{13}$ ,  $\frac{1}{13}$ , nebst den Zwischenwerthen.

Wir können diese letztere Grenzstellung auch als Ausgangsstellung betrachten, bei welcher der longitudinale Druck, dessen Wirkungen wir zu untersuchen haben, seinen Anfang nimmt. In diesem Falle öffnet sich der Winkel unseres Dachstuhls allmälig von 60° bis 120°, und die oben bezeichneten Divergenzen werden in regelmässiger Reihenfolge von der grössten zur kleinsten durchlaufen. Man erhält successive  $\frac{1}{28}$ ,  $\frac{2}{3}$ ,  $\frac{7}{18}$ ,

Mit dem Spiel des Dachstuhls, welchen die Dreier- und Fünferzeile mit einander bilden, sind indess die Verschiebungen, welche der longitudinale Druck verursacht, noch keineswegs erschöpft. In dem Augenblicke, in welchem der Oeffnungswinkel den Grenzwerth von 120° erreicht, berühren sich die Walzen nicht bloss in der Richtung der Dreier- und Fünferzeile, sondern auch in derjenigen der Achterzeile; Organ 37 tritt in Contact mit 29, dieses mit 21 u. s. f. Im nächsten Augenblick jedoch rücken die Walzen der Dreierzeile aus einander; 37 stösst nicht mehr an 34, dieses nicht mehr an 31, u. s. f. Die Fünferzeile verliert demnach ihre ursprüngliche Gegenstrebe: an ihrer Stelle figurirt fortan die der Diagonale entsprechende Achterzeile. Achter und Fünfer bilden jetzt abermals einen Dachstuhl (Fig. 5), der mit einem Oeffnungswinkel von  $\frac{1}{4} \cdot 120 = 60°$  zu spielen beginnt. Da jedoch der längere Sparren nun auf der linken statt auf der rechten Seite liegt, so finden folgerichtig auch die entsprechenden

Verschiebungen nach der entgegengesetzten Seite hin statt. Der Oeffnungswinkel steigt wiederum allmälig auf 120° (in Fig. 5 ist es ein rechter), und der Eintritt dieses Maximums ist in gleicher Weise, wie das erste Mal, mit der Herstellung einer neuen Berthrungslinie verknüpft. Diesmal ist es die Dreizehnerzeile, welche der Mediane zwischen der Fünfer- und Achterreihe entspricht. Im nächsten Moment hört der Contact zwischen den Organen der Fünferzeile auf; Achter und Dreizehner bilden fortan den Dachstuhl. Der längere, weniger steil abfallende Sparren liegt jetzt wieder rechts, und die seitliche Verschiebung der Organe findet demzufolge nach der nämlichen Seite hin statt, wie das erste Mal. Dieses Spiel wiederholt sich in immer gleicher Weise, so lange der longitudinale Druck dauert. Das nächste Mal kommt die 21° Zeile, dann die 34°, die 55° etc. zur Mitwirkung, und immer bildet die unmittelbar vorhergehende die Gegenstrebe. Die Parastichen, welche successive, und natürlich immer paarweise, die beiden Sparren des Dachstuhls darstellen, entsprechen also der bekannten Reihe:

So oft in dieser Reihe eine Ziffer ausser Betracht fällt, weil die betreffenden Organe sich nicht mehr berühren, tritt die zweitfolgende an deren Stelle, und die nächst-folgende wird im neuen Dachstuhl zum längeren Sparren, während sie vorher dem kürzeren entsprach. Wenn z. B. 34 wegfällt, tritt 89 ein und bildet mit 55 den neuen Dachstuhl. Jede Ziffer erscheint einmal mit der vorhergehenden, ein zweites Mal mit der folgenden combinirt.

In Folge dieser wechselnden Combination der Reihen bewegen sich also, wie wir gesehen haben, die einzelnen Organe langsam hin und her; sie schwingen gleichsam um eine mittlere Lage. Diese Schwingungen nehmen jedoch von Stufe zu Stufe ab, weil die Basis des wirksamen Dachstuhls mit jedem Wechsel der Contactlinien auf einen immer kleineren Bruchtheil der ursprünglichen Grösse heruntersinkt. Verfolgen wir z. B. Organ 27 in Fig. 1, indem wir die Linie 12, 12 als Basis des zugehörigen Dachstuhls betrachten, so ist die ursprüngliche Breite desselben gleich dem Umfang des ganzen Systems. Dieses Verhältniss bleibt bestehen, bis der Oeffnungswinkel der Contactlinien 120° erreicht hat (vgl. Fig. 1 und 4). Dann aber wird die Basis plötzlich kleiner, weil der von der Dreierzeile gebildete längere Sparren aufhört mitzuwirken und an seiner Stelle die steilere Achterzeile (27, 19, 11) die Rolle der Gegenstrebe ubernimmt. Da diese letztere den Oeffnungswinkel von 120° halbirt (Fig. 4), so theilt sie (nach einem bekannten Lehrsatze der Elementargeometrie) die ursprüngliche Basis in zwei Theile, die sich zu einander verhalten wie die beiden Sparren des Dachstuhls, d. h. wie 3 zu 5. Die Basis des neuen Dachstuhls ist also im Moment des Wechsels bloss & der ursprünglichen. Der nächstfolgende Wechsel bedingt natürlich eine abermalige Reduction, welche in gleicher Weise durch das Längenverhältniss der beiden Sparren, diesmal 5:8, bestimmt ist. Die Dachstuhlbreite sinkt jetzt auf 3 3 des Umfangs herunter. So geht es fort durch alle weitern Combinationen, welche der longitudinale Druck herbeiführt; man erhält nach einander  $\frac{8 \cdot 5 \cdot 3}{21 \cdot 13 \cdot 8}$ ,  $\frac{13 \cdot 8 \cdot 5 \cdot 3}{34 \cdot 21 \cdot 13 \cdot 8}$ 

In dem Augenblick, wo die 89er Zeilen Contactlinien werden, beträgt hiernach die Breite des Dachstuhls, in Bruchtheilen des Umfangs ausgedrückt:

$$\frac{34 \cdot 21 \cdot 13 \cdot 8 \cdot 5 \cdot 3}{89 \cdot 55 \cdot 34 \cdot 21 \cdot 13 \cdot 8} = \frac{102}{33286} \, .$$



was einer Winkelgrösse von 1°6' entspricht. Da nun die Verschiebungen der Dachstuhlspitze jeweilen nur einen kleinen Bruchtheil der Dachstuhlbasis betragen, so reducirt sich in unserm Falle der Winkelwerth der Verschiebung auf wenige Minuten. Ein noch weiteres Vorrücken in der bekannten Weise führt natürlich zu immer kleineren Werthen.

Um für die Grösse dieser Schwingungen einen noch genaueren Maassstab zu bieten, sind nachstehend die extremen Divergenzen zusammengestellt, welche den successiven Wechseln entsprechen. Die Reihe beginnt mit der 4-Stellung, bei welcher die Einerzeilen die rechts- und linkswendigen schiefen Reihen bilden, während die Zweierzeilen als longitudinale Contactlinien erscheinen. Ob hier die Verschiebung nach rechts oder nach links stattfindet, hängt natürlich von besonderen Umständen ab: sobald aber der Ausschlag gegeben, bedingt der longitudinale Druck eine immer stärkere Neigung der ursprünglichen Längsreihen, bis der Contact in der Richtung der Dreierzeilen hergestellt ist. Die Divergenz beträgt alsdann 128° 34'. Nach Erreichung dieses Grenzwerthes rücken die Organe der Einerzeilen auseinander: Zweier und Dreier bilden fortan den Dachstuhl. Die Verschiebung geht nun nach der entgegengesetzten Seite hin, wobei der Divergenzwinkel den Grenzwerth von 142° 6' erreicht. Dann kommen die Fünferzeilen zur Wirkung, welche die Bewegung wieder rückgängig machen, bis die Divergenz auf 135° 55' reducirt ist. Und so fort von Wechsel zu Wechsel, wie vorhin angegeben. Auf die einzelne Divergenz bezogen, beträgt also die erste Schwingung =  $180^{\circ}$  -  $128^{\circ}34'$  =  $51^{\circ}26'$ , die nächstfolgende =  $142^{\circ}6'$  -  $128^{\circ}34'$  =  $13^{\circ}32'$ , die zweitfolgende =  $142^{\circ}6' - 135^{\circ}55' = 6^{\circ}11'$  u. s. w. Die Gleichgewichtslage, in welcher die Schwingungen unendlich klein werden, entspricht dem bekannten Grenzwerth von 137° 30' 28".

Maximal- und Minin schiebung durcl	naidivergenzen v h den longitudin	
Contactlinien	Divergenz	Oscillationsweite
1er 1er u. 2er 1er 2er u. 3er 2er 3er u. 5er 3er 5er u. 8er 5er 8er u. 13er 8er 13er u. 21er 13er 21er u. 34er 21er 34er u. 55er	180° — 128° 34' 142° 6' 135° 55' 138° 8' 137° 16' 137° 36' 137° 26'	\$ 51° 26' 13° 32' 6° 11' 2° 13' 0° 52' 0° 20' 0° 10'

Da die hier verzeichneten Oscillationsweiten sich auf die einzelnen Divergenzen beziehen, so ist klar, dass die Gesammttorsion, welche ein bestimmtes Organ erfährt. mit der Ordnungszahl desselben steigt und fällt. Ist z. B. das Organ 0 unbeweglich, so beträgt der Bogen, den Organ 10 von einem Wechsel zum andern beschreibt. das Zehnfache der oben angegebenen Winkeldifferenz. Im Uebrigen ist leicht einzusehen, dass vorstehende Ziffern vom Durchmesser der Organe durchaus unabhängig sind. Es



würde also Nichts ändern, wenn die Kreise im Verlaufe der Verschiebung allmälig grösser würden.

Bezüglich der Methode, nach welcher die Berechnungen zu obiger Tabelle ausgeführt wurden, beschränke ich mich auf folgende Andeutungen. Es sei gegeben das Stellungsverhältniss Fig. 9 auf Taf. II, bei welchem Zweier-, Dreier- und Fünferzeilen als Contactlinien figuriren, dann ist zunächst zu berücksichtigen, dass die Dreiecke  $0, \overline{21}, \overline{12}$  und  $0, \overline{21}, \overline{30}$  einander gleich sind. Der Winkel, unter welchem die Linie  $0, 7, 14, \overline{21}$  die Dreierzeilen schneidet, ist folglich ein rechter. Die Stücke  $0-7, 7-14, 14-\overline{21}$  der genannten Linie sind die Diagonalen von Parallelogrammen, deren längere Seiten gleich dem doppelten, deren kürzere gleich dem einfachen Abstand der Organe, den wir als Einheit betrachten; da sie mit den kürzeren Seiten rechte Winkel bilden, so ist ihre Länge gegeben durch V 3. Im Dreieck  $0, \overline{21}, 0_2$  verhält sieh hiernach die längere Kathete  $0_2, \overline{21}$  zur kürzern  $0, \overline{21}$  wie 7 zu  $3\sqrt{3}$ . Dasselbe Verhältniss besteht auch im Dreieck 0, p, 38, dessen Kathete  $0, p = 3\frac{1}{2}\sqrt{3}$ , während die andere  $4\frac{1}{4}$  Einheiten umfasst. Man hat folglich

$$\frac{0 p}{p, 38} = \frac{3\frac{1}{2}\sqrt{3}}{4\frac{1}{2}} = \frac{7\sqrt{3}}{9} = \frac{21}{9\sqrt{3}} = \frac{7}{3\sqrt{3}}.$$

Die beiden Dreiecke sind also ähnlich; die Winkel  $\varphi$  und  $\alpha$  ergänzen sich somit zu einem rechten; Blatt 38 fällt in die Verticale, und die Divergenz ist  $\frac{5}{38} = 142^{\circ}$  6'.

Wie findet man aber den Punkt 38? Am besten durch directe Bestimmung der Divergenz. Dies geschieht in folgender Weise. Man sucht auf der Verlängerung der Dreierzeile  $0_2$ ,  $\bar{z}\bar{i}$  (oder einer beliebigen andern) den Punkt x, der in die durch 0 gehende Verticale fällt. Zu diesem Behufe setzt man

$$0_2$$
,  $\overline{21}$  :  $0$ ,  $\overline{21}$  =  $0$ ,  $\overline{21}$  :  $\overline{21}$ ,  $x$ , oder nach Früherem  $7$  :  $3\sqrt{3}$  =  $3\sqrt{3}$  :  $x$  , woraus  $x = \frac{27}{7}$  .

Da nun auf der Dreierzeile die Ziffern mit jeder Einheit um 3 steigen, so entspricht z der Ziffer  $21+3\cdot\frac{27}{7}=21+\frac{81}{7}=32\frac{4}{7}$ . Das ist die Blattnummer, welche in die Verticale fällt. Es bleibt nun noch die Zahl der Umläufe zu bestimmen übrig, welche die Grundspirale bis dahin zu machen hat. Wir gehen zu diesem Zwecke auf der Fünferzeile von 0 bis  $3\overline{0}$  und von hier auf der Dreierzeile von  $3\overline{0}$  bis  $32\frac{4}{7}$ . Auf der Fünferzeile kommen auf jeden Schritt, wie z. B. von 0 bis 5 oder von 5 bis 10 etc. zwei Umläufe, im Ganzen also  $6\cdot 2=12$  Umläufe. Auf der Dreierzeile entspricht dagegen der Schritt einem einzigen Umlauf, und da der Schritt 3 Nummern umfasst, so kommt auf den Abstand von  $3\overline{0}$  bis  $32\frac{4}{7}$  nur ein Bruchtheil eines Umlaufes, nämlich  $2\frac{4}{7}=\frac{6}{7}$ . Die Gesammtzahl der Um-

läufe von '0 bis  $32\frac{4}{7}$  beträgt also  $12\frac{6}{7}$ , und die Divergenz ist gegeben durch  $\frac{12\frac{6}{7}}{32\frac{4}{7}} = \frac{90}{228} = 15$ 

 $\frac{15}{35}$ . Dass Blatt 38 über 0 steht, ergibt sich hieraus von selbst.

In dieser Weise wurde die Rechnung auch für die übrigen Stellungen durchgeführt. Es kommt hier öfter vor, dass erst eine beträchtlich höhere Blattnummer in die durch 0 gehende Verticale fällt, so z. B. für die Divergenz  $135^{\circ}55'$  die Nummer 98; der genaue Werth derselben ist  $\frac{3}{9}$ .

Gegentber diesen Maximal- und Minimaldivergenzen, welche den successiven Wechseln entsprechen, können diejenigen, welche bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactlinien zu Stande kommen, als mittlere bezeichnet werden, obschon diese Be-

zeichnung eigentlich nur für den Oeffnungswinkel, nicht für die Divergenz selbst, eine streng arithmetische Bedeutung hat. Die Divergenz nähert sich immer mehr dem folgenden, als dem vorhergehenden Grenzwerth. Da die Vergleichung dieser mittleren Werthe wesentlich dazu beiträgt, das Bild des Verschiebungsganges zu vervollständigen, so mag hier noch eine Zusammenstellung derselben folgen. In der ersten Horizontalzeile sind die aufeinanderfolgenden Paare der Contactlinien, in der zweiten die zugehörigen Divergenzen aufgeführt.

D	ivergenzen bei	rechtwinklig	er Kreuzung	der Contactli	nien.
Contactlinien	1er u. 2er	$ \begin{array}{c} 2^{\text{er}} \text{ u. } 3^{\text{er}} \\ \frac{5}{13} = 138^{\circ} 28' \end{array} $	3er u. 5er	5er u. 8er	8er u. 13er
Divergenzen	3 = 144°		13 = 137°39'	34 = 137°31'	233 = 137°30′39′′

Die geometrischen Beziehungen, auf welche diese Berechnung sich stützt, sind sehr einfacher Natur. Zieht man nämlich vom Nullpunkt des Systems aus eine Linie rechtwinklig zur kürzeren Kathete des vom Dachstuhl gebildeten Dreiecks acb (Taf. I, Fig. 6) und verlängert hierauf diese Kathete nach oben, bis sie die durch 0 gehende Verticale schneidet, so erhält man ein Dreieck aop, welches dem eben genannten ähnlich ist, weil die Seiten rechtwinklig aufeinander stehen. Man hat also

$$ac:cb=oa:ap$$

und berechnet hieraus ap, wobei man am besten den gegenseitigen Abstand der Organe als Einheit wählt. Mit ap ist aber auch die Blattnummer gegeben, welche dem Punkte p entspricht; denn ap ist Contactlinie. Diese Nummer ist gewöhnlich bei der ersten Berechnung keine ganze Zahl; man hat alsdann nur nöthig, das Dreieck entsprechend zu vergrössern (oder für niedere Contactlinien zuweilen auch zu verkleinern), um den Bruch zu beseitigen.

Beispiel. Die Basis a b umfasse den ganzen Umfang; ac sei eine Fünfer-, c b eine Dreierzeile (vgl. Fig. 1); dann verhält sich ao: ap = 3:5, während a o selbst = 4 ist. Man erhält hieraus  $ap = \frac{20}{3}$ . Da nun a mit 12 beziffert ist, so ergibt sich für p die Num-

mer  $12 + \frac{20}{3} \cdot 5 = 45\frac{1}{3} = \frac{136}{3}$ . Organ 136 liegt also senkrecht über 0. Möglicherweise nimmt aber schon eine frühere Nummer, beispielsweise 68, diese Stellung ein. Um dies zu ermitteln, bestimmen wir für den Punkt  $45\frac{1}{3}$  in der oben angegebenen Weise die Zahl der Umläuse für die Grundspirale; dieselbe ist gleich 17 $\frac{1}{3}$ . Die Divergenz beträgt folglich  $\frac{17\frac{1}{3}}{45\frac{1}{3}}$ 

$$\frac{52}{136} = \frac{13}{34}$$
. Also fällt schon Blatt 34 in die Verticale.

Berechnet man in gleicher Weise die Divergenzen auch für die vorhergehenden und einige nachfolgende Paare von Contactlinien, so erhält man die in obiger Zusammenstellung bezeichneten Brüche  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{7}{13}$ ,  $\frac{3}{3}$ ,  $\frac{3}{$ 



reducirt werden. Geschieht dies, so verschwinden die Wurzelzeichen und die successiven Höhenwerthe bilden die Reihe 5, 13, 34, 89. 233 etc. Mit diesen Ziffern stimmen Zähler und Nenner der oben gefundenen Divergenzenreihe überein.

Die ausführliche Darlegung, die wir im Vorhergehenden den Verschiebungen innerhalb der Hauptreihe gewidmet haben, gestattet uns, die analogen Vorgänge, welche sich in anderen Geleisen vollziehen, mit wenigen Worten abzuhandeln. Betrachten wir zunächst die Stellungen, bei denen die Parastichen sich nach folgenden Coordinationszahlen ordnen:

```
1, 3, 4, 7, 11, 18, 19 ....

1, 4, 5, 9, 14, 23, 37 ....

1, 5, 6, 11, 17, 28, 45 ....

1, 6, 7, 13, 20, 33, 53 .... oder allgemein

1, n, n+1, 2n+1, 3n+2 ....
```

Die hieher gehörigen Verschiebungsvorgänge lassen sich am besten an einem Beispiel erläutern. Im Schema Fig. 8 bilden die Einerzeile und die Dreierzeile 0,3 den ersten Dachstuhl, dessen Sparrenlängen sich wie 1 zu 3 verhalten. Fängt jetzt der longitudinale Druck zu wirken an, so rücken die Fusspunkte auseinander, der Oeffnungswinkel vergrössert sich und der Scheitel wird nach dem längeren Sparren zu verschoben, — ganz wie bei der gewöhnlichen Spiralstellung. Das geht eine Zeit lang so fort; dann kommt der Moment, wo die Organe auf der Grundspirale auseinander rücken und dafür diejenigen der Viererzeilen in gegenseitige Berührung treten. Viererund Dreierzeilen bilden fortan den Dachstuhl. Beim nächsten Wechsel fallen die Dreier ausser Betracht und die Siebenerzeilen fungiren als Gegenstreben. Und so geht es fort in der vorgezeichneten Reihenfolge. Die Coordinationszahlen der Parastichen, welche nach einander den Dachstuhl vorstellen, sind demzufolge 1, 3; 3, 4; 4, 7; 7, 11; 11, 18: 18, 29 etc. — In gleicher Weise sind die successiven Dachstuhlcombinationen auch für die übrigen Reihen gegeben. Man erhält als wirksame Sparrenpaare ganz allgemein:

1, 
$$n$$
;  $n$ ,  $n+1$ ;  $n+1$ ,  $2n+1$ ;  $2n+1$ ,  $3n+2$ , etc.

Bezüglich der Maximal- und Minimaldivergenzen, welche den successiven Wechseln entsprechen, verweise ich auf die in folgender Tabelle enthaltenen Beispiele. Die Berechnung der Divergenzen geschieht in gleicher Weise wie oben; die Figuren sind die nämlichen, nur die Bezifferung ist selbstverständlich eine andere.

Reihe 1, 3, 4, 7	, 11, 18 etc.	Reihe 1, 4, 5, 9	, 14, 23 etc.
Contactlinien	Divergenzen.	Contactlinien	Divergenzen
1er 3er 4er	96° 53′	1er 4er 5er	77° 8′
3er 4er 7er	102° 10′	4er 5er 9er	79° 40′
4er 7er 11er	95° 43′	5er yer 14er	77° 29′
7er     1er   18er	100° 27'	9er 14or 23er	78° 10'
11er 15er 29er	99° 16′	14er 23er 37er	77° 53′
Coordinationszahlen $= \infty$	99° 30′ 6″	Coordinationszahlen $= \infty$	77° 57′ 19′′

Die Divergenzen, welche bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactlinien zu Stande kommen, haben natürlich auch hier einen mittleren Werth. Es sind folgende:

Div	ergenzen bei rech	twinkliger Kreuzu	ung der Contactli	nien.
1) Re	sihe 1, 3, 4, 7, 1	l		
Contactlinien Divergenzen	1er, 3er 3 = 108°	$ \begin{array}{c} 3^{\text{er}}, \ 4^{\text{er}} \\ \frac{7}{25} = 100^{\circ} \ 48' \end{array} $	4er, 7er 18 = 99° 42'	7er, 11er 1470 = 99° 32'
2) Re	ihe 1, 4, 5, 9, 14	l		
Contactlinien Divergenzen	1er, 4er 47 = 84° 42'	4er, 5er 9 = 79° 1'	5er, 9er 105 = 78° 7'	9er, 14er 177 = 77° 58'

Aus der Vergleichung der Maxima und Minima ergibt sich, dass die Oscillationsweiten, welche die ersten Wechsel herbeiführen, beträchtlich kleiner sind, als in der Hauptreihe. Die folgenden Reihen 1, 5, 6, 11 . . . , 1, 6, 7, 13 . . . ergeben eine weitere Abnahme, die sich von Stufe zu Stufe steigert. Für die Reihe 1, 10, 11, 21, 32 . . . differiren z. B. die ersten Maxima um weniger als einen halben Grad von den zugehörigen Minima. Es hätte deshalb keinen Werth, den Verschiebungsgang, den diese höheren Reihen mit sich bringen, weiter zu verfolgen. Dagegen mag es am Platze sein, die diesen Reihen entsprechenden Grenzwerthe, in welchen Maximal- und Minimaldivergenzen endlich zusammenstliessen müssen, hier noch folgen zu lassen. Es sind dieselben Werthe, nach welchen auch die bekannten Divergenzenreihen  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{1}{6}$ ,  $\frac{2}{11}$ , . . . etc. convergiren, die übrigens für die fraglichen Verschiebungsvorgänge ohne Bedeutung sind.

	(	renzwerthe	für	die höheren Reihen.
1, 5,	6,	11	=	$\frac{2}{9+1/5} = 64^{\circ} 4' 45''$
1, 6,	7,	13	=	$\frac{2}{11+3/5} = 54^{\circ} 23' 49''$
1, 7,	8,	15	=	$\frac{2}{13 + \sqrt{5}} = 47^{\circ}  15'  23''$
1, n.	n +	$\frac{1}{n}, \frac{2n+1}{n}$	. =	$\frac{2}{2n-1+\sqrt{5}} = \frac{360^{\circ}}{n+0.61803}$

Zur Vergleichung sind hier überdies noch einige Divergenzen bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactlinien zusammengestellt.



Reihe 1, 5, 6	Contactlinien Divergenzen	1er, 5er 5% = 69° 14'	$\frac{5^{\text{er}}}{6^{1}} = 64^{\circ}  55'$
Reihe 1, 6, 7	Contactlinien Divergenzen	1er, 6er 6 = 58° 24	$6^{\text{er}}$ , $7^{\text{er}}$ $\frac{1}{3} = 55^{\circ} 3'$
Reihe 1, n, n + 1	Contactlinien Divergenzen	$ \begin{array}{c c} 1 \text{ er}, & n \text{ er} \\ \hline                                   $	$\frac{n^{\text{er}}, (n+1)^{\text{er}}}{2n+1}$ $\frac{2n+1}{2n(n+1)+1}$

Man sieht, dass diese mittleren Divergenzen beim Vorrücken der Contactlinien unter allen Umständen kleiner werden und sich dabei ziemlich rasch dem Grenzwerth nähern.

Was endlich die Stellungen betrifft, bei welchen die Reihen der Coordinationszahlen mit einer höheren Ziffer als 1 beginnen, wie z. B.

so ist hierüber in theoretischer Hinsicht wenig zu sagen; es gelten immer die nämlichen Regeln. Der Dachstuhl wird z. B. in den zur ersten Reihe (2, 5, 7 . . .) gehörigen Fällen zuerst von den Zweier- und Fünferzeilen, dann von Fünfer- und Siebener-, hierauf von Siebener- und Zwölferzeilen gebildet u. s. w. Ist überhaupt die Reihe der Coordinationszahlen gegeben, so ist damit das ganze Spiel der successiven Dachstühle vorgezeichnet. Die Sparrenpaare, welche nach einander zur Wirkung kommen, sind nach obiger Formel ganz allgemein

$$a, a+d; a+d, 2a+d; 2a+d, 3a+2d...$$

Die Oscillationsweiten werden auch hier um so kleiner, je grösser das zweite Glied der Reihe im Verhältniss zum ersten. Als Beispiel sind nachstehend die Divergenzen für die ersten Wechsel innerhalb der Reihe 2, 5, 7, 12 . . . zusammengestellt.

Contactlinien	2er 5er 7er	5er 7er 42er	7er 12er 19er	12er 19er 31er
Divergenzen	152° 18'	150° 16'	151°24'	151° 1'

Der Grenzwerth, nach dem diese Maxima und Minima convergiren, ist =  $151^{\circ}8'8''$ , oder algebraisch ausgedrückt =  $\frac{2}{7-V\bar{5}}$ , wobei der Umfang = 1. — Für einige wei-



tere Reihen folgen die entsprechenden Grenzwerthe in tabellarischer Zusammenstellung. Eine zweite Tabelle giebt überdiess noch einige Daten bezüglich der Schwingungsweiten.

Reihen	Grenzwerthe	Reihen	Grenzwerthe
2, 7, 9, 16	158° 8′	3, 13, 16, 29	111° 55′
2, 9, 11, 20	162° 24′	3, 14, 17, 31	127° 34′
2, 11, 13, 24	165° 17'	4, 9, 13, 22	82° 9′
3, 7, 10, 17	106° 27′	4, 11, 15, 26	96° 14′
3, 8, 11, 19	132° 10′	4, 13, 17, 30	84° 11′
3, 10, 13, 23	109° 52′	5, 11, 16, 27	66° 53′
3, 11, 14, 25	129° 20′	5, 12, 17, 29	148° 46'

Erste Maximal-	und Minimaldiver	genz für verschiede	ne Reihen.
Reihe 3, 7, 10, 17	Contactlinien Divergenzen	3er 7er 10er 107º 5'	7er 10er 17er 106° 2'
Reihe 3, 8, 11, 19		3er Ser 11er 131° 45'	Ser 11er 19er 132º 32'
Reihe 3, 10, 13, 23	Contactlinien Divergenzen	3er 10er 13er 110° 4'	10er 13er <b>2</b> 3er 109° 37'
Reihe 4, 9, 13, 22	Contactlinien Divergenzen	4er 9er 13er 82° 33'	9er 13er 22er 81° 40'
Reihe 5, 12, 17, 29	Contactlinien Divergenzen	5er 12er 17er 146° 33'	12er 17er 29er

Lässt man zwei oder mehr unter sich genau übereinstimmende Spiralsysteme mit beliebigen Coordinationszahlen sich seitlich aneinander anschließen, so erhält man das Bild der sogenannten conjugirten Systeme (système bijugué, trijugué etc.), welche für den Fall, dass die Divergenz =  $\frac{1}{4}$  wird, in alternirende Quirle übergehen. Da indess die Verschiebungsvorgänge innerhalb der einzelnen Theilsysteme hierbei unverändert bleiben, so bietet diese Combination eigentlich Nichts, was einer besonderen Erläuterung bedürfte. Dass die Divergenzen, wenn man sie auf den ganzen Umfang, statt auf das Theilsystem bezieht, entsprechend kleinere Werthe erhalten, ist selbstverständlich.

### Zweites Capitel.

### Verschiebungen kreisförmiger Organe bei zunehmender Querschnittsgröße.

Die vorstehende Darlegung der Verschiebungsvorgänge, welche der longitudinale Druck herbeiführt, ist im Allgemeinen auf die Voraussetzung basirt, dass der Durchmesser der seitlichen Organe constant und nur der Umfang des Mutterorgans variabel sei. Diese Voraussetzung trifft nun aber in Wirklichkeit nicht zu: die Organe wachsen und zwar ausnahmslos so stark, dass der gegenseitige Abstand auch in longitudinaler Richtung allmälig grösser wird. Während also der Winkel des gegebenen Dachstuhls in Folge der Dickenzunahme des Stammes sich mehr und mehr öffnet, bis er den Grenzwerth von 120° erreicht hat, verlängern sich zugleich die beiden Sparren und heben den Scheitel höher empor. Statt einer Senkung des letztern, wie sie im Vorhergehenden geschildert wurde, erfolgt thatsächlich eine allmälige Steigerung der Giebelhöhe. Es fragt sich nun, inwieweit dieser Umstand die Bewegung der Organe beeinflusse, und wie die veränderten Verschiebungsvorgänge sich für gegebene Wachsthumsverhältnisse veranschaulichen lassen.

Zunächst sei bemerkt, dass die Maximal- und Minimaldivergenzen, welche oben (p. 16 u. 19) für die successiven Wechsel zusammengestellt wurden, von der Höhe des Scheitels über dem Nullpunkt gänzlich unabhängig sind. Ebenso die Divergenzen bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactlinien (s. p. 18 u. 20). Soweit es sich also bloss um die in Graden ausgedrückten Oscillationsweiten handelt, bietet der zu untersuchende Fall durchaus nichts Neues. Soll dagegen die Verschiebung eines bestimmten Organs als Bewegung im Raume aufgefasst und durch die Construction veranschaulicht werden, so ist die Lösung dieser Aufgabe im Vorhergehenden nicht inbegriffen. Wir wollen es daher versuchen, diese Lücke auszufüllen.

### 1. Wirkungen des longitudinalen Druckes.

Um die hieher gehörigen Verschiebungen kennen zu lernen, halten wir uns am besten an einen bestimmten Fall. Es sei gegeben das Stellungsverhältniss Taf. II Fig. 13, bei welchem die Dreier- und Zweierzeilen nebst der Grundspirale die Contactlinien bilden. Wird alsdann der Punkt 0 als Fixpunkt gewählt, so stehen die Fusspunkte 0' und 0" des Dachstuhls um den doppelten Umfang von einander ab: der Scheitel fällt mit Organ 12 zusammen und die Bedingung gleichen Horizontalschubes kann leicht erfüllt werden, indem man die Verschiebung nach den früher gegebenen Vorschriften sich vollziehen lässt (vgl. pag. 13). Für die vorliegende Aufgabe kommt es übrigens hierauf nicht an. Man sieht leicht ein, dass die Neigungsänderungen der Linie 0' 12 genau dieselben sind, wie diejenigen der Linie 0 6. Es ist folglich gestattet, die linke Hälfte der Figur einfach wegzulassen und statt des grossen Dreiecks das kleinere 0 0" 6 als Dachstuhl zu betrachten. Die Verschiebung kann alsdann unter Beibehaltung des Fixpunktes 0, der nunmehr mit dem linken Fusspunkt zusammenfällt, in folgender Weise construirt werden.



Sei a c b (Taf. III Fig. 15) der gegebene, mit dem eben bezeichneten übereinstimmende Dachstuhl, ac eine Dreier-, cb eine Zweierzeile, das Längenverhältniss der Sparren also 2:3. Lassen wir nun in Gedanken — vorläufig ohne Verschiebung des Scheitels — den Oeffnungswinkel langsam zunehmen, indem wir die Fusspunkte a und b auf den von c aus gezogenen Kreisbogen nach aussen und oben gleiten lassen, dergestalt, dass sie fortwährend in der nämlichen Horizontalebene bleiben und folglich die mit ab parallelen Linien stets gleichzeitig schneiden, so ist zunächst einleuchtend, dass die bis zur Basis verlängerten (in der Figur punktirten) Sparren, wie z. B. a<sub>2</sub> c und b<sub>2</sub> c, in gleichem Verhältniss zu einander stehen wie die ursprünglichen. Denn c2 auf der linken Seite verhält sich zur Verlängerung  $c a_2$ , wie c 2 auf der rechten Seite zu  $c b_2$ . Ziehen wir also durch die Punkte a und b Linien, welche mit den Radien c 1, c 2, c 3 etc. parallel verlaufen, so erhalten wir auf gleicher Basis Dreiecke mit immer grösserem Oeffnungswinkel, deren Seiten sich aber durchgehends wie 2 zu 3 verhalten. Die Scheitel dieser Dreiecke sind in unserer Figur,  $c'_1$   $c'_2$   $c'_3$   $c'_4$  bezeichnet, wobei zu beachten, dass  $a c'_4$  parallel mit  $a_4 c$ ,  $a c'_3$  parallel mit  $a_3 c$ , u. s. f. Die Curve, welche die Punkte c c'1 c'2 c'3 c'4 verbindet. bezeichnet somit den Weg, den der Scheitel des Dachstuhls durchläuft, wenn dessen Oeffnungswinkel sich ohne Veränderung der Spannweite, aber natürlich unter entsprechender Verkürzung der Sparren, von 60° auf 120° vergrössert.

Um nun noch der Annahme zu gentigen, dass die Giebelhöhe des Dachstuhls während der Verschiebung sich steigere, wollen wir die Construction für die bestimmte Voraussetzung weiter führen, dass der Scheitel c, statt der Reihe nach die Punkte  $c_1'$   $c_2'$   $c_3'$   $c_4'$  zu passiren, in den entsprechenden Zeitmomenten die mit  $n_1$   $n_2$   $n_3$   $n_4$  bezeichneten Niveaulinien erreiche. Man hat alsdann bloss nöthig, die Sparren a  $c_1'$  a  $c_2'$  a  $c_3'$  a  $c_4'$  nach oben zu verlängern, bis sie die betreffende Niveaulinie schneiden: die Schnittpunkte  $c_1''$   $c_2''$   $c_3''$   $c_4''$  geben alsdann den jedesmaligen Ort des Scheitels, und die Verbindungscurve bezeichnet den Weg, welchen derselbe während der Verschiebung zurücklegt. Dass dem so ist, ergibt sich unmittelbar aus der Erwägung, dass wir die Punkte  $c_1''$   $c_2''$  etc. als die Scheitel von Dreiecken betrachten können, welche durch einfache Vergrösserung und ohne Verschiebung des Fixpunktes a aus den kleinen Dreiecken a  $c_1'$  b, a  $c_2'$  b etc. hervorgegangen sind.

Will man die auf diesem Wege gefundenen Horizontalabstände in Divergenzen umwandeln, so müssen die zu vergleichenden Dreiecke vorher auf die nämliche Basis reducirt werden. Denn es ist klar, dass Winkelgrössen und Bogenlängen in Millimetern nur dann vergleichbar sind, wenn die letzteren sich auf gleiche Radien beziehen. Soll beispielsweise die Ausgangsstellung a c b mit derjenigen bei 90° Oeffnung verglichen werden, so ist entweder das grössere Dreieck mit dem Scheitel c"2 auf die Basis a b zu reduciren, oder das kleinere bis zu einer Breite = a t zu vergrössern. Im letztern Falle beträgt der Horizontalabstand der beiden Scheitel ca. 16 mm, indess die gemeinsame Basis 96 mm misst. Die Verschiebung des Scheitels erreicht also ungefähr des Umfanges oder = 60°, und da der Scheitel in unserer Figur dem Organ 6 entspricht (vgl. Fig. 13), so ergibt sich als Divergenzänderung zwischen zwei successiven Organen 16 des Umfangs oder = 10°. Nach Früherem ist nun aber die Divergenz der Ausgangsstellung = 128° 34', diejenige bei rechtwinkliger Kreuzung der Zweier- und Dreierzeile dagegen = 138° 28'. Der Unterschied beträgt also ebenfalls ungefähr 10°, womit die Uebereinstimmung bewiesen ist.

Das zu beobachtende Constructionsverfahren ist also kurz folgendes. Man zieht von a und b aus die Kreisbogen a k und b k und hierauf parallel mit a b eine Anzahl gerader Linien, deren Durchschnittspunkte mit den Kreisbogen man beiderseits übereinstimmend numerirt, d. h. so, dass die gleichbezifferten Punkte in die nämliche Parallele fallen. Durch den Fixpunkt a zieht man endlich die Linie a  $c''_1$  parallel mit c1, a  $c''_2$  parallel mit c2 u. s. f., wobei die den Scheiteln  $c''_1$   $c''_2$  etc. entsprechenden Niveaulinien zum Voraus nach Beobachtungen oder Schätzungen bestimmt werden. Die Curve, welche die successiven Scheitel verbindet, ist die Bewegungslinie.

### 2. Wirkungen des longitudinalen Zuges.

Betrachten wir zunächst die Verschiebungen, welche die Streckung bei constantem Umfang der Axe bewirkt. Sei a b c in Fig. 16, Taf. III das Dreieck, von dem wir ausgehen. Der Oeffnungswinkel a c b befindet sich noch im Maximum und wird nun allmälig kleiner, bis er den Minimalwerth von 60° erreicht hat. Das Verhältniss von a c zu c b bleibt dabei constant und zwar, wie in den vorhergehenden Figuren, gleich 2:3. Um diese Bedingung zu erfullen, ziehen wir von c aus die Kreisbogen a 6 und b 6, hierauf die mit der Basis parallelen Linien 1, 2, 3, 4 . . . und endlich von c aus Strahlen nach den Kreuzungspunkten der Parallelen mit den Kreisbogen. Punkte sind in unserer Figur beiderseits mit 1, 2, 3, 4 . . . bezeichnet. Man hat nun bloss nöthig, die Schenkel  $c_1 b$  und  $c_1 a$  mit den beiden Strahlen  $c_1$  (rechts und links) parallel zu ziehen, um das Verhältniss 2:3 herzustellen: ebenso c<sub>2</sub> b und c<sub>2</sub> a parallel mit den beiden c 2, u. s. f. Die Richtigkeit dieser Construction leuchtet sofort ein, wenn man erwägt, dass die von c aus gezogenen Strahlen der linken Seite sich zu den gleich bezeichneten der rechten Seite wie 2:3 verhalten, und dass folglich dasselbe Verhältniss auch für die oberhalb der Basis liegenden Segmente beliebiger Strahlenpaare besteht. Wie diese Segmente, so verhalten sich aber auch die damit parallel gezogenen Schenkel unseres Dreiecks.

Findet gleichzeitig mit der Streckung der Internodien auch eine Vergrösserung des Umfanges statt, so rücken die Fusspunkte a und b allmälig weiter auseinander. Der Punkt a wird hierbei, sofern wir die Mitte der Basis als Fixpunkt betrachten, um eine gewisse Grösse nach links, der Punkt b um die nämliche Grösse nach rechts geschoben. Alles Uebrige vollzieht sich in gleicher Weise wie im vorhergehenden Fall. Die Construction, Fig. 21, Taf. IV, welche diese Verschiebungen veranschaulichen soll, bedarf unter diesen Umständen keiner Erläuterung; sie unterscheidet sich bloss dadurch von Fig. 16, dass die mit den Strahlen c1, c2, c3 . . . parallelen Seiten der successiven Dreiecke nicht durch die Fusspunkte a und b, sondern durch seitlich verschobene Punkte gezogen sind. Der Fixpunkt kann übrigens, wie im vorhergehenden Falle, mit gleichem Erfolg auch nach a verlegt werden. Für die Vergleichung der Horizontalabstände und für die Umrechnung in Divergenzen ist im einen wie im andern Fall erforderlich, die betreffenden Dreiecke auf gleiche Basis zu reduciren.

Anmerkung. Um Missverständnisse zu verhüten, mag es nicht ganz überflüssig sein, hier noch ausdrücklich auf den Unterschied hinzuweisen, welcher zwischen der Construction in der Ebene und derjenigen auf der Cylinderoberfläche besteht. Wenn ein cylindrisches Stammorgan sich gleichmässig vergrössert, ohne dass die Divergenzen zwischen den Blattorganen sich ändern, so rückt jeder Punkt der Cylinderoberfläche einfach in einer radialen



Ebene nach aussen; seitliche Verschiebungen finden nur bei Divergenzänderungen statt. Auf der abgerollten Cylinderfläche dagegen bedingt schon die Vergrösserung des Umfanges eine Verschiebung nach rechts und nach links, d. h. eine Zunahme des Abstandes von der durch den Fixpunkt gehenden Verticale. Die Gesammtverschiebung, welche die Construction ergibt, zerfällt also in zwei Theile, von denen bloss der von Divergenzänderungen herrührende als Drehung des Stammes aufzufassen ist. Daher die Nothwendigkeit, die Dreiecke behufs Umrechnung der Horizontalabstände in Divergenzen auf gleicher Basis zu construiren, — Zur Controle empfiehlt sich in zweifelhaften Fällen die directe Bestimmung der Schwingungsgrössen aus den bekannten Divergenzänderungen (vgl. p. 16 u. 18). Bei rechtwinkliger Kreuzung der Dreierund Fünferzeilen beträgt z. B. die Digergenz 137° 39', beim Contact in der Richtung der Dreier-, Fünfer- und Achterzeilen 135° 55'. Differenz = 1° 44'. Für das 104te Blatt oberhalb 0 erreicht folglich die Abweichung beim Uebergang von einem Stadium zum andern = 104 × 1° 44' = 180° 16', also etwas mehr als die Hälfte des Umfanges. Für jedes andere ist die Rechnung in gleicher Weise auszuführen.

Zur Veranschaulichung der Verschiebungsvorgänge während des Wachsthums mag nachträglich noch ein specielles Beispiel, die Entfaltung der schematisirten Laubknospen von Pinus Pinsapo, durch die Construction dargestellt und soweit nöthig erläutert werden. Die Schematisirung beschränkt sich übrigens auf die Annahme, dass der Querschnitt der Blätter genau kreisförmig sei und bleibe. Alles Uebrige ist den wirklichen Wachsthumsvorgängen möglichst angepasst. Zur Orientirung über diese letztern mögen folgende Thatsachen dienen. An den Terminalknospen der Aeste (im Winter beobachtet) treten durchgehends die Achter- und Dreizehnerzeilen am deutlichsten hervor. Sie kreuzen sich bald ziemlich genau rechtwinklig, bald unter merklich schiefen Winkeln, und die Divergenz variirt in Folge dessen zwischen den approximativen Grenzwerthen 13 und 11. Nach vollständiger Entfaltung und Ausbildung sind es dagegen die Dreier- und Fünferzeilen, welche sich ungefähr rechtwinklig schneiden, und diese Zeilen bilden bis in den Sommer hinein die als Dachstuhl fungirenden Contactlinien, während allerdings später die gegenseitige Berührung der Blätter stellenweise oder durchgehends aufgehoben wird. Als bleibende Divergenz ergibt sich c. 3. Hierzu ist zu bemerken, dass die Querschnittsflächen der Blattbasen in keinem Stadium sehr erheblich von der isodiametrischen Form abweichen.

Behufs Berechnung der während der Entfaltung vorkommenden Verschiebungen vereinfachen wir den Fall in so weit, dass wir als Ausgangsstadium genau rechtwinklig gekreuzte Achter- und Dreizehnerzeilen und als Endstadium eben solche Dreier- und Fünferzeilen voraussetzen. Der Umfang der Knospe sei in Uebereinstimmung mit beobachteten Fällen = 4,4 mm, der Umfang des Zweiges mit den Blattbasen nach einem Selbstabdruck = 18,5 mm. Wählen wir alsdann den jeweiligen Umfang des Organsystems als Spannweite oder Basis des Dachstuhls, so wächst diese Spannweite im Verlaufe des fraglichen Verschiebungsvorganges um 18,5 weniger 4,4 = 14,1 mm, was für jeden der beiden Fusspunkte einen Horizontalschub von c. 7 mm ausmacht. Dieser Horizontalschub mag in folgender Weise auf die verschiedenen Perioden vertheilt werden.

1) Die rechtwinklig gekreuzten Achter- und Dreizehnerzeilen der Knospe öffnen sich allmälig weiter, bis der Grenzwerth von 120° erreicht ist. Dann findet Wechsel der Contactlinien statt, indem fortan die Fünferzeilen als Gegenstreben der Achter



fungiren. Auf diese erste Periode, welche bloss eine Winkeldifferenz von  $120^{\circ} - 90^{\circ} = 30^{\circ}$  umfasst, falle  $\frac{1}{4}$  des ganzen Horizontalschubes, also beiderseits 1,75 mm.

- 2) Die Fünfer- und Achterzeilen, im Moment des Wechsels  $60^{\circ}$  gegen einander geneigt, öffnen sich allmälig bis zu  $120^{\circ}$ . Bei diesem Grenzwerth erfolgt ein zweiter Wechsel, wobei die Dreierzeilen die Achter ablösen, um mit den Fünfern den Dachstuhl zu bilden. Während dieser zweiten Periode, welche einer Winkeldifferenz von  $120^{\circ} 60^{\circ} = 60^{\circ}$  entspricht, erreiche der Horizontalschub das Doppelte des vorigen, also = 3.5 mm für jeden Fusspunkt.
- 3) Die Dreier- und Fünferzeilen, welche mit einer Oeffnung von 60° zu spielen beginnen, erreichen allmälig 90°, womit das Endstadium hergestellt ist. Da diese letzte Periode wieder nur eine Winkeländerung von 30° umfasst, so ist auch der entsprechende Horizontalschub bloss zu 4 oder = 1,75 mm für jeden Fusspunkt zu veranschlagen.

Unter diesen Voraussetzungen ist die auf Taf. XVII wiedergegebene Construction bei dreimaliger Vergrösserung ausgeführt worden. Das kleine schraffirte Dreicck stellt das Ausgangsstadium dar; seine Basis entspricht dem Umfang der Knospe. Blatt 0 bildet beiderseits die Fusspunkte des Dachstuhls, dessen Scheitel folglich mit Blatt 104 zusammenfällt. Divergenz auf der Grundspirale  $= \frac{3}{3}\frac{9}{3}$ . Die Verschiebung des Blattes 104 während der Entfaltung ist durch die zickzackförmig gezogenen Bogenlinien 104, 104, 104, 104, adargestellt. Wie man sieht, rückt dasselbe zuerst nach links; es erreicht in 104, etwa 64 mm Maximalabweichung (in Wirklichkeit 4 dieses Betrages) von der durch 104 gehenden Verticale, die als Vergleichslinie dienen mag. In dieser Stellung erscheinen die 34° Zeilen, welche im Augsgangsstadium schwach linkswendig waren, als steile rechtsläufige Schraubenlinien, mit c. 11° Neigung gegen die Längsrichtung. Nach stattgefundenem Wechsel bildet die Fünferlinie, welche Blatt 01 (links) mit Blatt 40, auf der Achterzeile verbindet, die Gegenstrebe der Achter. Die Bewegung geht nun wieder nach rechts. Die hierauf bezüglichen Constructionslinien beziehen sich zunächst auf Blatt 40<sub>1</sub>, welches dem Scheitel des neuen Dachstuhls entspricht. Dasselbe rückt in schiefer Bogenlinie nach 402, während gleichzeitig die Fusspunkte 01 01 um 10,5 mm (in Wirklichkeit 3,5) verschoben werden. Ist 402 gegeben, so erhält man 1042, indem man auf der Achterzeile den Punkt bestimmt, dessen Abstand von 02 das 13-fache beträgt. Als Maximalabweichung von 1042 nach rechts von der Vergleichslinie findet man approximativ 14 Millimeter in der Figur zu gross). Die Achterzeilen sind nun steil aufgerichtet, allerdings noch rechtsläufig wie bis anhin, aber nur um 8° von der Längsrichtung abweichend. Es folgt nun der letzte Wechsel und hierauf Oeffnung des Dachstuhls bis zur rechtwinkligen Kreuzung der Contactlinien. Die Construction der dadurch bewirkten Verschiebungen wurde zunächst für das Dreieck 02 152 02 ausgeführt und sodann die Stellung von Blatt 1043 in analoger Weise wie vorhin bestimmt. Die Abweichung desselben nach links von der Vergleichslinie stellt sich annähernd auf 11 Millimeter. Die 34er Zeilen verlaufen jetzt genau longitudinal.

Die Schwingungen, welche das Blatt 104 beschreibt, während es durch den Wachsthumsprocess in die Höhe gehoben wird, erreichen hiernach eine sehr ansehnliche Amplitude. Letztere beträgt, wenn man bloss die Divergenzänderungen in Rechnung bringt, im Maximum 0,64 des Umfanges. Wenn also beispielsweise eines der obersten Blätter in der aufrecht gedachten Knospe nach Norden gerichtet war, so wird es bei der Entfaltung zunächst nach Ostnordosten, dann über Norden und Westen nach Südsüdwesten, zuletzt wieder in entgegengesetzter Richtung verschoben, um endlich etwa im

Nordnordosten stehen zu bleiben. Selbstverständlich erfahren die unteren Blätter entsprechend kleinere Verschiebungen, wie dies übrigens in unserer Figur für die Nummern 40 und 15 direct dargestellt ist.

## **Drittes Capitel.**

## Verschiebungen elliptischer Organe.

Die Verschiebungen kreisförmiger Organe bilden in gewissem Sinne das Schema für die durch longitudinalen Druck oder Zug bewirkten Stellungsänderungen im Allgemeinen, und da, wie im vorhergehenden Capitel gezeigt wurde, die Voraussetzung der Kreisform in allen Fällen eine genaue und rasch ausführbare Construction gestattet, so ist damit für die Betrachtung complicirterer Fälle, wie sie in der Natur nicht selten vorkommen, eine feste Grundlage gegeben, auf der sich weiter bauen lässt. In manchen Fällen weichen übrigens die Querschnittsformen der seitlichen Organe, zumal in der Blüthenregion, so wenig von der Kreisform ab, dass die Resultate der bisherigen theoretischen Untersuchungen sofort praktische Bedeutung gewinnen, indem sie ohne erheblichen Fehler auf die betreffenden Systeme übertragbar sind. In den zahlreichen anderen Fällen dagegen, wo die Organe mehr oder weniger in die Breite gezogen oder longitudinal gestreckt erscheinen, sind die dadurch bedingten Abweichungen, namentlich in Betreff der Winkelgrössen, in die Augen springend, und ein volles Verständniss derselben kann nur auf Grund einer besonderen Untersuchung gewonnen werden. Behufs richtiger Construction einer gegebenen Stellung ist alsdann die specielle Berücksichtigung der gegebenen Formverhältnisse durchaus nothwendig.

Wir wollen uns vorerst, um die Frage in Hinblick auf die unbegrenzte Mannigfaltigkeit der Querschnittsformen möglichst zu vereinfachen. die Aufgabe stellen, durch Behandlung einer mathematisch bestimmten Form, wie z. B. der Ellipse, die nöthigen Anhaltspunkte zu gewinnen, auf welche sodann bei andern, mehr oder weniger abweichenden Formen die Beurtheilung sich stützen kann.

Sei also die gegebene und durch alle Verschiebungen hindurch constante Querschnittsform der Organe eine ungefähr transversal gestellte Ellipse, welche zwar allmälig grösser wird, jedoch ohne die Excentricität zu ändern. Die Ausgangsstellung (Fig. 11 Taf. II) sei eine spiralige mit der Divergenz 1 und der Contact sowohl auf der Grundspirale, als in den Richtungen der Zweier- und Dreierzeile hergestellt. Die Organe befinden sich also in unserer Figur eben in dem Stadium, in welchem auf Druck oder Zug ein Wechsel der Contactlinien erfolgen muss. Die geringste Streckung hebt z. B. den Contact in der Richtung der Dreierzeilen auf; Grundspirale und Zweierzeile bilden alsdann den Dachstuhl. Umgekehrt bedingt der longitudinale Druck ein Auseinanderweichen der Organe auf der Grundspirale, wodurch der Contact auf die Zweier- und Dreierzeile reducirt wird. Bis dahin stimmt das Verhalten mit demjenigen kreisförmiger Organe überein. Aber während bei letztern die Oeffnung des Dachstuhles im Maximum 120° und im Minimum 60° betrug, variirt sie hier (bei der gegebenen Excentricität) zwischen c. 150° und 70°, und man begreift, dass damit erhebliche Aenderungen im



Gang der Verschiebungen verbunden sein müssen. Es ist daher nicht ohne Interesse, die successiven Stellungen von einem Wechsel der Contactlinien bis zum nächstfolgenden mit Hülfe des oben (p. 13) beschriebenen Verschiebungsapparates (der natürlich zu diesem Zwecke mit ovalen, statt mit kreisförmigen Pappschachteln ausgerüstet sein muss) zu vergleichen. Solche Veranschaulichungen gewähren stets den Vortheil, dass sie unklare Vorstellungen über das Spiel des Dachstuhls und die jeweilige Stellung der Organe nicht leicht aufkommen lassen. Die Verschiebung geht freilich mit ovalen Schachteln nicht so glatt von statten, wie mit kreisrunden; doch bedarf es nur weniger Nachhülfe, um die theilweise falsch orientirten Ovale von Zeit zu Zeit richtig zu stellen.

Für unsere Zwecke mag es vorläufig genügen, die resultirenden Stellungen für einzelne bestimmte Fälle zu construiren, welche die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des Verschiebungsprocesses zu überblicken gestatten. Dabei wird es zweckmässig sein, Streckung und Stauchung oder, was dasselbe ist, Ab- und Zunahme der Dachstuhlöffnung gesondert zu betrachten.

Die Wirkung, welche die Verkleinerung des Oeffnungswinkels bis zur rechtwinkligen Kreuzung der Contactlinien hervorbringt, ist in Fig. 10, Taf. II veranschaulicht. Man sieht, dass die Dreierzeilen, deren Stellung ursprünglich eine longitudinale war, jetzt im Sinne des Grundwendels schraubenlinig verlaufen, was natürlich eine Vergrösserung der Divergenz voraussetzt. In unserem Falle ist dieselbe von  $\frac{1}{3}$  auf c.  $\frac{1}{11}$  gestiegen. Je excentrischer übrigens die Ellipsen, desto stärker die Neigungsänderungen der Dreierzeilen. Die Figur zeigt ferner, dass sich der Winkel, welchen die nach den Berührungspunkten gehenden Leitstrahlen mit der grossen Axe bilden, und damit auch das Längenverhältniss der beiden Sparren des Dachstuhls erheblich geändert hat; das letztere war ursprünglich etwa 1:1,8, während es jetzt sich auf c. 1:3 stellt. Das sind Erscheinungen, welche selbstverständlich bei kreisförmigen Organen nicht vorkommen können.

Aehnliche Verschiebungen treten auch bei Vergrösserung des Oeffnungswinkels ein: die Dreierzeilen gehen in steile, mit der Grundspirale gleichsinnige Schraubenlinien über, wobei das Verhältniss der Sparrenlängen eine stetige Aenderung erfährt. Figur 25 Taf. IV gibt die resultirende Stellung bei rechtwinkliger Kreuzung der Zweier- und Dreierzeilen, welche von der Ausgangsstellung bis zum ersten Wechsel den Dachstuhl bilden. Auch in diesem Falle gehört natürlich die Excentricität der Ellipse mit zu den Factoren, welche das resultirende Stellungsverhältniss beeinflussen.

Es könnte auf den ersten Blick scheinen, dass bei genauem Längsverlauf der Dreierzeilen die Stellung labil und folglich einer Rechtsdrehung ebenso günstig sei wie einer Linksdrehung. Diese Vermuthung erweist sich aber bei näherer Betrachtung als unbegründet. Denn entweder besteht in der Richtung der Zweier- und Dreierzeilen Contact, wie dies in Fig. 11 vorausgesetzt wurde; dann wirken diese Zeilen als Dachstuhl und eine Vergrösserung des Oeffnungswinkels bedingt nach Früherem nothwendig eine Verschiebung des Scheitels von links nach rechts, d. h. nach dem längern Schenkel hin. Oder es beschränkt sich der Contact auf die Einer- und Dreierzeile, indess die Organe der Zweier sich nicht berühren (was bei § Stellung und genau horizontaler Lage der Ellipsen immer der Fall ist); dann stellt die Grundspirale einen schwach geneigten Dachsparren vor, welcher sich an die verticale Dreierzeile wie an eine Säule anlehnt und dieselbe vermöge des Horizontalschubes nach aussen, d. h. im Sinne der eigenen

Neigung schief drückt. Wie also immer der Contact hergestellt sein mag, so kommt doch ein labiles Gleichgewicht niemals zu Stande.

Anmerkung. Für die Stellung Fig. 11 gilt auch folgendes Raisonnement. Der longitudinale Druck kann ein gegebenes Organ nach rechts oder links zwischen die benachbarten hineindrücken, er kann z. B. Organ 5 entweder in der Richtung gegen 0 oder in derjenigen gegen 1 verschieben; jene entspricht den Fünfer-, diese den Vieretzeilen. Die beiden Möglichkeiten sind also nicht gleichwerthig; die stärkere Componente fällt nothwendig in die Richtung der Fünfer und gibt nach dieser Seite den Ausschlag.

Vergleicht man die Verschiebungsgrössen quer gestellter Ellipsen mit den entsprechenden kreisförmiger Organe, indem man z. B. für die Ausgangsstellungen gleiche Basis und gleiche Sparrenlängen voraussetzt und dann den absoluten Betrag der Verschiebungen bis zum nächstfolgenden Wechsel der Contactlinien für die beiden Formen durch Construction bestimmt, so entsprechen die grösseren Ziffern der elliptischen Querschnittsform. Ist z. B. das Axenverhältniss der gegebenen Ellipsen annähernd 5:3, so geht die 1 Stellung bei vorwiegendem Längenwachsthum bis zum nächsten Wechsel ziemlich genau in die ! Stellung über, und schon bei 90° Oeffnung hat die Divergenz c. 15 erreicht. Hat dagegen das Dickenwachsthum das Uebergewicht, so öffnet sich der Winkel zwischen den Zweier- und Dreierzeilen, bis die Ellipsen sich in der Richtung der Fünfer berühren. Der Dachstuhl zeigt alsdann eine Oeffnung von c. 1460 und die Divergenz berechnet sich auf c. 141°. Bis zum nächsten Wechsel, durch welchen die Achter zu Contactlinien werden, fällt dieser letztere Werth wieder auf c. 136°, um dann abermals zu steigen u. s. f. Ausgehend von der 3 Stellung, erhalten wir demgemäss durch longitudinalen Druck für die successiven Wechsel der Contactlinien die Divergenzen 180°, 120°, 141°, 136° etc. Die Oscillationsweiten sind also sehr ansehnlich und für die zwei ersten Wechsel erheblich grösser als bei kreisförmigen Organen; dann aber nehmen die Schwingungen rasch ab, und nachdem die Fünferzeilen wirksam geworden, erscheint die Verschiedenheit der Querschnittsform ohne Einfluss auf ihre Amplitude. Als Beleg hiefür sind nachstehend die Divergenzen kreisförmiger und elliptischer Organe für die ersten aufeinander folgenden Wechsel zusammengestellt. Erstere sind nach geometrischen Beziehungen berechnet (s. p. 17) und daher auf die Minute genau, letztere dagegen nach Constructionen bestimmt und folglich bloss von approximativer Genauigkeit.

Contactlinien Divergenzen kreisf. Organe	1er	1er 180°	2er	1	2er 25° 3		3er 42°		5er 5 <sup>0</sup> 53		13	80	
Divergenzen der Ellipsen		180°			120°		1410	13	5° 47	! <b>'</b>	13	So	25′

Auf der andern Seite ergibt jedoch die Vergleichung der Divergenzen bei rechtwinkliger Kreuzung bestimmter Contactlinien durchgehends relativ beträchtliche Unterschiede. Sind es z. B. die Dreier und Fünfer, welche sich unter 90° schneiden, so setzt dies bei kreisförmigen Organen eine Divergenz von  $\frac{13}{3} = 137°39'$  voraus, während die oben erwähnten Ellipsen für diesen Fall c. 140° ergeben.

Woher rühren nun diese augenfälligen Verschiedenheiten auf der einen, und die so gut wie identischen Oscillationsweiten auf der andern Seite? Versuchen wir es,

Digitized by Google

dieser Frage auf geometrischem Wege beizukommen. Sei abc (Fig. 17, Taf. III) ein aus vier kreisförmigen Organen bestchender Dachstuhl, dessen Sparrenlängen sich wie 2: 1 verhalten. Construiren wir nun in jedem Kreis eine Ellipse, deren grosse Axe genau horizontal gestellt und dem Kreisdurchmesser gleich ist. Alsdann schneidet die Tangente, welche durch den Berührungspunkt i der Kreise A und B gezogen wird, eine durch das Centrum gehende Horizontale in einem Punkt p, von welchem aus auch an die eingeschriebene Ellipse eine Tangente geführt werden kann, wobei der Berührungspunkt n auf der Ellipse mit dem Punkt i auf der Kreislinie in die nämliche Verticale fällt. Dasselbe gilt vom Punkt m der benachbarten Ellipse, sowie von den entsprechenden Punkten der übrigen Contactstellen. Lassen wir jetzt die Kreise in Gedanken verschwinden, so fällt der Punkt m auf n, desgleichen h auf k und auf dem kürzern Sparren der Punkt u auf r. Diese Bewegung bleibt natürlich dieselbe, wenn man die Kreise sich ganz allmälig in Ellipsen umwandeln lässt. Der Weg, welchen die oberste Ellipse mit ihrem linken Rande zurücklegt, ist hiernach gleich hk + mn; man kann sich vorstellen, dieselbe senke sich zunächst um hk bis zum Contact mit der nächstuntern und hierauf mit dieser um die gleiche Grösse mn bis zur festen Basalellipse. Auf der rechten Seite findet die Senkung mit einem Male von u bis r statt; der zurückgelegte Weg beträgt also ur. Es ist nun leicht, den Beweis zu führen, dass h k + m n = u r. Denn die Ordinaten der Ellipsen verhalten sich zu den entsprechenden des Kreises, wie die kleine Axe zur grossen, in unserer Figur annähernd wie 1:2. Demnach ist  $ng = \frac{1}{4} gi$ , und ferner

$$a i : g i = a c : c d.$$

Da nun  $a i = \frac{1}{4} a c$ , so ist  $g i = \frac{1}{4} c d$ , folglich  $n i = g i - g n = \frac{1}{4} c d$ ; da überdiess m i = n i, so wird  $m n = \frac{1}{4} c d$ . Ebenso erhält man  $h k = \frac{1}{4} c d$ , und hieraus durch Addition

$$m n + h k = \frac{1}{2} c d.$$

In analoger Weise ergibt sich für die Senkung auf der rechten Seite

$$ur = \frac{1}{2}cd$$

also der nämliche Betrag.

An merkung 1. Die Gleichheit der Senkungsgrössen auf der rechten und linken Seite lässt sich allgemein beweisen. Ist z. B. das Verhältniss der grossen zur kleinen Axe = a : b und dasjenige der Sparrenlängen = m : n, so hat man  $g : = \frac{1}{2m} \cdot c d$  und  $g : n = \frac{1}{2m} \cdot \frac{b}{a} \cdot \frac{c}{d}$ , folglich  $i : n = g : -g : n = \left(1 - \frac{b}{a}\right) \cdot \frac{c d}{2m}$ , somit  $m : n = \left(1 - \frac{b}{a}\right) \cdot \frac{c d}{2m}$ ; ebenso  $t : r = t : s - r : s = \left(1 - \frac{b}{a}\right) \cdot \frac{c d}{2n}$  und  $r : u = \left(1 - \frac{b}{a}\right) \cdot \frac{c d}{n}$ . Da nun auf der einen Seite m, auf der anderen n Berührungspunkte sind, so ist der Gesammtbetrag der Senkung beiderseits  $= \left(1 - \frac{b}{a}\right) \cdot c \cdot d$ .

Anmerkung 2. Am einfachsten, aber vielleicht nicht für alle Leser am anschaulichsten, lassen sich die in Rede stehenden Beziehungen darlegen, indem man die für kreisförmige Organe ausgeführte Construction in Gedanken auf eine dazu schief gestellte Ebene projicirt. Die Kreise gehen hiebei in Ellipsen über, deren Axenverhältniss vom Neigungswinkel der Projectionsebene abhängt, und es ist einleuchtend, dass die grosse Axe zur kleinen sich stets verhält, wie die ursprüngliche Giebelhöhe des Dachstuhls zur Höhe in der Projection.



Der Uebergang der Kreise in horizontal gestellte Ellipsen bedingt also keine weiteren Veränderungen, als dass die ursprüngliche Höhe der Organe über dem Nullpunkt im Verhältniss der grossen zur kleinen Axe reducirt wird. Ist beispielsweise die dem Kreisdurchmesser entsprechende grosse Axe = a und die kleine = b, so sinkt die ursprüngliche Giebelhöhe des Dachstuhls, die wir mit h bezeichnen wollen, auf  $\frac{b}{a}$  h herunter, und in demselben Verhältniss senken sich auch beliebige andere Punkte des Systems. Die Oscillationsweiten bleiben hiebei vollständig unverändert; sie erreichen, in Bruchtheilen des Umfangs ausgedrückt, nach wie vor denselben Betrag. Aber selbstverständlich fallen die correspondirenden Neigungsänderungen der Schrägzeilen um so grösser aus, je mehr die Organe in der Längsrichtung genähert sind, d. h. je excentrischer die Ellipsen.

Verwandeln sich umgekehrt die Kreise in aufrecht stehende Ellipsen, indem der verticale Durchmesser im Verhältniss von b:a grösser wird, so erfolgt, wie nach dem Gesagten sofort einleuchtet, statt der Senkung der Organe eine entsprechende Hebung. Die Giebelhöhe des Dachstuhls wird jetzt  $\frac{a}{b}$ , wenn h die ursprüngliche Höhe bezeichnet, und die wirksamen Schrägzeilen kreuzen sich demzufolge unter spitzern Winkeln; alles Uebrige bleibt constant.

Eine der vorhergehenden analoge geometrische Betrachtung lehrt nun aber weiter, dass die Uebereinstimmung zwischen kreisförmigen und elliptischen Organen sofort aufhört, sobald die Ellipsen nicht genau horizontal oder vertical, sondern mehr oder weniger schief gegen die Basis gestellt sind. Halten wir uns, der grösseren Bestimmtheit wegen, an die kleinen Abweichungen von der Querstellung. Sobald quer gestellte Ellipsen sich etwas neigen, so kommen die correspondirenden Berührungspunkte derselben ebenfalls schief übereinander und zwar in eine zur grossen Axe rechtwinklige Linie zu liegen (Fig. 18), und die Senkung muss demgemäss in der nämlichen Linie erfolgen, um die zusammengehörigen Berührungspunkte der Ellipsen zur Deckung zu bringen. Zugleich findet hiebei, da der Senkungsbetrag auf der Seite des längeren Sparrens grösser ist, eine kleine Drehung der Ellipsen statt, wobei in unserer Figur die Neigung derselben gegen die Horizontale verkleinert würde.

Anmerkung. Die Senkungsgrösse auf der linken Seite ist nach Analogie der oben gefundenen Beziehungen  $= \left(1 - \frac{b}{a}\right) \cdot c \, q$ , auf der rechten Seite  $= \left(1 - \frac{b}{a}\right) \cdot c \, f$ , wobei a und b wiederum die beiden Axen der Ellipse,  $c \, q$  und  $c \, f$  die in unserer Figur gezeichneten, von c ausgehenden Parallelen mit der kleinen Axe bedeuten.

Wir begreifen jetzt, dass die Neigung der Ellipsen gegen die Horizontale, wie wir sie für die 4 Stellung in Fig. 11 vorausgesetzt haben, merkliche Abweichungen im Gang der Verschiebungen bedingen musste. Durch Construction lässt sich überdies leicht darthun, dass die beobachteten Anomalien durch diese Neigung allein bedingt sind. Lassen wir die grosse Axe in die wagrechte Lage zurückkehren, so stellt sich die Uebereinstimmung mit kreisförmigen Organen sofort vollständig her. Durch die bezeichnete Drehung wird nämlich der Contact auf den Zweierzeilen momentan aufgehoben, und der Scheitel des Dachstuhls schiebt sich in Folge dessen so lange nach rechts, bis die Unterbrechung wieder beseitigt ist. Die Dreierzeilen stehen alsdann

schief im Sinne der Grundspirale, und die Divergenz ist von 120° auf 128° 34′ gestiegen, — genau wie bei kreisförmigen Organen.

In der Natur kommen nun allerdings schiefe Insertionsflächen hin und wieder vor, und wenn sie auch ursprünglich kaum merklich geneigt sind, so können doch im Verlaufe der Entwicklung Bedingungen eintreten, welche eine augenfällige Schiefstellung herbeiführen. Die dadurch bewirkten Störungen fallen jedoch, wie die Construction zeigt, so geringfügig aus, dass es sich nicht der Mühe lohnt, länger dabei stehen zu bleiben. Eine theoretische Erörterung dieser Frage auf allgemeiner Grundlage hätte übrigens schon deshalb keinen praktischen Werth, weil die thatsächlich vorkommenden Abweichungen sich doch nur unter Berücksichtigung der jedesmaligen Querschnittsform, die ja keine regelmässige zu sein braucht, construiren lassen. Für die Ausführung der Construction ist es dagegen einerlei, ob man eine gegebene Figur genau quer oder etwas schief stelle.

Die Resultate, welche die Vergleichung kreisförmiger mit elliptischen Querschnittsformen ergeben hat, bleiben unverändert, wenn die Ellipsen in beliebige andere geschlossene Figuren von regelmässiger Gestalt, z. B. in sphärische Zweiecke —, Cassinoiden, Kreissegmente etc. übergehen. Die Berührungspunkte benachbarter Organe liegen zwar in diesem Falle mit den Berührungspunkten der Kreise nicht mehr auf den nämlichen Geraden, aber doch immerhin auf einer Linie, welche mit der kleinen Axe der Ellipsen parallel verläuft. Sie sind also bloss seitlich verschoben, liegen aber bei horizontaler Queraxe nach wie vor lothrecht übereinander, so dass die Senkung sich in gleicher Weise vollzieht, wie bei quergestellten Ellipsen. Wir gelangen somit zu dem allgemein gültigen Satz:

Die Grösse der seitlichen Verschiebungen, welche das Vorwiegen des Längen- oder Dickenwachsthums bedingt, ist für symmetrische Figuren mit horizontal gestellter Queraxe für jedes Paar von Contactlinien constant; die Divergenzen, welche von einem Wechsel bis zum nächstfolgenden zu Stande kommen, variiren jeweilen zwischen denselben Grenzwerthen, wie bei kreisförmigen Organen.

Nach Feststellung dieser Verschiebungsregel mag es am Platze sein, über einzelne specielle Fälle noch einiges Nähere beizufügen. Betrachten wir zunächst die bekannten Torsionserscheinungen von Pandanus utilis. Hier stehen die Blätter, den mir bekannten Angaben zufolge, ursprünglich genau nach 1, und für jugendliche Exemplare kann ich diese Angaben bestätigen. Dass sie auch für ältere Stämme noch zutrifft, finde ich zwar nicht ausdrücklich constatirt, doch dürfen wir es wohl per Analogie voraussetzen; soviel ist sicher, dass die Abweichung der Dreierzeilen von der Verticalen nach oben abnimmt. Die gegenseitige Berührung der Blätter findet, wie der Augenschein lehrt, in der Richtung der Einer-, Zweier- und Dreierzeilen statt, und da das Diekenwachsthum vorwiegt, so neigen sich die letztern gleichsinnig mit der Grundspirale. Die Verschiebung geht indessen nie so weit, dass die Fünferzeilen zu Contactlinien würden; auch liegt es in den Querschnittsformen begründet, dass die gegenseitige Berührung auf der Grundspirale nicht aufgehoben wird. Unter diesen Umständen ist die Neigung des Blattquerschnittes gegen die Horizontale ohne Belang. Im Weitern ergibt sich hieraus, dass wir es in concreten Fällen stets nur mit verschiedenen Abstufungen dieser einen, mit dem Grundwendel gleichsinnigen Drehung zu thun haben; es kommt nie zu einer Rückwärtsbewegung. Die Divergenz steigt hiebei auf etwa

Digitized by Google

126°, was bei der geringen Höhe des Blattquerschnittes hinreicht, um die bekannte starke Neigung der Dreierzeilen herbeizuführen. Kreisförmige Organe würden natürlich unter gleichen Wachsthumsverhältnissen eine viel geringere Drehung des Stammes bedingen.

Achnliche Verschiebungen beobachtet man auch bei Cyperus alternifolius und anderen Arten dieser Gattung. Die Deckblätter stehen hier ursprünglich in drei Orthostichen und die Drehung bedingt eine Steigerung der Divergenz von 120° auf c. 127°. Ebenso beruht auch die von Leitgeb grwähnte, mit der Grundspirale gleichsinnige Drehung, welche man an dickern Stämmehen von Fontinalis antipyretica beobachtet, offenbar auf demselben Verschiebungsprocess. Dagegen fehlt für die übrigen Moose, deren Blätter am ausgebildeten Spross in drei schiefen Zeilen stehen '), der Nachweis, dass die Anlegung nach  $\frac{1}{3}$  stattgefunden, und in den meisten Fällen spricht die Wahrscheinlichkeit gegen eine solche Annahme. Dasselbe gilt auch für manche Phanerogamen mit schiefdreizeiliger Blattstellung (Arten von Aloe, Salsola etc.).

Anmerkung. Die im Vorstehenden erwähnten Verschiebungen wurden bis dahin mit Drehungen der Wurzel, wie man sie z.B. bei manchen Kryptogamen beobachtet, zusammengestellt, weil man beide Erscheinungen als active, d.h. durch inneres Wachsthum bedingte Drehungen betrachtete. Nach dem oben Gesagten ist aber der Stamm von Pandanus und Cyperus passiv, da die drehende Kraft einzig und allein in den Blattorganen liegt.

## Viertes Capitel.

Die Gestaltveränderungen der Organe im Verlaufe ihrer Entwicklung.

Nur wenige Organe behalten während des ganzen Verlaufes ihrer Entwicklung die ursprüngliche Form; die meisten zeigen erhebliche Veränderungen, welche theils durch innere morphologische, theils aber auch durch mechanische Ursachen bedingt sind. Hiernach zerfallen die Gestaltveränderungen in zwei Kategorien, die wir am besten gesondert behandeln. Soweit bloss der morphologische Factor in Betracht kommt, ist es gestattet, den Organen eine Festigkeit zuzuschreiben, welche jede Abplattung durch den gegenseitigen Druck ausschliesst. Die Formveränderung beruht alsdann bloss auf activem Wachsthum. Sind dagegen mechanische Kräfte mitbetheiligt, so setzen sie natürlich eine gewisse Plasticität der Organe voraus; denn nur wenn diese letztern einem äussern Druck mehr oder weniger nachgeben, sich gegenseitig abplatten etc., kann eine passive, vom innern Wachsthumsbestreben unabhängige Formveränderung zu Stande kommen.

Was nun zunächst die Verschiebungen betrifft, welche mit den durch actives Wachsthum bedingten Formveränderungen verbunden sind, so unterliegt es keiner Schwierigkeit, dieselben auf Grund der bis dahin gewonnenen Resultate sofort zu construiren. Man hat bloss nöthig, die gewünschte Stellung zuerst für die Kreisform anzugeben und dann von dieser nach den im Vorhergehenden aufgestellten Regeln zur

<sup>\*)</sup> Vgl. Braun, N. A. Acad. Leop. XV. P. I p. 308; ferner HOFMEISTER, Allg. Morphol. p. 456.

gegebenen Form überzugehen. Ist z. B. die Form der Organe zu der Zeit, wo die Dreier-, Fünfer- und Achterzeilen Contactlinien sind, eine quer gestellte Ellipse mit dem Axenverhältniss a:b=3:2, später dagegen, wenn die Fünfer-, Achter- und Dreizehnerzeilen als Contactlinien erscheinen, eine stärker in die Breite gezogene Ellipse, beispielsweise mit dem Axenverhältniss 2:1, so erhält man die Stellung des ersten Stadiums, indem man die Giebelhöhe des entsprechenden Dachstuhls kreisförmiger Organe im Verhältniss von 3 zu 2 reducirt, und ebenso die Stellung des zweiten Stadiums durch eine weitere Reduction im Verhältniss von 2 zu 1,5. Die beiden Stadien können alsdann direct mit einander verglichen werden. Wie man sieht, schliesst sich diese ganze Manipulation so unmittelbar an das Vorhergehende an, dass ein weiteres Eingehen auf die fraglichen Abweichungen überflüssig erscheint.

Specielle Erwähnung verdient nur der besondere Fall, in welchem die Ellipsen nach stattgefundenem Wechsel, d. h. nach Herstellung des Contactes in einer neuen Richtung, eine Zeit lang ihre Axen in demselben Verhältniss ändern, in welchem Längenund Dickenwachsthum zu einander stehen, so zwar, dass wenn z. B. der ganze Complex um 10% mehr in die Dicke wächst, auch die Queraxe der Ellipsen eine entsprechend stärkere Zunahme erfährt. In diesem Falle bleibt nämlich der Contact nach drei Richtungen, wie er sonst nur im Moment des Wechsels besteht, längere Zeit erhalten; der wirksame Dachstuhl erscheint demgemäss aus zwei äussern und einem mittlern Sparren zusammengesetzt, deren Winkel- und Längenverhältniss sich fortwährend ändert. Bleibt endlich das Breitenwachsthum der Ellipsen hinter dem des Systems zurück, so fällt der längste Sparren ausser Spiel, d. h. der Contact in dieser Richtung wird unterbrochen; findet das Gegentheil statt, so erfolgt die Unterbrechung in der Richtung des kürzesten Sparrens. Aber trotz dieser besondern Umstände erleiden die Oscillationsweiten nicht die geringste Veränderung, und die Giebelhühe des Dachstuhls ist nach wie vor durch das Axenverhältniss der Ellipsen bestimmt. Ein vorwiegender Druck nach irgend einer Seite kommt unter diesen Umständen nicht zu Stande.

Grössere Schwierigkeiten verursachen die Formveränderungen, welche die mechanischen Kräfte herbeiführen, insbesondere die Abplattungen der Organe durch ihren gegenseitigen Druck. In manchen Fällen erreichen dieselben bekanntlich einen so hohen Grad, dass die rundlichen Querschnittsformen der Anlagen schon frühzeitig in scharf ausgeprägte Polygone übergehen, die sich ohne alle Zwischenräume aneinander anschliessen. So z. B. bei den Zapfen von Pinus und Cupressus, beim Fruchtstand von Ananassa, bei manchen Compositen und Myrtaceen etc.; schwächere Abplattungen kommen häufig vor. In mechanischer Hinsicht haben diese Abplattungen zwei wichtige Veränderungen zur Folge, welche die Theorie der Verschiebungen nicht wenig erschweren. Die erste Veränderung betrifft die Zahl der wirksamen Contactlinien, und in dieser Hinsicht kehrt der besondere Fall wieder, von dem vorhin die Rede war. In Folge der Abplattung und der damit zusammenhängenden plastischen Beschaffenheit der Organe kommt nämlich auch hier nach drei verschiedenen Richtungen ein dauernder Contact zu Stande, und es ist leicht möglich, dass derselbe während der ganzen Zeitdauer von einem Wechsel bis zum nächstfolgenden erhalten bleibt. Entsprechen z. B. diese Richtungen den Dreier-, Fünfer- und Achterzeilen, so fallen im Verlaufe der Verschiebung, sofern das Dickenwachsthum vorwiegt, die Dreier ausser Betracht, dafür aber treten die Dreizehner ein und bleiben nun mit den Fünfern und Achtern dauernd wirksam. Wir haben es also wiederum mit einem Dachstuhl zu thun,

welcher aus drei ungleich geneigten Sparren zusammengesetzt ist, diesmal jedoch in Verbindung mit allseitigem Druck, der natürlich nach dieser oder jener Richtung auch vorwiegen kann und in der Regel auch vorwiegen wird. Es fragt sich nun, wie in einem solchen Falle die Druckkräfte sich vertheilen und welches die resultirenden Wirkungen seien.

So einfach diese Aufgabe zu sein scheint, so verwickelt ist sie in Wirklichkeit. Selbst wenn die theoretische Lösung unter gewissen Voraussetzungen z. B. für drei Sparren mit gleichem Elasticitätsmodul) vollständig durchgeführt würde, bliebe die Berechnung eines gegebenen Falles doch unausführbar, weil die thatsächlichen Widerstände in den drei Richtungen unbekannt sind und im Verlaufe des Verschiebungsprocesses sich stetig ändern. Die Art, wie dies geschieht, hängt von innern Ursachen ab und gestattet die verschiedensten Abstufungen. Es kommt ganz darauf an, wie die Formveränderungen, welche die Organe einzugehen streben, im Vergleich mit dem Längen- und Dickenwachsthum des Systems beschaffen sind. Haben z. B. die Organe das Bestreben, in longitudinaler Richtung relativ stärker zu wachsen als das Ganze, so wird der mittlere Sparren des Dachstuhls vorzugsweise belastet, unter Umständen so stark, dass der längere äussere vollständig leer ausgeht und folglich bei der Verschiebung sich nicht mehr betheiligen kann. Eine Unterbrechung des Contactes in dieser Richtung braucht aber deshalb noch keineswegs stattzufinden, da ja die passiven Formveränderungen, welche die Organe vermöge ihrer plastischen Beschaffenheit durch den gegenseitigen Druck erleiden, gerade ausreichen können, um ein Auseinanderrücken zu verhindern. Wo dieser Grenzfall wirklich eintritt, erfolgt die Verschiebung selbstverständlich genau so, als ob bloss zwei Contactlinien, eine in der Richtung des mittlern und eine zweite in derjenigen des kürzern äussern Sparrens vorhanden wären. dagegen die Organe die Tendenz, relativ stärker in die Breite zu wachsen als das Ganze, so wird aus analogen Gründen der mittlere Sparren mehr oder weniger entlastet, und es ist auch hier wieder ein Grenzverhältniss denkbar, bei welchem derselbe vollständig ausser Wirkung gesetzt ist. Zwischen diesen beiden Grenzfällen sind natürlich die mannigfachsten Uebergänge möglich.

Um nun den Effect beurtheilen zu können, den das factische Zusammenwirken dreier Sparren im Allgemeinen hervorbringt, wollen wir uns ein mittleres Verhältniss denken, welches ihre dauernde Inanspruchnahme nach Maassgabe der Neigung bedingt. Sei also abc (Fig. 7 Taf. I) ein gegebener Dachstuhl, welcher diese Bedingung erfüllt, und cp der mittlere Sparren. Betrachten wir nun zunächst ac und cb für sich allein, so bewirkt diese Combination, wenn wir in c eine longitudinale Zugkraft wirken lassen, nach Früherem eine seitliche Verschiebung nach dem kürzern Schenkel hin. Der hiebei zurückgelegte Weg  $cc_1$  ist in unserer Figur für kreisrunde Organe angedeutet; er entspricht aber auch elliptischen, wenn man sich den Scheitel  $c_1$  durch alle Stadien der Verschiebung hindurch entsprechend höher oder tiefer denkt. Wirkt statt des Zuges ein longitudinaler Druck, so geht die Verschiebung selbstverständlich nach der entgegengesetzten Seite hin.

Lassen wir jetzt den dritten Sparren  $c\,p$  zur Wirkung kommen, so ist in Anbetracht seiner schiefen Stellung einleuchtend, dass dessen Widerstandskraft eine seitliche Componente liefert, welche bei longitudinalem Zug von links nach rechts, folglich bei longitudinalem Druck von rechts nach links gerichtet ist. Die seitliche Verschiebung des Scheitels c wird also in beiden Fällen verringert, und wenn die betreffende



Componente gross genug ist, sogar in ihr Gegentheil umgewandelt. Da indess die Oscillationsweiten desto kleiner werden, je weiter die Contactlinien in der gegebenen Reihe vorrücken, so kann dieser gegentheilige Ausschlag, selbst wenn be ganz wirkungslos wäre, auf keinen Fall den Betrag erreichen, den ae und be für sich allein — es versteht sich, nach der entgegengesetzten Seite hin — bedingen würden. Wir gelangen somit zu dem Ergebniss, dass die dauernde Mitwirkung eines dritten Sparrens im Allgemeinen eine Verkleinerung der Oscillationen bedingt. Es ist sogar möglich, dass diese Oscillationen verschwindend klein werden; die Bahn des Scheitels würde alsdann mit der Linie zusammenfallen, welche dem arithmetischen Mittel zwischen Maximal- und Minimaldivergenzen entspricht.

Um die Verschiebungen plastischer Organe durch Rechnung und Construction zu veranschaulichen, müssen wir uns die Sparren des Dachstuhls elastisch oder doch so beschaffen denken, dass sie dem longitudinalen Druck oder Zug nachgeben, wobei die Voraussetzung erlaubt sein mag, dass die dadurch bedingte Verkürzung oder Verlängerung den wirksamen Kräften proportional sei. Halten wir uns, der Einfachheit wegen, an den longitudinalen Zug. Sind alsdann die Componenten, welche in der Richtung der zwei äusseren Sparren wirken, nach dem Parallelogramm der Kräfte bestimmt, so lässt sich die Verlängerung eines jeden derselben berechnen, sofern die der Kraft- und Längeneinheit entsprechende Constante C gegeben ist. Man hat nämlich

$$\text{Verlängerung} = \frac{\text{Zugcomponente} \times \text{Sparrenlänge}}{\text{Querschnitt}} \cdot \textit{C}.$$

Ist C unbekannt, was in unserem Falle Regel ist, der Querschnitt dagegen approximativ bestimmbar, so kann nach dieser Gleichung zwar nicht die absolute, aber doch die relative Verlängerung der beiden Sparren und damit die Richtung der seitlichen Abweichung des Scheitels construirt werden. Man findet, dass diese Abweichung in Folge eines kongitudinalen Zuges für Oeffnungswinkel von c. 70—80° und darüber stets nach der Seite des kürzern Sparrens erfolgt, während allerdings bei kleinerem Winkel gar keine oder die entgegengesetzte Verschiebung eintritt.

Durch Einführung eines dritten Sparrens wird die Aufgabe ziemlich verwickelt, so dass es rathsam ist, sich über den Einfluss desselben auf den Verschiebungsprocess zunächst mit Hülfe des Experiments zu orientiren. Man verbinde drei elastische Bänder c a, c b und c p (Fig. 19 Taf. III) dergestalt mit einander, dass sie einen umgekehrten Dachstuhl bilden, an welchem die Punkte a. b und p unbeweglich sind, während c in Folge der Belastung sich senkt\*). Die Einrichtung wird am besten so getroffen, dass jedes Band ausgehängt und folglich ausser Wirkung gebracht werden kann. Es ist alsdann leicht, zuerst die Verschiebung für die Paare c a und c b, oder auch für c p und c b zu bestimmen und damit das Zusammenwirken der drei Sparren zu vergleichen. Ich habe Beobachtungen dieser Art für eine Reihe von Combinationen angestellt und dabei ausnahmslos eine Verkleinerung der Oscillationsweiten in Folge der Mitwirkung des mittlern Sparrens constatirt.

Der streng mathematische Beweis des Satzes, dass der mittlere Sparren die Oscillationsweiten verringert, mag hier auf die Bestimmung der Richtung eingeschränkt werden, in welcher der Scheitel e unter dem Einfluss der Belastung und der Elasticitätskräfte der drei Sparren sich zu senken beginnt. Vergleicht man alsdann diese Senkungsbewegung mit derjenigen, welche die Construction für die zwei äusseren Sparren ergibt, so lässt sich für jeden gegebenen Fall leicht constatiren, dass die Bewegungsrichtung am zweischenkligen Ap-



<sup>\*)</sup> Will man diesen Apparat zu Messungen benutzen, so ist natürlich auf möglichste Uebereinstimmung der Bänder und auf gleichmässige Vertheilung der Elasticitätskräfte Gewicht zu legen. Kautschukbänder genügen diesen Anforderungen selten; besser sind Schraubenfedern aus gehärtetem Messingdraht (beispielsweise Nr. 5), die sich leicht in beliebiger Länge herstellen lassen.

parat stets einen grösseren Winkel mit der Senkrechten bildet, als wenn die drei Sparren zusammenwirken.

Es seien wieder a, p und b (Fig. 19) die Befestigungspunkte der drei elastischen Stäbe (Bänder, Schraubenfedern etc.), die wir uns im Punkte c unter sich verbunden und durch eine Kraft P in Anspruch genommen denken\*). Die Querschnittsfläche des einzelnen Stabes sei gleich F, die Länge = l und sein Elasticitätsmodul  $= \varepsilon$ . Nehmen wir alsdann den Punkt c als Ursprung eines rechtwinkligen Coordinatensystems (vgl. Fig. 20) und bezeichnen die Coordinaten der Endpunkte a, p und b mit x und y (wobei in unserm Falle y für alle Stäbe gleich gross, x dagegen von einem Stab zum andern variabel ist), so ist die Länge eines Stabes gegeben durch die Gleichung

$$l^2 = x^2 + y^2. (1)$$

Die Kraft P sei durch ihre Seitenkräfte X und Y nach der Richtung der Coordinatenaxen bestimmt. Die dadurch bedingte Verschiebung des Punktes c denken wir uns unendlich klein, so dass die noch unbekannten Coordinaten des verrückten Punktes als Differentiale von x und y erscheinen und demgemäss mit x und y bezeichnet werden können. Dann erhält man durch totale Differentiation obiger Gleichung x

$$l \triangle l = x \triangle x + y \triangle y, \qquad (2)$$

wo  $\bigwedge l$  die Längenzunahme des einzelnen Stabes ist.

Die Kraft S, die in jedem Stabe wirkt, ergibt sich nun aus der Aenderung  $\triangle l$ ; man hat

$$S = \frac{\triangle l}{l} \cdot \varepsilon F. \tag{3}$$

Zerlegen wir diese Kraft in die den Coordinaten entsprechenden Seitenkräfte  $\frac{x}{l}$  S und  $\frac{y}{l}$  S, so muss natürlich die Summe aller  $\frac{x}{l}$  S gleich sein der Seitenkraft X von P, und ebenso die Summe aller  $\frac{y}{l}$  S gleich der Seitenkraft Y. Hieraus ergeben sich unter Berücksichtigung von (2) und (3) die Bedingungsgleichungen

$$X = \sum_{l}^{x} S = \sum_{l} (x^{2} \triangle x + x y \triangle y) \frac{\varepsilon F}{l^{3}}$$

$$Y = \sum_{l}^{y} S = \sum_{l} (y x \triangle x + y^{2} \triangle y) \frac{\varepsilon F}{l^{3}}$$
(4)

wobei sich das Summenzeichen Z auf alle x und y der drei Stäbe bezieht.

Mit Hülfe dieser Gleichungen können die unbekannten Differentiale  $\triangle$  x und  $\triangle$  y bestimmt werden. Setzen wir zu diesem Behufe

$$\begin{array}{ccc}
\sum \frac{x^2 \, \varepsilon \, F}{l^3} &= a^2 \\
\sum \frac{y^2 \, \varepsilon \, F}{l^3} &= b^2 \\
\sum \frac{x \, y \, \varepsilon \, F}{l^3} &= C
\end{array}$$
(5)



<sup>\*)</sup> Herr Prof. Culmann, der Begründer der graphischen Statik, hatte die Güte, mir die Lösung des vorliegenden Problems für eine beliebige Anzahl von Stäben, die von einem Punkte im Raume ausstrahlen, brieflich mitzutheilen und zugleich die in unserem Falle möglichen Vereinfachungen nachträglich beizufügen. Diese klare Darlegung hätte es wohl verdient, in extenso abgedruckt zu werden; allein es schien mir dem botanischen Publicum gegenüber doch rathsamer, die analytische Entwicklung von vorne herein auf den gegebenen einfachen Fall, d. h. auf das nothwendige Minimum zu beschränken.

Dann wird

$$X = a^{2} \triangle x + C \triangle y.$$

$$Y = C \triangle x + b^{2} \triangle y,$$
(6)

woraus, wenn (6) mit  $b^2$  und (7) mit C multiplicirt, und hierauf (7) von (6) abgezogen wird  $X b^2 - Y C = (a^2 b^2 - C) \triangle x$ , folglich

$$\triangle x = \frac{Xb^2 - YC}{a^2b^2 - C^2} \,. \tag{8}$$

Ebenso erhält man

$$\triangle y = \frac{Ya^2 - CX}{a^2b^2 - C^2}. \tag{9}$$

Bezeichnen wir endlich mit  $\varphi$  den Winkel, den die Bewegungsrichtung des Punktes c in unserer Figur mit der Horizontalen bildet, so ist

cotang 
$$\varphi = \frac{\triangle x}{\triangle y} = \frac{Xb^2 - YC}{Ya^2 - CX}$$
. (10)

Da nun im gegebenen Fall die Richtung der Kraft P in die Verticale fällt, so wird die Componente X, wenn die Abscissenaxe horizontal gedacht wird, = 0, und Y = -P (mit dem Zeichen -, weil die Richtungslinie von der x-Axe nach unten geht). Dadurch vereinfacht sich obige Gleichung in

$$\cot q = \frac{C}{a^2}.$$
 (11)

Beispiel. Für die in Fig. 19 u. 20 gegebenen Dimensionen ist für die drei Stäbe c a, c p, c b die Ordinate der Endpunkte = 19 mm, indess die Abscissen  $x_a = -47$  mm,  $x_p = -8$  mm,  $x_b = +17$  mm und die Längen  $l_1 = 50$ ,  $l_2 = 20$ ,  $l_3 = 25$  mm betragen Fig. 20). Man hat folglich nach (5), wenn s für alle drei Stäbe = 1 und die Querschnittsfläche F ebenfalls = 1 gesetzt wird

$$a^{2} = \frac{47^{2}}{50^{3}} + \frac{8^{2}}{20^{3}} + \frac{17^{2}}{25^{3}} = 0,044168$$

$$C = -19 \left[ \frac{-47}{50^{3}} - \frac{8}{20^{3}} + \frac{17}{25^{3}} \right] = 0,005472.$$

Hieraus

cotang 
$$\varphi = \frac{C}{a^2} = 0,123890$$
  
 $\varphi = 82^{\circ} 57'.$ 

Die unendlich kleine Verrückung des Punktes c findet also in einer Richtung statt, welche bloss um c.  $7^{\circ}$  von der Verticalen abweicht (Linie 1, 2 u. 3 in Fig. 20). Diese nämliche Richtung darf natürlich auch für ein nicht zu grosses endliches Stück des zurückgelegten Weges als zutreffend bezeichnet werden. Da nun die in gleicher Weise durchgeführte Rechnung für jedes folgende Stück noch eine etwas kleinere Abweichung ergibt, so ist der Einfluss des dritten Stabes durch die Bestimmung des Winkels  $\varphi$  und die Vergleichung desselben mit der Abweichung am zweischenkligen Apparat hinlänglich aufgeklärt.

In Wirklichkeit sind die Elasticitätsmodule der drei Stäbe gewöhnlich ungleich und während der Verschiebung variabel, überdies in keinem Falle genau bekannt. Man sieht leicht ein, dass dadurch die arithmetische Bestimmung der Oscillationsweiten unmöglich gemacht wird.

Für die Beurtheilung der Verschiebungen, welche mit gegenseitiger Abplattung der Organe verbunden sind dürfte es bei dieser Sachlage am zweckmässigsten sein, vor Allem die thatsächlichen Form- und Stellungsänderungen durch Beobachtung verschiedener Alterszustände zu ermitteln und damit zugleich das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein erheblicher Differenzen gegenüber dem Verschiebungsgange kreis-

förmiger oder elliptischer Organe festzustellen. Sind Differenzen nachweisbar, so gibt die Beobachtung zugleich alle nur wünschbaren Daten in Betreff der Oeffnungswinkel und der Berührungsflächen, und gestützt auf einen so umfassenden Thatbestand ist die Erledigung der Frage, wie die Verschiebungen zu deuten seien, eine viel leichtere.

Nach meinen bisherigen Beobachtungen ist der Einfluss des dritten Sparrens für die am häufigsten vorkommenden mittleren Oeffnungswinkel der beiden äussern nicht nachweisbar; die einschlägigen Abweichungen sind so geringfügig, dass die Fehler der Messung und die kleinen Unregelmässigkeiten des Wachsthums, die sich ja auch sonst immer einzustellen pflegen, zur Erklärung derselben ausreichen. Als Belege mögen folgende Beispiele dienen.

Pinus excelsa. Ganz junge, noch im Knospenzustande befindliche Zapfen zeigen Fünfer- und Achterlinien mit einem Oeffnungswinkel von c. 80° und einer Divergenz von 3 °T. Die Fruchtschuppen bilden Rhomben mit vier nahezu gleich langen Seiten, verhalten sich also wie kreisförmige Organe. Am einjährigen Zapfen figuriren die nämlichen Contactlinien und bilden ebenfalls annähernd gleichseitige Rhomben; allein der Oeffnungswinkel ist durch vorwiegendes Dickenwachsthum auf c. 95° gestiegen, und die Divergenz beträgt jetzt 3 °T. Der ausgewachsene Zapfen endlich zeigt im geschlossenen Zustande Kreuzung der Dreier und Fünfer unter Winkeln von 90 bis 100°, wobei die Abstände auf der Fünferlinie etwa im Verhältniss von 6: 5 kleiner sind. Die Divergenz war an den Stellen, wo der Oeffnungswinkel 100° erreichte, ziemlich genau 5 °T, an andern etwas darüber oder darunter.

Stellen wir diese Ziffern mit denjenigen zusammen, welche die Construction für kreisförmige Organe ergibt, so zeigt sich bezüglich der beiden ersten Stadien eine merkwürdige Uebereinstimmung, welche die Annahme von Störungen vollständig ausschliesst. Der ausgebildete Zapfen lässt sich natürlich mittelst Ellipsen ebenfalls genau übereinstimmend construiren; doch ist damit allerdings Nichts bewiesen. Aus der angestellten Vergleichung geht aber jedenfalls soviel klar hervor, dass die Entwicklung des Zapfens Verschiebungen mit sich bringt, welche mit den theoretisch abgeleiteten ungefähr übereinstimmen.

Pinus sylvestris. Terminalknospe eines Astes. Achter- und Dreizehnerzeilen kreuzen sich ungefähr rechtwinklig und bilden quadratische Maschen. Beobachtete Divergenz annähernd  $\frac{2}{3}$  oder  $\frac{2}{3}$ , während die Theorie in diesem Fall  $\frac{2}{3}$  ergibt. Der Unterschied zwischen den beiden letzten Werthen beträgt ungefähr eine halbe Minute, liegt also innerhalb der Beobachtungsfehler. — Der einjährige Ast rückwärts von der untersuchten Terminalknospe zeigte mir dagegen nahezu rechtwinklige Kreuzung der Zweier- und Dreierzeilen und bei ungefähr gleichseitigen Maschen eine Divergenz, die sehr wenig von  $\frac{1}{13}$  — differirte. Da nun der Theorie zufolge kreisförmig gedachte Organe bei einem Oeffnungswinkel von  $90^{\circ}$  (und ebenso quer gestellte Ellipsen bei entsprechend grösserem Oeffnungswinkel) genau nach  $\frac{1}{13}$  stehen, so ist auch hier die Uebereinstimmung befriedigend. Aus diesen Beobachtungen geht somit hervor, dass die Entfaltung der Knospe mit einer kleinen Drehung verbunden ist, welche von der theoretisch abgeleiteten nicht merklich abweicht.

Die Folgerungen, die sich aus solchen Beispielen ergeben, sind in Bezug auf die Divergenzen, welche bei ungefähr rechtwinklig gekreuzten Contactlinien zu Stande kommen, voraussichtlich allgemein gültig, auch wenn die Berührung ausserdem noch auf einer steilern oder weniger steilen Schrägzeile dauernd hergestellt bleibt. Der



longitudinale Druck oder Zug bedingt also unter allen Umständen eine kleine Drehung, welche sich aus den früher (p. 18) mitgetheilten Daten über den Gang der Verschiebung für jede beliebige Nummer berechnen lässt. Was dagegen die Schwingungsamplitude zwischen den successiven Wechseln betrifft, so geht aus meinen Beobachtungen hervor, dass das gleichzeitige Zusammenwirken dreier Contactlinien, verbunden mit entsprechender Abplattung der Organe, allerdings erhebliche Aenderungen herbeifthrt, und zwar immer im Sinne einer Verkleinerung der Oscillationsweiten. So ergibt z. B. die Entfaltung der Laubtriebe von Pinus Pinsapo, wie oben (p. 27) gezeigt wurde, unter Voraussetzung kreisförmiger Querschnittsformen für die oberen Blätter Schwingungen bis zu 230°, wobei unter anderem die Achterzeilen bald steil aufgerichtet, bald mehr der Horizontalen genähert erscheinen. In Wirklichkeit sind mir nun aber solche Verschiedenheiten der Neigung nie aufgestossen, obschon ich gerade mit Rücksicht auf diese Frage eine grössere Anzahl von Knospen in den verschiedensten Entwicklungsphasen untersucht habe. Einzelne dieser Objecte sind auf Taf IV Fig. 22-24 abgebildet. Der Vergleichbarkeit halber war es nothwendig, an den vorgerückteren Knospen die Blätter bis auf die Basis wegzuschneiden, weil ja nur der Stamm mit seinen Insertionsflächen, nicht der ganze Organcomplex, die Erscheinungen der Streckung ungetrübt zur Anschauung bringt\*). Man sieht, dass die Divergenz in keinem Stadium erheblich von 13 abweicht. — Dasselbe Ergebniss lieferten mir auch die Laubtriebe von Picea excelsa (Fig. 28 eine Knospe), A bies cephalonica und andere Abietineen. Genauere Messungen sind nicht wohl ausführbar, weil die Entwicklung der Knospen auf der Sonnenseite gewöhnlich etwas weiter fortgeschritten ist als auf der entgegengesetzten, was natürlich kleine Unregelmässigkeiten mit sich bringt. Ich bin daher ausser Stande, die wirklichen Oscillationsweiten in Zahlen auszudrücken; sicher ist nur, dass sie erheblich kleiner sind als bei starren kreisförmigen Organen.

Die polygonalen Formen der Organe, wie sie durch Abplattung zu Stande kommen, sind zum Theil von den activen Wachsthumsvorgängen, andern Theils von den Druckcomponenten der verschiedenen Richtungen abhängig. Lassen wir z. B. elliptische Organe mit constantem Axenverhältniss, welche sich in der Richtung der Contactlinien leicht tangiren, in Gedanken etwas stärker wachsen als der Boden, auf dem sie stehen, so treten an den Berührungspunkten sofort Abplattungsflächen auf, deren Lage durch die an jene Punkte gelegten Tangentialebenen bestimmt ist. Diese Abplattungsflächen nehmen im Verlaufe des weiteren Wachsthums an Grösse zu, bis sie endlich in den Winkeln zusammentreffen und nun die in Rede stehenden Polygone bilden. In Fig. 27 Taf. IV ist dieses Resultat der Abplattung in seiner Beziehung zu den ursprünglichen Ellipsen dargestellt; das Netz der Polygone entspricht ungefähr demjenigen von Pinus Pinaster. Man sieht, dass der grösste Durchmesser derselben sich etwas schief stellt, obschon die grosse Axe der Ellipsen vollkommen horizontal angenommen wurde.

Haben die Organe das Bestreben, während des Abplattungsprocesses ihre Form zu ändern, so werden dadurch selbstverständlich die Neigungen der Tangentialebenen



<sup>\*)</sup> Die peripherischen Enden der Nadeln bilden an vorgerückteren Knospen ganz andere Contactlinien als die Insertionsflächen am Stamm, wie sie nach dem Abschneiden der Blätter dicht über der Basis sich darstellen.

mit beeinflusst und somit auch die Winkel der Polygone grösser oder kleiner. Dagegen wirkt die passive Formveränderung, welche der einseitige Druck bedingt, bei gegebenen Contactlinien offenbar vorwiegend auf das Längenverhältniss der Polygonseiten und nur in sehr geringem Maasse auf die Winkelgrössen ein.

Die Druckcomponenten, welche sich für die Richtungen der Contactlinien ergeben, kommen streng genommen nur auf der abgerollten Cylinderfläche, wo sämmtliche Schrägzeilen als Gerade erscheinen, in ihrem vollen Betrage zur Geltung. In der Wirklichkeit ist die Sache nicht ganz so einfach. Wir haben es hier stets mit Contactlinien zu thun, welche doppelte Krümmung zeigen und folglich das Bestreben haben, seitlich auszubiegen, wenn sie durch eine in ihrer eigenen Richtung wirksame Kraft zusammengedrückt werden. Sie verhalten sich in dieser Hinsicht ungefähr wie krumme oder schwach gewundene Säulen, bei denen die Belastung, wie bekannt, ebenfalls seitliche Componenten liefert, durch welche die Krümmung verstärkt wird. Von solchen Componenten kommen nun bei einem Organcomplex zweierlei vor: die einen fallen in die Ebene der sich kreuzenden Contactlinien und ihre Richtung geht im Allgemeinen auf beiden Sparren des wirksamen Dachstuhles nach unten und gegen die Mediane zu; die andern stehen radial und wirken auf die seitlichen Organe als ein von innen nach aussen gerichteter Zug. Die Effecte, welche diese seitlichen Componenten hervorbringen, lassen sich bis zu einem gewissen Grade theoretisch bestimmen, und ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich gewisse allbekannte Erscheinungen auf Rechnung der radialen Zugkräfte schreibe, deren Betrachtung mir eben deshalb geboten erscheint. Was dagegen die tangential-schiefen Componenten betrifft, welche parallel zur Oberfläche gestellt sind, so habe ich bis dahin keine Abweichungen kennen gelernt, die ich mit Sicherheit ihrem Einflusse zuschreiben könnte. Es ist auch nicht vorauszusehen, dass dieser Einfluss je in erheblichem Maasse zur Geltung komme, weil die Resultirende der ohnehin kleinen Componenten jederzeit nur wenig von der Längsrichtung abweicht und folglich grossentheils wie eine Verstärkung des longitudinalen Druckes wirkt. Unter solchen Umständen schien mir ein näheres Eingehen auf die fraglichen Störungen überflüssig zu sein.

Halten wir uns also an die radialen Zugkräfte. Um ihr Zustandekommen zu veranschaulichen und gleichzeitig die Beziehungen derselben zum longitudinalen Druck festzustellen, wollen wir uns einen Organcomplex denken, dessen Oberfläche ACB (Fig. 26 Taf. IV) schon in der Anlage schwach gewölbt erscheint. Die einzelnen Organe seien im Verhältniss zum Gesammtdurchmesser von ansehnlicher Grösse, etwa wie bei einem Tannzapfen. Dann bedingt der longitudinale Druck, wie er beispielsweise in einem nach obiger Figur ausgeführten Apparat durch Annäherung der Punkte A und B zu Stande kommt, offenbar eine stärkere Krümmung der Aussenfläche ACB. Eine solche Krümmung ist aber nur möglich, indem die Organe sich in radialer Richtung entsprechend strecken, wobei im Allgemeinen anzunehmen, dass jedes einzelne Organ sich passiv verhalte und somit der Streckung einen gewissen Widerstand entgegensetze. Wir können diesen Widerstand durch Gewichte ausdrücken, welche den Bogen ACB von oben belasten; für jedes seitliche Organ figurirt alsdann das ihm zukommende Gewicht, d. h. das Maass. seines Widerstandes. Behufs einer vorläufigen Orientirung sei ferner die Annahme gestattet, der Bogen ACB besitze parabolische Krümmung



(wodurch die Rechnung wesentlich vereinfacht wird), und die Belastung sei gleichmässig auf die Horizontalprojection des Bogens, also auf die Gerade AB vertheilt, dergestalt, dass jeder Längeneinheit eine Gewichtseinheit entspricht. Bezeichnet man nun die Gewichtseinheit mit q, die halbe Spannweite ( $=\frac{1}{2}AB$ ) mit b, die Pfeilhöhe des Bogens mit a und den von jedem Widerlager (A und B) ausgehenden longitudinalen Druck mit Q, so lehrt die Mechanik\*), dass für den Fall des Gleichgewichts

$$Q = \frac{q b^2}{2 a}.$$

Ist also beispielsweise, wie in unserer Figur, b = 40 mm und a = 8 mm, so wird  $Q = 100 \cdot q$ .

Nicht parabolische Krümmungen liefern natürlich ein etwas abweichendes Verhältniss; doch kommen die Differenzen bei einem Bogen, dessen Krümmungsradius im Verhältniss zur Spannweite sehr gross ist, kaum in Betracht.

Die Mechanik lehrt ferner, dass ein parabolischer Bogen durch ein auf die Horizontalprojection gleichmässig vertheiltes Gewicht keine andere Formveränderung erfährt, als die von der innern Spannung herrührende. Die Parabel ist also für diesen speciellen Fall eine Gleichgewichtscurve, wie unter andern Voraussetzungen die Ketten-Bei den meisten Organsystemen besteht nun aber offenbar eine solche Gleichmässigkeit der Belastung nicht; denn die Organe entstehen in acropetaler Reihenfolge, und es ist anzunehmen, dass die ältern den radialen Zugkräften pro Einheit der Querschnittsfläche einen grössern Widerstand entgegensetzen, als die nach oben sich anschliessenden jungern. Ueberdies ist das Wachsthumsbestreben der Organe nicht überall dasselbe, und hieraus entspringen weitere Ungleichheiten bezüglich des passiven Widerstandes. Daraus erhellt zur Gentige, dass die Bedingungen des Gleichgewichts zwischen dem longitudinalen Druck und den radialen Widerständen sich in Wirklichkeit nicht so einfach gestalten, wie in dem vorhin betrachteten Fall. Wir haben es bei einem beliebigen Coniferenzapfen nicht bloss mit ungleichen Horizontalprojectionen der successiven Organe, sondern auch mit ungleichen Kräften zu thun, welche in den entsprechenden Abständen der Streckung entgegenwirken.

Unsere Aufgabe besteht jetzt darin, für eine ganz beliebige Vertheilung der Belastung die Gewölbelinie zu construiren, welche dem Gleichgewichtszustand entspricht. Dies geschieht am einfachsten mittelst der graphischen Methode, welche in den folgenden Zeilen, soweit es für den vorliegenden Fall nöthig ist, kurz erläutert werden soll. Das Nähere in Betreff der Begründung findet der Leser in der einschlägigen Literatur\*\*).

Die Construction ist in Fig. 29 Taf. V ausgeführt. Die Horizontalprojectionen der Organe (man denke z. B. an die Fruchtschuppen eines Pinuszapfens) sind auf einer Geraden AB aufgetragen; man erhält auf diese Weise die Punkte 0, 1, 2, 3 . . ., auf welche die radialen Widerstände zu beziehen sind. Durch diese Punkte zieht man ebensoviele Senkrechte, welche die Projectionsbasis rechtwinklig schneiden. Auf der rechten Seite der Figur dient eine weitere Senkrechte MN als Scala für die radialen Widerstände, welche hier der Reihe nach aufgetragen werden; das Stück 01 entspricht



<sup>\*)</sup> Vgl. z. B. Weisbach, Ingenieur- und Maschinenmechanik. 4. Auflage, II, p. 174.

<sup>\*\*)</sup> Das ausführlichste Werk hierüber ist: Culmann, graphische Statik. Eine kurze Anleitung enthält auch Weisbach, Ingenieur- und Maschinenmechanik. 5. Auflage. I. (1875).

dem Widerstand im Punkte 1 der Projectionsbasis, das Stück 1 2 demjenigen im Punkt 2 u. s. f. Sämmtliche Punkte der verticalen Scala MN werden jetzt mit einem beliebig\*) gewählten Punkt P auf der Horizontalen, dem sogenannten Pol. verbunden; man erhält dadurch eine fächerförmige Figur, deren Strahlen mit den entsprechenden Stücken der Gewölbelinie gleiche Neigung haben. Zieht man also das Stück 0 a vom Punkte 0 der Projectionsbasis aus parallel mit dem Strahl 0 P, dann das Stück a b parallel mit 1 P, b c parallel mit 2 P u. s. f., so bilden diese Stücke zusammengenommen die gesuchte Gewölbelinie, und die Gerade A C, welche deren Endpunkte verbindet, entspricht der Längsrichtung des ganzen Organsystems.

Es ist nun freilich keine Aussicht vorhanden, die verschiedenen Kräfte, von denen die Krümmung der Gewölbelinie abhängig ist, je arithmetisch genau bestimmen zu können. Man wird in dieser Hinsicht im günstigsten Falle auf eine annähernd richtige Schätzung angewiesen sein. So wurde z. B. in obiger Figur, bei deren Construction ich zunächst einjährige Pinuszapfen im Auge hatte, willkürlich vorausgesetzt, dass die Widerstände der kleinen untern Fruchtschuppen denjenigen der mittleren Zone gleich seien, während sie möglicher Weise erheblich grösser oder kleiner sind. Ebenso ist bezüglich der Abnahme des Widerstandes gegen die Spitze hin durchaus nichts Sicheres bekannt. Wie dem aber auch sein mag, soviel steht jedenfalls ausser Frage, dass die besprochenen mechanischen Factoren die äussere Form der Organsysteme wesentlich beeinflussen. Auch lehrt sehon die Betrachtung eines beliebigen Medianlängsschnittes durch einen jungen Zapfen oder ein männliches Kätzchen (Fig. 12 Taf. II), dass die Organe ein gewölbartiges System bilden, dessen Fugenflächen meist sehr augenfällig convergiren.



<sup>\*)</sup> Eigentlich entspricht der Abstand des Punktes P von der Verticalen dem parallel mit AB wirksamen longitudinalen Druck, der aber hier unbekannt ist.

# Zweiter Abschnitt.

# Anlegung neuer Organe im Anschluss an vorhandene.

Vorstehende Untersuchungen setzen die ursprüngliche Stellung seitlicher Sprossungen als gegeben voraus und beschränken sich ausschliesslich auf die Ermittlung der nachträglichen Verschiebungen. Eine weitere Aufgabe, deren Lösung wir versuchen wollen, besteht nun darin, das Zustandekommen jener ursprünglichen Stellung, d. h. das Hervortreten der jungen Anlagen am Mutterorgan zu studiren, zunächst zu dem Zwecke, alle die Umstände kennen zu lernen, welche in Bezug auf Anordnung und Entwicklungsfolge derselben bezeichnend sind, sodann, um aus der Gesammtheit der beobachteten Erscheinungen die mechanisch erklärbaren Momente auszuscheiden und in ihren Beziehungen darzulegen.

# Erstes Capitel.

# Vorläufige Orientirung.

#### 1. Einleitendes.

Der Entwicklungsgang seitlicher Organe lässt mit Rücksicht auf die letzten Principien, die man sich als die ortbestimmenden denkt, a priori verschiedene Auffassungen zu. Man kann sich erstlich vorstellen, das Wachsthum der Pflanze steige im Allgemeinen in der Richtung einer Schraubenlinie am Stengel empor und die Anlegung der seitlichen Sprossungen beruhe bloss auf einer örtlichen Steigerung dieses schraubenlinigen Wachsthums. In dieser Annahme liegt bekanntlich das Grundprincip der Schimper-Braun'schen Blattstellungslehre, deren weitere Aufstellungen ich hier als bekannt voraussetze. Auch die Brüder Bravais bezeichnen die Schraubenlinie, welche sämmtliche Organe umfasst als spire génératrice, und obgleich die Definition derselben eine rein geometrische ist, so liegt doch in der Annahme einer unveränderlichen irrationalen Divergenz ein entwicklungsgeschichtliches Moment versteckt, das man frei-

lich in der Bravais'schen Arbeit nirgends hervorgehoben findet. Man kann zweitens von der Ansicht ausgehen, die Spiraltendenz der Pflanze finde ihren wahren Ausdruck nicht sowohl in der einen Schraubenlinie, die man als Grundspirale bezeichnet, als vielmehr in den unter sich parallelen Contactlinien oder beliebigen andern Schrägzeilen, welche zu mehreren neben einander liegen. Auf jeder Schrägzeile würden hiernach die Organe in regelmässiger Entwicklungsfolge und bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander hervorsprossen, wobei es leicht vorkommen könnte, dass einzelne dieser genetischen Spiralen sich zeitweise etwas im Vorsprunge befänden. Die Grundspirale hätte nach dieser Auffassung, wozu schon Bonner\*) die Anregung gegeben, bloss die Bedeutung einer geometrisch abgeleiteten Schraubenlinie, weshalb eine streng acropetale Reihenfolge auf derselben nicht zu erwarten wäre. Wo verschiedene Systeme von Schrägzeilen ungefähr gleich deutlich hervortreten, wäre natürlich zu untersuchen, welches derselben das specifisch genetische sei. Eine dritte Annahme, die sich unmittelbar an die vorhergehende anschliesst, ist diejenige NAUMANN's \*\*), nach welcher » die in der Regel vertical aufwärts strebende Entwicklung der Pflanzen die Gesetze der Blattstellung wohl eher in Verticallinien als in Schraubenlinien begründen dürfte«. In der eleganten Darstellung Naumann's erscheinen demnach die Orthostichen als die genetischen Linien, und die verschiedenen Spiralstellungen kommen dadurch zu Stande, dass die Insertionspunkte der seitlichen Organe auf den benachbarten Verticalen mehr oder weniger, aber stets in gesetzmässiger Weise, gegen einander verschoben sind. Beim Uebergang eines Quincunx in einen höhern der nämlichen Reihe, z. B. von 15 in 31, findet Gabelung der vorhandenen oder Einschaltung von neuen genetischen Linien statt; Grundwendel sowohl wie secundäre Spiralen sind geometrisch abgeleitete Curven.

Im Gegensatz zu diesen Anschauungen, welche bei aller Verschiedenheit doch darin übereinstimmen, dass die seitlichen Sprossungen an gewisse Linien gebunden sind, auf welchen sie in acropetaler Reihenfolge hervortreten, hat HOFMEISTER in seiner allgemeinen Morphologie der Gewächse zum ersten Mal ein mechanisches Moment in die Betrachtung eingeführt und auf Grund seiner Untersuchungen den Satz aufgestellt, dass die neuen Organe in der grössten Lücke entstehen, welche die schon vorhandenen zwischen sich lassen. Die Vorstellung genetischer Linien ist damit vollständig preisgegeben; wir haben es jetzt bloss noch mit Punkten oder, wenn man lieber will, mit Figuren zu thun, welche zu andern in bestimmte Beziehungen treten. Meine eigene Auffassung, die ich in den Hauptzügen schon in meiner vorläufigen Mittheilung \*\*\*) dargelegt habe, schliesst sich mit einigen Abänderungen der HOFMEISTER'schen an; sie theilt mit ihr den so eben hervorgehobenen Grundcharakter, welcher als ortbestimmende Factoren für neu zu bildende Organe bloss Form, Grösse und Stellung der vorhandenen gelten lässt†). Im Uebrigen wird man freilich zwischen der Hofmeister'schen Darlegung und der meinigen manche Verschiedenheiten finden, die ich vorläufig unberührt lasse.

Für die formale mathematische Betrachtung ist es begreiflicher Weise vollständig

<sup>\*)</sup> Bonnet, usage des feuilles, p. 165.

<sup>\*\*)</sup> NAUMANN, Ueber den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung vieler Pflanzen. Dresden und Leipzig 1845.

<sup>\*\*\*)</sup> Verhandlungen der Naturf. Gesellschaft in Basel, 1875.

<sup>+)</sup> Allerdings zunächst nur bei Pflanzen ohne erkennbare Scheitelzelle.

gleichgültig, ob man von dieser oder jener Voraussetzung ausgehe; sie führen alle zu dem nämlichen Resultat. Verlangt man dagegen Uebereinstimmung der Postulate mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, so hört natürlich die Gleichberechtigung der verschiedenen Auffassungen sofort auf. Aber nichtsdestoweniger wird man immerhin zugestehen müssen, dass keine derselben etwa bloss aus der Luft gegriffen ist; denn für jede lassen sich Vorkommnisse anführen, an welche sie sich zwanglos und unmittelbarer als irgend eine andere anlehnt. Für eine einzige Grundspirale sprechen z. B. die zahlreichen Laubtriebe, bei welchen die Blätter (oder bei Moosen die blattbildenden Segmente) thatsächlich in acropetaler Reihenfolge auf einer durch die Insertionspunkte geführten Schraubenlinie auftreten. Dies ist aber auch der einzige einigermassen stichhaltige Beleg, auf den die Schimper-Braun'sche Spiraltheorie sich stützen kann; man wird in sämmtlichen einschlägigen Veröffentlichungen vergeblich nach einem bessern suchen\*). Auf eine Mehrzahl von Spiralen weisen dagegen die Blüthenköpfe von Helianthus, Dipsacus etc., die Laubknospen der Coniferen, der Lycopodien etc. hin. Wer diese Organsysteme im jugendlichen Zustande untersucht und die neuen Anlagen in grosser Zahl am Umfange der gemeinsamen Axe hervorsprossen sieht, meistens so, dass sie die vorhandenen Schrägzeilen in ungetrübter Regelmässigkeit nach oben fortsetzen, dem wird sich auf Grund dieser Beobachtungen die Annahme einer einzigen genetischen Spirale gewiss weniger leicht aufdrängen, als die einer Mehrzahl solcher Und wenn er dann weiter erwägt, dass die Schrägzeilen, die sich ihm ungezwungen als die genetischen bekunden, in den verschiedensten Zahlenverhältnissen mit andern combinirt erscheinen, beispielsweise auch so, dass die Grundspirale mit der Zweierzeile als Contactlinie figurirt und folglich mit gleichem Recht als genetisch zu deuten ist, wie bei andern Objecten die Dreier-, Fünfer- oder Achterzeile etc., so erscheint ihm der Entwicklungsmodus, der am besten zur Schimper-Braun'schen Theorie stimmt, nur noch als ein besonderer Fall eines viel allgemeineren Grundgesetzes. Er wird demgemäss an der Mehrzahl der genetischen Linien festhalten und die Einzahl als eine specielle Modalität des Wachsthums, als das erste Glied einer längern Reihe betrachten.

Für die genetischen Orthostichen endlich führt Naumann zunächst die gerippten Cacteen, dann die Sigillarien, Lepidodendren und diesen ähnliche versteinerte Pflanzen ins Feld, wo bekanntlich die gerade aufsteigenden Zeilen überaus deutlich hervortreten. Er macht ferner darauf aufmerksam, dass unter den Sigillarien einige Species vorkommen, wo »dieselben Strophensysteme (Schrägzeilen gleicher Ordnung) auf beiden Stammseiten nach entgegengesetzten Richtungen aufsteigen, dergestalt, dass die Kanten, in welchen die beiden Seitenflächen zusammenstossen, zugleich als Grenzlinien der widersinnig aufsteigenden Strophensysteme hervortreten«. Diese Erscheinung scheint ihm den entschiedenen Beweis gegen die Realität der Schraubenlinien zu liefern\*\*). Man könnte weiter hinzufügen, dass ähnliche Schrägzeilen, wie diejenigen gedrängt stehender Blätter, auch die Anordnung der Ovula auf manchen Placenten charakterisiren, so z. B. bei Myricaria, Viola, Nicotiana, Lythrum etc., und doch liege hier die Annahme einer spiraligen Tendenz vollständig ferne. Auch die Wirtelbildungen und speciell die



<sup>\*)</sup> Die Betrachtungen Braun's auf p. 212 ff. seiner bekannten Abhandlung über die Ordnung der Schuppen an den Tannzapfen können nicht eigentlich als Belege gelten.

<sup>\*\*)</sup> NAUMANN, l. c. pag. 74.

Stellungsverhältnisse der Blüthenorgane sind offenbar in manchen Fällen mit genetischen Schraubenlinien nicht wohl vereinbar, und die Schlussfolgerung, dass unter solchen Umständen die Orthostichen das Entwicklungsgesetz der Pflanze am naturgemässesten zum Ausdruck bringen, hätte unzweifelhaft Manches für sich. — Wie man sieht, hält es nicht allzuschwer, für jede der besprochenen Ansichten als Vertheidiger aufzutreten und zu ihren Gunsten eine Auswahl von Thatsachen namhaft zu machen, die vielleicht Manchem als schwerwiegende Belege erscheinen mögen. Man darf nur nicht erwarten, dass die Vertheidigung etwaigen Einwänden gegenüber von durchschlagender Wirkung sei.

Was soll ich nun noch als Verfechter des Standpunktes sagen, auf den ich mich selbst gestellt habe? Vorläufig nur wenige Worte. Was wir an der Stammspitze beobachten, sind reihenförmig geordnete Organe, welche nicht etwa auf vorstehenden Kanten, sondern auf der gleichmässig gewölbten Oberfläche zum Vorschein kommen; auch die Rippen der Cacteen etc. entstehen erst nach der Anlegung der seitlichen Organe. Von genetischen Linien, welche objectiv wahrnehmbar wären, kann demzufolge nicht die Rede sein; sie existiren nur in unserer Vorstellung. Allein hier bedürfen sie natürlich, sofern es mehr als blosse Phantasiegebilde sein sollen, ebenfalls einer Rechtfertigung. Es müsste in den Wachsthumsvorgängen der Stammspitze doch irgend etwas Schraubenliniges oder Längsstreifiges gegeben sein, um für eine solche Vorstellungsweise die erforderlichen Anhaltspunkte zu haben; aber auch hievon ist entweder keine Spur zu finden oder die thatsächlichen Verhältnisse fordern wenigstens nicht die Unterstellung von genetischen Linien\*). Es besteht also immer die Möglichkeit und in vielen Fällen die Nothwendigkeit, die Aneinanderreihung der Organe auf ganz andere Principien zurückzuführen, und unsere Aufgabe wird sein, solche ausfindig zu machen, deren Uebertragung auf sämmtliche Gewächse mit keiner zur Zeit bekannten Thatsache im Widerspruch steht.

### 2. Beobachtungen am Scheitel.

Wenden wir uns jetzt, nach dieser flüchtigen Orientirung, zur Beobachtung der Natur. Es gilt zunächst, an der Hand der Thatsachen einen festen, untrüglichen Boden zu gewinnen, auf dem eine tiefere Erkenntniss der Gestaltungsvorgänge sich Bahn zu brechen vermag. Vor Allem ist die Frage zu erledigen, wie die jungen Organe oberhalb der bereits vorhandenen zum Vorschein kommen. Erst nachdem wir an einer Reihe von Beispielen den Entwicklungsgang der Pflanze kennen gelernt haben, dürfen wir den Versuch wagen, aus den beobachteten Erscheinungen das sie beherrschende Gesetz abzuleiten, um dann weiter zu prüfen, inwieweit dasselbe den mannigfachen Beziehungen, welche die Untersuchungen früherer Forscher ergeben haben, in theoretischer Hinsicht Genüge leiste.

Wir werden übrigens gut thun, bei dem bevorstehenden Studium der thatsächlichen Verhältnisse uns die im ersten Abschnitt gewonnenen Resultate zu vergegenwärtigen. Es wurde dort gezeigt, dass mit der Erklärung der Stellungsänderungen für kreisförmige Organe in der Hauptsache das ganze Problem — wenigstens für die symmetrischen Querschnittsformen — gelöst ist, weil in solchen Fällen die Abweichung von der Kreisform keine andern Verschiebungen bedingt, als eine entsprechende Hebung



<sup>\*)</sup> Vgl. hierüber Hofmeister, Allg. Morph. p. 481 und anderwärts.

oder Senkung der Organe in lothrechter Linie. Dies gilt selbstverständlich für jugendliche Organe nicht minder als für entwickelte, und diese Einsicht überhebt uns der Mühe, auf die Verschiedenheiten der Form oder auf etwaige Ungleichheiten des Wachsthums genauer zu achten; denn wir wissen nun, dass die Schwierigkeiten des Problems bei kreisförmigen Organen in allen Hauptpunkten dieselben sind, wie bei beliebig zusammengedrückten. Die kleinen Correcturen, welche die Abweichung von der symmetrischen Form etwa nöthig machen sollte, beziehen sich stets nur auf die Neigung der Schrägzeilen und auf die damit zusammenhängende Grösse der Divergenz; mit den Principien, denen wir hier nachspüren, haben sie Nichts zu thun.

Zu den belehrendsten Gegenständen der Untersuchung gehören in dieser Frage unzweifelhaft die gedrängten Inflorescenzen der Phanerogamen. Das Verständniss ihres Entwicklungsganges sei deshalb zunächst das Ziel unserer Forschung. beispielsweise als Object die Blüthenköpfe von Helianthus oder Dipsacus im jugendlichen Zustande, nachdem die Anlegung der Blüthen eben begonnen oder wenigstens bevor sie ihren Abschluss erreicht hat. Es hält nicht schwer, hier sofort die Wahrnehmung zu machen, dass die jüngsten Anlagen, bei schwacher Vergrösserung beobachtet, als kleine Höcker erscheinen, welche sich nur wenig über die Aussenfläche des Scheitels erheben. Sie schliessen sich unmittelbar an die vorhergehenden an und gewähren deshalb in der Profilansicht das Bild einer Wellenlinie, deren nach aussen vorspringende Wellenberge ungefähr gleiche Krümmung zeigen, wie die zwischenliegenden Wellenthäler. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse ist auf Taf. II Fig. 14 A und B der Scheitel von Dipsacus sylvestris, von der Fläche und im Profil gesehen, dargestellt. Man ersieht aus der Flächenansicht B, dass jedes neue Organ mit den zwei benachbarten ältern ein nahezu gleichseitiges oder nach Umständen gleichschenkliges Dreieck bildet, etwa so wie drei Kugeln, welche sich wenigstens nach zwei Richtungen unmittelbar berühren. Die beiden Zeilen, welche die Seiten des Dreiecks nach unten fortsetzen und in dessen Spitze sich vereinigen, sind unter allen Umständen Contactzellen; die dritte, weniger geneigte Seite kann ebenfalls einer Contactlinie entsprechen, doch ist dies keine allgemeingültige Regel.

Wendet man stärkere Vergrösserungen an, was natürlich entsprechende Präparate voraussetzt, so nimmt man oberhalb der jüngsten Höcker jeweilen noch dunkle, kreisförmig begrenzte Zellgruppen wahr, welche sich von dem übrigen Gewebe meist deutlich abheben. Es sind dies die jüngsten noch wahrnehmbaren Zustände seitlicher Organe, und man kann sich leicht überzeugen, dass sie sich in gleicher Weise an die vorhergehenden anreihen, wie die nach aussen vorspringenden Höcker. Die Entfernung dieser Zellgruppen vom eigentlichen Scheitel ist durchgehends so gross, dass man bei der Kleinheit der übrigen Zellen keine Veranlassung hat, auf Grund des miskroskopischen Befundes bestimmte Beziehungen der jungen Anlagen zu den Theilungsvorgängen am Scheitel vorauszusetzen.

Vergleichen wir jetzt verschiedene Blüthenstände einer und derselben Pflanze unter sich, so finden wir nicht selten die augenfälligen Schrägzeilen in andern Zahlenverhältnissen combinirt, als dies gewöhnlich der Fall ist. Zeigen z. B. die meisten Blüthenköpfe einer Helianthusgruppe 34 und 55 gegenläufige Schrägzeilen, so gibt es doch hin und wieder andere, welche nur 21 und 31 oder sogar nur 13 und 21 besitzen, und daneben auch solche, deren Coordinationszahlen auf eine gänzlich verschiedene Reihe, z. B. 1, 3, 4, 7 . . . hinweisen. Das Verhältniss zwischen dem gegen-

Schwendener, mech. Theorie d. Blattstellungen.

seitigen Abstand der Schrägzeilen und dem Umfang des ganzen Complexes ist also jedesmal ein anderes, und die Rechnung ergibt, dass damit auch die relative Grösse der Organe mehr oder weniger variirt. Aber dessenungeachtet füllen die Schrägzeilen den vorhandenen Raum doch stets gleichmässig und vollständig aus, was natürlich nur möglich ist, wenn der ganze Umfang, dividirt durch die Breite einer Schrägzeile — diese letztere in der Querrichtung des Systems gemessen — eine ganze Zahl ergibt. Und solchen Verhältnissen begegnen wir nicht etwa nur bei spiraligen Stellungen und gedrehten Quirlen, wo am Ende die Breitendimension der [Schrägzeilen zum Theil auf Rechnung der Neigung fällt, sondern auch bei mehrzähligen alternirenden Quirlen, deren Glieder sich seitlich unmittelbar berühren. So z. B. bei Aroideen, Piperaceen u. a. Es kommt hier häufig vor, dass bei der nämlichen Pflanze, ja sogar an der gleichen Axe, zehnzählige neben neun- und achtzähligen Quirlen auftreten, wobei also der Umfang des ganzen Complexes 10, 9 oder 8 mal so gross ist als der Durchmesser des einzelnen Organs.

Wie verfährt nun die Pflanze, um den vorhandenen Raum so gleichmässig auszufüllen, dass die Organe stets eine geschlossene Mosaik bilden? Sind die Punkte für diese Neubildungen gleich von vornherein morphologisch bestimmt, d. h. in beliebiger Anzahl, aber aus innern Gründen stets in gleichen Abständen auf den Umfang vertheilt, so dass die heranwachsenden Höcker sich nachher bloss auszudehnen brauchen, bis sie sich gegenseitig berühren? Oder ist vielleicht diese Regelmässigkeit in der Vertheilung der Anlagen nicht ursprünglich gegeben, sondern bloss durch die gegenseitige Beeinflussung während des Wachsthums allmälig herbeigeführt? Die Beobachtung lehrt, dass das Letztere der Fall ist. Sobald man nämlich genauer auf die Anordnung der jüngsten Zustände seitlicher Sprossungen achtet, nimmt man da und dort kleine Unregelmässigkeiten wahr, welche später mit der weitern Entwicklung der Höcker wieder verschwinden. Es kann Niemanden entgehen, dass einzelne Organe ursprünglich merklich näher beisammen liegen als die übrigen, andere ebenso deutlich weiter von einander entfernt. Man sieht auch, dass zuweilen Lücken zu Stande kommen, welche für eine einzige Anlage von mittlerem Durchmesser zu gross, für zwei aber zu klein sind. In einem solchen Falle sind zwei Auswege vorgezeichnet, von denen die Pflanze je nach Umständen den einen oder den andern wählt. Entweder kommt in der grössern Lücke eine einzige Anlage zum Vorschein, welche den vorhandenen Raum in der That nicht vollständig ausfüllt; dann rücken die benachbarten Anlagen im Verlaufe des Entwicklungsganges allmälig näher, bis endlich die Ungleichheiten verwischt sind. Oder es entstehen zwei Anlagen, d. h. zwei von jenen Zellgruppen, die wir als die ersten Zustände seitlicher Sprossungen kennen gelernt haben; dann macht sich ihr Ausdehnungsbestreben in der Art geltend, dass sie die benachbarten Anlagen etwas zusammenschieben, natürlich wiederum ganz allmälig, im Verlaufe des Wachsthums. So kommt nach und nach abermals eine regelmässige Vertheilung zu Stande. Beide Fälle können vorkommen, ohne dass hiebei die Zahl der Schrägzeilen eine andere würde; viel häufiger jedoch treten sie da ein, wo das Verhältniss zwischen Querdurchmesser und Stengelumfang von einem Querschnitt zum nächstfolgenden so stark variirt, dass eine Aenderung in der Zahl der Schrägzeilen zur mathematischen Nothwendigkeit wird. Wie gross die Variationen sein müssen, um diesen Effect zu bewirken, lässt sich allerdings nicht genau feststellen; doch lehrt die Vergleichung der thatsächlichen Vorkommnisse, dass eine rasche Zu- oder Abnahme

des Umfanges die fragliche Aenderung fast ausnahmslos herbeiführt. Wenn z. B. die gemeinsame Axe eines Blüthenstandes sich nach oben verjüngt, etwa wie der Spadix von Pothos, Acorus u. dgl., so bleibt in der Regel Zahl und Neigung der Schrägzeilen eine Strecke weit unverändert, d. h. die Organe nehmen in gleichem Verhältnisse ab, wie der Durchmesser des ganzen Complexes. Dann aber kommt auf einmal das Widerstreben derselben gegen eine weitere Reduction ihrer Grösse zum Durchbruch, indem die Zahl der Zeilen sich um eine vermindert. Zehngliedrige Quirle gehen beispielsweise in neungliedrige über; von 13 und 8 Schrägzeilen bleibt eine der Dreizehner zurück u. s. w. Dies geschieht so, dass statt der letzten zwei Organe (die wir uns in einem bestimmten Niveau neben einander liegend denken wollen), nachdem der vorhandene Raum denselben schon vorher zu enge geworden, ein einziges auftritt, welches nun allerdings die offen gelassene Lücke zunächst nicht vollständig ausfüllt. Aber sofort beginnen die benachbarten Anlagen sich vorwiegend nach dieser Seite hin zu entwickeln; die nächstfolgenden thun dasselbe, und so geht es fort, bis alle Ungleichheiten beseitigt sind.

Das Studium der ersten Entwicklungsvorgänge lehrt also einerseits, dass die Pflanze in der Zahl der Organe, welche quer neben einander zu liegen kommen, gewöhnlich keine Reduction eintreten lässt, so lange der Umfang bloss um einen kleinen Bruchtheil des Organdurchmessers zu klein ist. Andererseits ist aber eben so deutlich ausgesprochen, dass die Zeilenzahl sich in der Regel um 1 verringert, wenn das allmälig herangewachsene Minus nahezu die ganze Breite eines Organs, sagen wir beispielsweise § desselben, erreicht hat. Unter diesen Umständen mag die Annahme gestattet sein, dass die halbe Breite eines Organs ungefähr dem Grenzwerth entspreche, bei dessen Erreichung der Wechsel stattfindet. Wir hätten uns also vorzustellen, dass wenn auf dem reducirten Umfang eines zehnzeiligen Aroideenspadix, um auf das oben erwähnte Beispiel zurückzukommen, nach einer auf den mittlern Durchmesser in den vorhergehenden zehngliedrigen Wirteln basirten Rechnung nur noch 9,1 bis 9,4 Organe Platz finden, in Wirklichkeit deren 9 angelegt werden, die dann natürlich entsprechend grösser ausfallen. Reicht dagegen der vorhandene Raum, in gleicher Weise gemessen, für 9,9 bis 9,6 Organe aus, so würden trotz der gebotenen Einschränkung deren 10 zum Vorschein kommen.

Mit diesen Thatsachen stimmt die weitere Beobachtung überein, dass junge Anlagen, welche an Wundflächen oder bei Kolben mit schiefer Basis an die sterile Partie der letztern grenzen, nicht selten einen etwas grössern Durchmesser erreichen als die übrigen, woraus hervorgeht, dass in geschlossenen Systemen der gegenseitige Druck der Organe die freie Ausdehnung derselben mehr oder weniger hemmt. Auf der andern Seite muss aber ebenfalls constatirt werden, dass die dadurch bedingten Unterschiede immer nur einen kleinen Bruchtheil der Normalgrösse betragen, so dass die nahe liegende Annahme, jedes Organ dehne sich möglicherweise unbegrenzt aus, bis es mit den benachbarten zusammenstosse, durchaus unzulässig erscheint. Die relative Grösse der Organe stellt sich hiernach, wenn man von den genannten kleinen Differenzen absieht, in der Verkettung von Ursache und Wirkung als das unmittelbar Gegebene dar, wogegen die im umgekehrten Verhältniss zur Grösse stehende Zahl pro Flächeneinheit als die durch jene bedingte nothwendige Folge erscheint. Es ist auch nicht zu leugnen, dass diese Beziehung zwischen Grösse und Zahl sich im Hinblick auf die bekannten Thatsachen der Pflanzenmetamorphose und der Organogenie von selbst als die natur-

Digitized by Google

4 \*

gemässere darbietet. Vergleicht man z. B. einen jungen, isolirt auftretenden Staubgefässhöcker mit den breitgezogenen Anlagen der Carpelle, oder ein im Werden begriffenes Laubblatt mit einer kleinen Bractee u. s. w., so wird man kaum noch im Zweifel sein können, dass die relative Grösse in der Hauptsache bei jedem Organ etwas morphologisch Gegebenes ist und nicht etwa erst durch die Nachbarschaft der andern Organe oder überhaupt durch Mangel an Raum bedingt wird.

Benutzen wir endlich das Studium der Scheitelansichten, um neben den positiven Anhaltspunkten, die unserer Auffassung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge als Grundlage dienen sollen, auch solche Vorkommnisse zu registriren, welche mit der Spiraltheorie schwer vereinbar sind oder geradezu in klarem Widerspruche stehen, so werden wir auch nach dieser Seite hin die Ueberzeugung gewinnen, dass die Sprache der Natur eine ziemlich entschiedene ist. Die Thatsachen, auf die ich ganz besonders Gewicht legen möchte, beziehen sich wiederum, wie schon in den vorhergehenden Betrachtungen, auf Organsysteme mit relativ grossem Receptaculum, beispielsweise auf die Blüthenköpfe von Helianthus, Dipsacus etc. Hier mögen folgende speciell dargelegt werden.

1) Entfernt man an jungen Blüthenköpfen von Helianthus die sämmtlichen Hüllblätter durch einen Querschnitt, welcher unmittelbar über dem Niveau der Randblüthen geführt wird, so erhält man ein Bild, welches die Stellungsverhältnisse dieser Hochblätter und den Anschluss der peripherischen Blüthen an dieselben sehr schön zeigt. Ist das Entwicklungsstadium einigermaassen günstig, so ist es leicht möglich, mittelst der Camera lucida eine genaue Zeichnung aufzunehmen und die sämmtlichen Hullblätter mit Einschluss der Randblüthen in üblicher Weise zu numeriren. Dies ist z. B. in Fig. 52 Taf. IX für einen Theil des Umfanges geschehen. Bei den grossen Hüllblättern ergeben sich hiebei keinerlei Schwierigkeiten; die Reihenfolge der Ziffern ist ebenso sicher vorgezeichnet, wie bei dem regelmässigsten Coniferenzapfen. man aber die Region erreicht hat, wo die ersten Blüthen auftreten, ist diese Sicherheit nicht mehr vorhanden. Zwar reichen in den meisten Fällen die bekannten Regeln noch vollständig aus, um wenigstens arithmetische Ungereimtheiten zu vermeiden. aber stellen sich häufig genug Conflicte mit der Entwicklungsgeschichte ein. Diese sagt uns zunächst, dass zwei neben einander liegende Randblüthen, von denen die eine die Nummer n, die andere beispielsweise die Nummer n + 21 erhält, in manchen Fällen absolut gleichzeitig, in andern sogar eher in umgekehrter Reihenfolge angelegt werden. Solches beobachtet man z. B. an Blüthen wie die in unserer Figur mit Nr. 56 und 56', 64 und 85, 53 und 74 etc. bezeichneten. Die acropetale Reihenfolge auf der Grundspirale wird also offenbar nicht strenge eingehalten. Zu dieser Thatsache, die man sich am Ende noch gefallen lassen könnte, gesellt sich nun aber eine viel wichtigere. Es kommen in der fraglichen Uebergangszone hin und wieder Combinationen vor, welche eine befriedigende Numerirung auch vom arithmetischen Standpunkt aus unmöglich machen. Dieselben sind allerdings auf die Fälle beschränkt, wo die Anschlussfiguren, welche durch Apposition kleiner Organe an grössere entstehen und worüber das Nähere erst später mitgetheilt werden kann, allzu ungleich ausfallen. Diese Combinationen sind aber unzweifelhaft vorhanden und lassen sich nicht etwa auf Fehler in der Zeichnung zurückführen. steht z. B. in Fig. 32 Taf. V, welche die Randpartie einer Sonnenblume schematisirt darstellt, Nr. 71 oberhalb 16 (nicht weit vom linken Rand der Figur) zwischen den Nummern 29 und 37, und die übrigen Ziffern, welche sich nach oben in verschiedenen

Richtungen auschliessen, setzen die vorhandenen Schrägzeilen regelrecht fort. Das Organ 71 ist aber selbst unrichtig numerirt: denn es bildet die obere Ecke eines Rhombus, dessen linke untere Seite einer 13er Zeile und dessen anstossende rechte einer 21er Zeile angehört, woraus sich für das fragliche Organ die Nummer 16 + 21 + 13 = 50ergibt. Selbstverständlich hindert uns Nichts, diese Nummer an die Stelle von 71 zu setzen und dementsprechend auch die übrigen Ziffern zu ändern; allein sofort kommen nun die Ungereimtheiten an andern Stellen zum Vorschein, und wie wir es auch anfangen, es gibt kein anderes Mittel, dieselben zu beseitigen, als die der Spiraltheorie bekanntlich sehr geläufige Annahme fehlgeschlagener Organe, deren Nummern wir dann nach Gutfinden zwischen die vorhandenen einschalten. Andere Rücksichten, als rein arithmetische, kommen dabei nicht in Betracht, womit freilich zugleich gesagt ist, dass ein solches Verfahren auch weiter Nichts ist als ein willkürliches Spiel mit Zahlen. Der unbefangene Beobachter verzichtet auf solche Nothbehelfe; ihm sind Erscheinungen, wie die oben geschilderten, deutliche Fingerzeige, dass die Pflanze der üblichen Bezifferung nach den successiven Nummern einer eingebildeten Grundspirale, oder auch einer secundären Spirale, keine Rechnung trägt, sondern die Organe nach ganz andern Regeln aneinander reiht.

Der entgegengesetzte Fall, dass Organe nach der herkömmlichen Auffassung überzählig erscheinen müssen, ist mir ebenfalls einige Male vorgekommen. Um ihn zu erklären, muss ein anderer Nothbehelf, das congenitale Dédoublement, herhalten. Allein auch hier gibt uns die Natur, wenigstens bei Helianthus und andern ähnlichen Organsystemen, auch nicht den leisesten Anhaltspunkt, der auf eine wirkliche Verdoppelung hinwiese. Wir sehen bloss, dass nach der Spiraltheorie ein Organ überzählig ist, wobei es in manchen Fällen gar nicht darauf ankommt, ob man von drei oder vier verschiedenen Nummern die eine oder die andere als dedoublirt betrachte. Ueberzähligen Organen begegnet man übrigens nicht bloss in Zonen, wo die Querschnittsgrösse der Sprossungen in rascher Abnahme begriffen ist, sondern auch an Stellen mit ungefähr gleich grossen Anlagen in Folge von Störungen anderer Art. In diesem Falle treten natürlich die angeblichen Verdoppelungen auch im ausgebildeten Zustande deutlich hervor, meist sogar deutlicher als in der Knospe. So liegt mir z. B. die Skizze eines Zapfens von Pinus Pinea vor, an welchem die Nummer 30 doppelt vorhanden Die Stellungsverhältnisse sind auch sonst nicht die gewöhnlichen: sie entsprechen der Divergenzenreihe  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{2}{7}$ ,  $\frac{3}{10}$ ,  $\frac{5}{17}$ ,  $\frac{8}{27}$  . . .

2) Die ersten Blüthenanlagen von Helianthus erscheinen keineswegs immer im ganzen Umkreis des Blüthenbodens gleichzeitig. Es kann vorkommen, dass auf der einen, durch irgendwelche Einflüsse begünstigten Seite bereits 3 bis 4 Reihen angelegt sind, während auf der anderen Seite noch kaum die ersten Andeutungen von Blüthen zum Vorschein kommen. In diesem Falle sind aber offenbar zahlreiche Organe im Werden begriffen, bevor die auf der Grundspirale unmittelbar vorhergehenden zur Wahrnehmung gelangen. Ihre Stellung kann also nicht durch Einhaltung bestimmter Divergenzen von einer Nummer zur nächsthöhern bestimmt sein, man müsste denn annehmen, dass der ortbesfimmende Einflüss der Organe sich nach dem Vorhandensein in potentia richte und dass das letztere die aeropetale Reihenfolge auf der Grundspirale streng einhalte. Offenbar eine ganz willkürliche Annahme, die jeder thatsächlichen Grundlage entbehrt. Und noch mehr als das, es gibt Entwicklungszustände, die eine solche Annahme absolut unmöglich machen. Dahin gehört z. B. der allerdings

seltene Fall, dass das Receptaculum eines Blüthenkopfes auf einer Seite durch Insectenfrass oder andere mechanische Einwirkungen stark verletzt ist und in Folge davon keine Anlagen erzeugt, während letztere auf dem unversehrten Theil in gewohnter Ordnung hervorsprossen. Dahin gehört ferner die analoge, übrigens ganz normale Erscheinung, dass die Basalpartie mancher Aroideenkolben, weil die eine Seite mit der Spatha verwachsen ist, nur auf der freien Oberfläche seitliche Sprossungen zeigt, hier aber in gleicher Reihenfolge wie anderwärts. Ebenso mag im Weitern an die Thatsache erinnert werden, dass ähnliche Schrägzeilen, wie bei regelmässiger Spiralstellung, auch auf den jungen Placenten von Drosera, Myricaria, Nicotiana, Punica granatum etc. zu Stande kommen, also auf einer Oberfläche, die bezüglich ihrer Form einem halben Aroideenspadix nicht unähnlich ist\*). Und doch wird hier Niemand an eine schraubenlinige Entstehungsfolge der Ovula denken. Man ersieht aus alledem, dass die Spirale bloss etwas willkürlich in die Pflanze Hineingedachtes, nichts thatsächlich Vorhandenes ist.

3) An Axen, welche in ziemlich raschem Erstarken begriffen sind, wobei gewöhnlich das Grössenverhältniss zwischen Organ und Stengelumfang ins Schwanken geräth, beobachtet man häufig ganz unregelmässige Stellungen, welche gewöhnlich bis zur vollen Entfaltung der Organe erhalten bleiben. So z. B. bei einzelnen Coniferenkeimpflanzen oberhalb der quirlig gestellten Cotyledonen (vgl. Fig. 30 Taf. V, Blattstellung einer zollhohen Keimpflanze von Abies Douglasii, mit 8 Cotyledonen und 2 Axillarknospen K), bei manchen Axillarknospen von Sedum etc. Sind die Blätter relativ klein, so ist die Unregelmässigkeit meist derart, dass von Quirlen oder Spiralen gar nicht mehr die Rede sein kann. Aber nichtsdestoweniger schliessen sich solche Blätter in der Anlage unmittelbar an einander an, ganz wie bei gewöhnlicher Stellung. Die Regelmässigkeit der Anordnung wird also geopfert, Grundwendel und Schrägzeilen verlieren sich: beständig ist nur der Contact neuer Anlagen mit den vorhergehenden.

In andern Fällen wechseln bekanntlich Spiral- und Quirlstellung rasch mit einander ab, und die auf einander folgenden Spiralstellungen haben nicht selten gegen-läufige Grundspiralen. Hier würde also die Bildungsthätigkeit der Pflanze, der herkömmlichen Auffassung gemäss, in buntem Zickzack nach oben fortschreiten, einer Strömung vergleichbar, welche bald gestaut, bald nach rechts oder links abgelenkt wird. Eine ähnliche, nur regelmässigere Ablenkung wäre auch bei solchen Gewächsen anzunehmen, deren Blätter in zwei einseitig genäherten Zeilen stehen, oder wo die Blattbildung von einer Kante aus nach zwei Seiten hin fortschreitet. Doch damit kommen wir auf ein Gebiet, welches schon Hofmeister in seiner Kritik der Spiraltheorie gebührend berücksichtigt hat \*\*).

### 3. Uebergang aus einem Stellungsverhältniss in ein anderes.

Wenn wir uns die Aufgabe vorlegen, Uebergänge zwischen verschiedenen Stellungen ohne erhebliche Aenderungen in Bezug auf Grössenverhältnisse zu construiren, beispielsweise mittelst Kreisen oder kreisförmigen Objecten, die sich gegenseitig berühren, so ergeben sich bei dieser Operation mancherlei Schwierigkeiten, die sich



<sup>\*)</sup> Vgl. PAYER, Organogénic comparée de la fleur, Taf. 2, 38, 95, 99, 116, 125, 132 etc.

<sup>\*\*)</sup> HOFMEISTER, Allg. Morphol. d. Gew. p. 482.

nur unter bestimmten Voraussetzungen beseitigen lassen. Die gewöhnliche Constructionsweise, wobei die Organe durch Punkte dargestellt werden, führt allerdings über dergleichen Anstösse leicht hinweg, indem sie die gegenseitigen Abstände jener Punkte einfach nicht berücksichtigt; allein selbstverständlich muss der so erhaltene Uebergang mit der Natur im Widerspruch stehen. Denn nachdem wir gesehen und als Grundgesetz anerkannt haben, dass die Organe am Stammscheitel sich stets unmittelbar an einander anschliessen, kann bei Annahme einer approximativen Uebereinstimmung derselben in Form und Grösse ihre wechselseitige Entfernung nicht mehr unserem Belieben anheimgestellt werden. Es ist deshalb vorauszusehen, dass die Natur anders verfährt, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt, und es ist wichtig, ihr Verfahren kennen zu lernen.

Wir wenden uns also wieder zur directen Beobachtung, um in dieser Sache Aufschluss zu erhalten. Hiebei ist eine Vereinfachung möglich. Da nämlich manche Organsysteme, die schon bei der Anlegung zu Stande gekommenen Stellungen nicht wesentlich ändern, so ist es gestattet, in solchen Fällen den leichter zugänglichen fertigen Zustand statt des werdenden zu beobachten. Und selbst wo eine solche Unveränderlichkeit nicht besteht, sind doch auch die späteren Entwicklungsstadien in hohem Maasse instructiv, da die Pflanze ja immer mit wirklichen Organen, nicht bloss mit Punkten operirt. Auf ein solches, in der Entwicklung schon weit vorgerticktes System, das auf Taf. VII Fig. 41 und 42 abgebildet ist, sei hier zunächst hingewiesen. Die Figur stellt die abgerollte Oberfläche eines Blüthenkolbens von Pothos dar: die derselben zu Grunde gelegte Originalzeichnung wurde durch successives Drehen des Kolbens und durch Aufnahme der entsprechenden Längszonen mittelst der Camera lucida erhalten. Der untere Theil Fig. 42 gibt die Basalpartie mit genauer Rücksichtnahme auf das Ineinandergreifen der einzelnen Blattgebilde; das Centrum einer jeden Blüthe ist zur Verdeutlichung der Stellungsverhältnisse beziffert oder schraffirt. Da die Insertionslinie der Spatha sehr stark geneigt ist, so stehen die untersten Organe auf der der Spatha opponirten Seite des Kolbens c. 7-8 mm tiefer als zunächst ihrer Mediane. Die Ansatzlinie der Blüthen entspricht mit andern Worten ungefähr der vorhin genannten Insertionslinie. Daraus erklärt sich der tiefe Basaleinschnitt auf der eben gelegten Cylinderfläche. In Bezug auf die Entwicklung der Blüthen dürfen wir nun offenbar, gestützt auf das analoge Verhalten von Arum und Atherurus, annehmen, dieselbe beginne unten und schreite nach oben fort. Es müssen also zuerst kurze Querreihen aufgetreten sein, welche nach oben allmälig länger wurden, bis sie sich endlich über dem höchsten Punkt der Ansatzlinie zu einem vollständigen Wirtel schlossen. Dieser erste Wirtel ist in unserer Figur 42 durch eine ausgezogene Linie bezeichnet; er ist 9gliedrig und keineswegs genau horizontal. Gehen wir nun noch einen Schritt weiter nach oben, so schliesst sich diesem ersten Wirtel ein zweiter zehngliedriger an, der ähnliche Unregelmässigkeiten zeigt. Die weitere Fortsetzung ist in der Figur nicht angegeben; dafür aber folgt in Fig. 41 die etwas flüchtiger ausgeführte Aufnahme einer um 5 bis 6 Millimeter höhern Stelle. Die Quirle sind inzwischen 10gliedrig geblieben; aber die Unregelmässigkeiten haben beträchtlich zugenommen. Die Insertionslinie ist jetzt stark verbogen, wie man dies am untersten Quirl dieser Zone, der wieder durch eine ausgezogene Linie bezeichnet ist, sofort sieht. Dass übrigens die zwischenliegenden, in der Figur weggelassenen Quirle sich ohne anderweitige Störungen an die vorhergehenden anschliessen, davon habe ich mich durch directe Beobachtung überzeugen können. Werfen wir nun noch einen flüchtigen Blick auf die drei weiteren Quirle, so

wiederholen sich so ziemlich die nämlichen Unregelmässigkeiten. Aber plötzlich gewahren wir, dass die Organe sich eigentlich viel augenfälliger in Schrägzeilen ordnen als in Quirle, und zählen wir diese Schrägzeilen ab, so sind es 10 nach der einen und 7 nach der andern Seite. Sie entsprechen also der Reihe 3, 7, 10, 17, 27, 44 etc., wozu die Divergenzen  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{3}{7}$ ,  $\frac{3}{10}$ ,  $\frac{5}{17}$ ,  $\frac{3}{27}$  etc. gehören. Wirkliche Divergenz annähernd  $\frac{5}{17}$ . Nach obiger Reihe sind dann auch die Organe in Fig. 41 von einem beliebigen Nullpunkt aus numerirt: die Grundspirale steigt von links nach rechts in die Höhe. Einige Millimeter höher ist diese Spiralstellung noch ausgeprägter.

Man sieht, dass der Uebergang aus einer Stellung in die andere hier ganz allmälig stattfindet. Er beginnt mit der Einschaltung eines zehnten Gliedes in den ursprünglich 9zähligen Quirl, zeigt sich sodann in der nach oben zunehmenden Krümmung der Insertionslinie und schliesst ab mit dem augenfälligen Hervortreten der 7erund 10er Zeilen. Niemand kann sagen, wo die Quirlstellung aufhört und die Spiralstellung beginnt, aus dem einfachen Grunde, weil im natürlichen Entwicklungsgang des Kolbens eine solche Grenzlinie nicht eingehalten wird. Es ist unverkennbar, dass die Pflanze die Blüthenmosaik, womit sie den Kolben umhüllt, auf allen Punkten des Umfanges nach immer gleichen Regeln in die Höhe baut, und nur weil die relative Grösse der Blüthen nicht überall dieselbe ist, sehen wir die Linien, in welche sie geordnet erscheinen, sich langsam verschieben. Eine aus Quadern aufgeführte Mauer müsste genau dieselben Verschiebungen aufweisen, sobald die Quadern in Höhe und Breite um einen entsprechenden Bruchtheil differiren. Beginnt der Bau mit Horizontallinien, so zeigen diese zunächst kleine Abweichungen von der geraden Richtung; nach und nach werden sie undeutlich und endlich verlieren sie sich vollständig, indess andere Reihenbildungen mehr und mehr zur Geltung kommen. Scharfe Grenzen wird man natürlich hier ebensowenig finden als bei der Pflanze.

Verfolgen wir die Blüthenstellung unseres Pothoskolbens noch etwas weiter nach oben, so ist bei 15 mm Höhe über dem Basaleinschnitt das Zurückbleiben einer 10er Zeile zu constatiren. Es bleiben also noch 7er und 9er. Das Stellungsverhältniss entspricht jetzt der Reihe 2, 7, 9, 16, 25 etc., und die Divergenz auf der Grundspirale ist annähernd 76. Fünfundzwanzig Millimeter höher kommt zu den 7er Zeilen eine achte hinzu; die Neuner bleiben. Die entsprechende recurrente Reihe ist folglich 1, 8, 9, 17, 26 etc. und die Divergenzenreihe  $=\frac{1}{8}, \frac{1}{9}, \frac{2}{17}, \frac{3}{36}$  etc. Diese Stellung bleibt deutlich, wenn auch nicht ohne etwelche Verschiebungen erhalten bis zu einer Höhe von c. 70 mm über der Basis; dann verschwindet eine 9° Zeile, und es bleiben nun noch acht gleichsinnige und ebenso viele gegenläufige Schrägzeilen. Wir haben also wieder Quirle, wie zunächst der Basis, aber diesmal 8zählige. Der Kolben hat sich inzwischen beträchtlich verjüngt, und die Organe sind im Verhältniss zum Gesammtumfang etwas grösser als ursprünglich; daher die Reduction der Quirlglieder von 10 auf 8. Die im mittlern Theil herrschende Spiralstellung ergibt für die beobachteten Combinationen die Divergenzen  $\frac{5}{17}$ ,  $\frac{7}{16}$ ,  $\frac{2}{17}$ , welche unmittelbar auf einander folgen. Der Divergenzwinkel fällt also plötzlich von c. 157 auf c. 42 Grad. Wer kann bei solchen Sprüngen und nach Allem, was vorausgegangen, noch an das Vorhandensein einer genetischen Spirale, dazu mit nahezu constanten Divergenzen, glauben?

Aehnliche Stellungsänderungen beobachtet man auch an den Blüthenkolben anderer Aroideen, so z. B. von Philodendron, Acorus, Anthurium etc., desgleichen bei manchen Piperaceen und noch da und dort bei Gewächsen mit kolbenartigen

Blüthen- oder Fruchtständen, ferner an den Laubtrieben von Lycopodien etc. Ueberall geschehen die Uebergänge allmälig: das ursprüngliche Bild wird langsam verwischt, wie bei den dissolving views, und noch ehe es völlig verschwunden ist, tritt schon ein anderes deutlich hervor.

Als eine zweite Kategorie von Uebergängen, auf die ich übrigens vorläufig nur in aller Kürze hinweisen will, können jene Stellungsänderungen betrachtet werden, welche durch rasche Grössenabnahme der Organe zu Stande kommen. Es soll weiterhin gezeigt werden, dass solche Aenderungen innerhalb der gegebenen recurrenten Reihe verlaufen, wenn die Organe gleichmässig und nicht in allzu grossen Sprüngen kleiner werden. Wird dagegen diese Bedingung nicht erfüllt. so ist ein Systemwechsel unvermeidlich. Verfolgt man nun den Entwicklungsgang solcher Organcomplexe am Stammscheitel, so lässt sich die ganze Abweichung darauf zurückführen, dass in einer bestimmten Höhe ein Organ zu viel oder zu wenig entstanden ist, und dass vielleicht in einem andern Niveau der nämliche Vorgang sich noch einmal wiederholt. Dabei füllt die Pflanze den vorhandenen Raum, wie gewohnt, vollständig aus, ohne dass einzelne Organe erheblich grösser würden, woraus hervorgeht, dass das Zuviel oder Zuwenig nur durch das mittlere Verhältniss der Anlagen zum Stengelumfang bedingt sein Ehenso geschieht die Anreihung der neuen Sprossungen an schon vorhandene nach wie vor in derselben Weise; man sucht vergeblich nach irgend einem Anhaltspunkt, der auf eine wesentlich veränderte Entwicklungsfolge schliessen liesse. So gehen Quirle in Spiralen, Spiralsysteme der Hauptreihe in solche anderer Reihen über u. s. w.

### 4. Ergebnisse.

Halten wir jetzt alle die Thatsachen und Eindrücke, welche die bisherigen Untersuchungen ergeben haben, zusammen, um darnach unsere Auffassung des in Rede stehenden Entwicklungsganges zu formuliren, so reducirt sich das morphologisch Gegebene, das für die weitere Betrachtung als Grundlage dienen kann, auf folgende Punkte.

- 1) Die relative Grösse der Anlagen, d. h. das Verhältniss derselben zum Gesammtumfang. Dieses Grössenverhältniss ist für die gleichnamigen Organe eines Sprosses (Laubblätter, Bracteen, Blüthen etc.) nahezu constant, ändert sich aber in der Regel beim Uebergang zu ungleichnamigen Organen.
- 2) Der Contact der neuen Organe mit vorhergehenden. Die ersten Andeutungen neuer seitlicher Organe kommen in bestimmten Abständen von den vorhergehenden zum Vorschein, und sobald diese Anlagen die Form von halbkugeligen Höckern erlangt haben, stehen sie mit den benachbarten in unmittelbarer Berührung, indem sie mindestens zwei derselben tangiren. Eine nothwendige Folge davon ist, dass bei abnehmender Querschnittsgrösse die Zahl der Organe pro Flächeneinheit zunehmen muss.
- 3) Geringe Schwankungen der Querschnittsgrösse zu Gunsten der Raumausfüllung. Die Aenderung des Verhältnisses zwischen der Querschnittsgrösse der Organe und dem Gesammtumfang bringt es mit sich, dass dieser letztere, mit der Breite der Schräg- oder Längszeilen als Einheit gemessen, nicht immer eine ganze Zahl ergibt. Bei strenger Einhaltung einer gegebenen Querschnittsgrösse müssten



also Lücken entstehen, welche für eine Anlage zu gross und für zwei zu klein sind. In solchen Fällen ist die Annahme begründet, dass die Pflanze eine gewisse Nachgiebigkeit zeige, indem sie beispielsweise auf einem Raum, der nach genauer Berechnung nur 9,7 Anlagen von der Grösse der vorhergehenden fasst, in Wirklichkeit deren 10 erzeugt. Natürlich fallen alsdann die letztern entsprechend kleiner aus. Umgekehrt im entgegengesetzten Falle, wo der Raum z. B. für 9,3 Organe ausreichen würde, aber von 9 ausgefüllt wird.

Diese drei Punkte bilden das Postulat, auf welches die im Folgenden dargelegte Theorie sich stützt. Es wird sich zeigen, dass dieselben vollständig genügen, um alle vorkommenden Blattstellungen zu erklären. Nur bemerke ich ausdrücklich, dass die besondern Schwierigkeiten, welche bei den Angiospermen die einzelnen Blüthen darbieten, vorläufig unberücksichtigt bleiben. Wir haben es zunächst nur mit Laubtrieben, Inflorescenzen und Fruchtständen zu thun; inbegriffen sind nur diejenigen Einzelblüthen, welche mit jenen übereinstimmend gebaut sind, was immerhin bei zahlreichen Familien (Ranunculaceen, Magnoliaceen, Liliaceen etc.) der Fall ist.

Anmerkung. Das vorstehende Postulat lässt die Frage nach den Zelltheilungen in der Stammspitze vollständig unberührt und kann daher von der Entscheidung darüber, ob bei den höhern Pflanzen die Annahme einer Scheitelzelle gerechtfertigt sei oder nicht, in keiner Weise beeinflusst werden. Selbst wenn es gelänge, bestimmte Beziehungen zwischen den Zelltheilungen in der Scheitelregion und den Anlagen der seitlichen Organe nachzuweisen, wäre damit nichts weiter gewonnen, als dass die hier mit den Blatthöckern beginnende Kette von Ursachen und Wirkungen sich um ein paar Schritte weiter nach rückwärts übersehen liesse. Denn unzweifelhaft bleibt das Stadium, von dem ich ausgehe, nach wie vor ein Glied dieser Kette, weil es durch die Beobachtung gegeben ist, und wenn im Folgenden der Causalnexus zwischen diesem und den weitern Gliedern richtig dargelegt ist, so wird daran durch die Voranstellung neuer Glieder Nichts geändert. Welches immer die ursprüngliche Anordnung der blattbildenden Zellen oder Zellcomplexe sein mag, jedenfalls wird dieselbe schon frühzeitig durch den gegenseitigen Druck soweit beeinflusst, dass sie bis zum Hervortreten der Blatthöcker den im Texte geschilderten Charakter annimmt.

Auch in Bezug auf das postulirte Causalverhältniss zwischen relativer Grösse und Zahl der Organe glaube ich nicht, dass die genauere Kenntniss der Wachsthumsvorgänge am Scheitel zu einer Umkehrung desselben Veranlassung geben werde. Für die mathematische Betrachtung ist es natürlich gleichgültig, ob man Grösse oder Zahl als das unmittelbar Gegebene betrachte. Die Morphologie dagegen mag in Gedanken noch so weit zurückgehen, sie kann meines Erachtens die Zahl unmöglich voranstellen, sofern sie nicht einen unhaltbaren idealistischen Standpunkt einnehmen will. Denn selbst die Theilungsfolge in der Scheitelzelle der Moose und das damit zusammenhängende Zahl- und Stellungsverhältniss der Blätter ist offenbar nur Folge der relativen Grösse eines Segments im Verhältniss zur Scheitelzelle. Wäre das jedesmalige Segment 10 mal kleiner, so dass es z. B. nur eine kleine Ecke abschneiden würde, so käme voraussichtlich weder eine regelmässige Reihenfolge, noch ein constantes Zahlenverhältniss zu Stande.



### Zweites Capitel.

Theorie der Stellungsänderungen in Folge der Grössenabnahme der Organe.

1. Vorrücken der Contactzeilen in der gegebenen Reihe.

Die Betrachtung der Stellungsänderungen, welche der vorherrschende longitudinale Druck bewirkt, hat unter Anderm ergeben, dass das Verhältniss der Organe zum Gesammtumfang mit der zunehmenden Oeffnung und dem von Zeit zu Zeit eintretenden Wechsel der Contactzeilen gesetzmässig und stetig variirt. Je weiter die Coordinationszahlen dieser Zeilen in der gegebenen Reihe vorrticken, desto grösser wird der Umfang im Verhältniss zum einzelnen Organ. Ist die Querschnittsform der einzelnen Organe ein Kreis und wird der Durchmesser desselben als Einheit gewählt, so ist der Umfang des Systems bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactzeilen ganz allgemein gegeben durch  $\sqrt{m^2 + n^2}$ , wenn m und n die entsprechenden Coordinationszahlen sind. Für Fünfer- und Achterzeilen beziffert sich hiernach dieser Ausdruck auf  $\sqrt{25+64} = \sqrt{89} = 9{,}433$ , für 21er- und 34er-Zeilen auf  $\sqrt{441+1156} = \sqrt{1597} =$ 39,96; für 4er und 7er auf  $\sqrt{16+49}=\sqrt{65}=8,06$  u. s. f. Wie leicht einzusehen, stehen diese relativen Grössenverhältnisse mit den jeweiligen Stellungen in mathematischer Wechselbeziehung, so dass es gleichgültig ist, ob man die einen oder die andern als das unmittelbar Gegebene, als die wirksame Ursache betrachte. Geht man, wie oben geschehen, von den Verschiebungen aus, so erscheint das Steigen und Fallen der relativen Grösse als die mechanisch nothwendige Folge; lässt man umgekehrt irgend eine Kraft direct auf das Grössenverhältniss einwirken, so liegt jetzt hierin der treibende Factor, und die entsprechenden Verschiebungen sind resultirende Effekte. bei einer Pflanze im Verlaufe ihrer Entwicklung die seitlichen Organe allmälig kleiner werden, wie z. B. beim Uebergang von der Laubblatt- zur Blüthenregion, so müssen nothwendig Stellungsänderungen stattfinden, welche im Wesentlichen mit den im ersten Abschnitt geschilderten übereinstimmen. Ebenso, wenn die Organe zwar gleich bleiben, dafür aber die gemeinsame Axe an Umfang erheblich zunimmt. Dabei ist einleuchtend, dass die arithmetischen Beziehungen, welche sich oben für bestimmte Stellungsverhältnisse ergeben haben - weil dieselben von der Art, des Zustandekommens vollkommen unabhängig sind - keinerlei Aenderungen erleiden. Insofern besteht also vollständige Analogie; wir haben es bloss mit einem speziellen Fall zu thun, welcher sich einer allgemein gültigen Regel unterordnet. Mit dieser deductiv gewonnenen Einsicht ist nun aber doch eine klare Vorstellung der Uebergangsfiguren, welche beim Kleinerwerden der Organe zu Stande kommen, noch keineswegs gegeben. Wie lassen sich diese Uebergangsfiguren construiren? Wie sehen sie in Wirklichkeit aus? Wie rasch dürfen die Abstufungen der Grösse stattfinden, ohne dass die Coordinationszahlen der Schrägzeilen aus dem in der bekannten Zahlenreihe vorgezeichneten Geleise fallen? Das sind Fragen, deren Beantwortung nur durch näheres Eingehen auf die genannten Stellungsänderungen möglich wird.

Betrachten wir das allmälige Kleinerwerden der Organe zunächst unter Voraussetzungen, welche sich leicht construiren oder mittelst kreisförmigen Objecten Papp-



schachteln u. dgl.) veranschaulichen lassen. Es seien in Fig. 31, Taf. VI die Kreise 0, 3, 6 . . . und 5, 8, 11 . . . zwei der Stellung bestimmter Organe entsprechende Dreierzeilen, deren alternirende Glieder zugleich die Neigung der zugehörigen Fünferund Achterreihen andeuten. Setzen wir jetzt die Construction mit etwas kleinern Kreisen um eine einfache Lage, dann wieder mit kleinern um eine zweite Lage u. s. w. nach oben fort, bis das Grössenverhältniss der Organe der nächstfolgenden Stufe mit rechtwinkligen Schrägzeilen entspricht, wie diess in unserer Figur der Fall ist, so wird der Oeffnungswinkel des Dachstuhls, von dem wir ausgegangen, allmälig grösser: endlich hört der Contact in der Richtung der Fünferzeilen auf, und die übrig bleibenden Achter erhalten als Gegenstreben die Dreizehner. Es findet also wieder ein Wechsel der Contactlinien statt, wie bei der Verschiebung durch den longitudinalen Druck, und wenn die Grössenabnahme der Organe fortdauert, so wiederholt sich der Vorgang nach denselben Regeln wie früher, d. h. die Aufeinanderfolge der Combinationen entspricht der bekannten Reihe

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

$$n, n + a, 2n + a, 3n + 2a, 5n + 3a$$
, etc.

Eine Construction nach dem Vorbilde der Fig. 34, bei welcher die Organe der Dreierzeilen, obschon sie in ungleicher Höhe stehen, ihre ursprüngliche Grösse beibehalten, muss nun aber nothwendig etwas schief ausfallen. Sie ist daher nicht geeignet, die fraglichen Stellungsänderungen für eine grössere Anzahl von Organen. zumal bei wiederholtem Wechsel der Contactlinien, naturgetreu wiederzugeben. Dieser Uebelstand lässt sich indess leicht beseitigen: man braucht nur jedes höher stehende Organ etwas kleiner zu construiren als die unmittelbar vorhergehenden, so gestalten sich die in einem bestimmten Niveau eintretenden Veränderungen sofort möglichst gleichmässig. Dieser Anforderung ist beispielsweise in Fig. 38 Taf. VI Genüge geleistet: es sind wiederum Fünfer- und Achterzeilen, welche nach oben theils in stumpfwinklige 8er und 13e, theils in spitzwinklige 13er und 21er übergehen. Die Figur ist absichtlich etwas unregelmässig gehalten, um so der ursprünglichen Anordnung der Organe näher zu kommen. Es ist aber einleuchtend, dass der mechanische Druck solche Ungleichheiten sofort zu mildern beginnt und nach und nach eine möglichst gleichmässige Vertheilung der Anlagen herbeiführt. Lassen wir diese Correction in Gedanken eintreten, so stellt sich der Contact durchgehends in der Richtung der 13er- und 21er-Zeilen her, indess die Achterzeilen kleine Unterbrechungen zeigen. Denn für den Fall, dass Organe mit kreisförmigem Querschnitt sich in der Richtung der Ser-, 13er- und 21er-Zeilen berühren, verhält sich ihr Durchmesser zum Gesammtumfang wie 1:18,357: in unserer Figur dagegen stellt sich dieses Verhältniss ungefähr auf 1:20; die Achterzeilen können also nicht mehr Contactlinien sein.

Anmerkung. Für die genaue Berechnung des fraglichen Verhältnisses gibt die Construction Fig. 9 Taf. II (s. p. 17) die nöthigen Anhaltspunkte. Man wähle das Dreieck  $0, \overline{21}, 0_2$  so, dass die Hypotenuse dem Umfang gleich ist, und bestimme die letztere nach



dem pythagoräischen Lehrsatz. In dem oben erwähnten Fall, wo die 8<sup>er</sup>-, 13<sup>er</sup>- und 21<sup>er</sup>-Zeilen Contactlinien sind, erhält man für den Umfang, wenn der Durchmesser der Organe = 1 gesetzt wird, den Werth:  $\sqrt{14.5^2 + (6.5 \sqrt{3})^2} = \sqrt{337} = 18,357$ .

In Fig. 43, Taf. VIII, ist ein zweiter Uebergang dargestellt, bei welchem die Grössenabnahme viel rascher erfolgt. Die Organe sind hier zur Abwechslung elliptisch angenommen, unten mit ziemlich grosser, oben mit kleinerer Excentricität. Das Schema sollte dadurch den thatsächlichen Formverhältnissen der Hüllblätter und der angrenzenden Blüthen bei Helianthus, Dipsacus u. a. einigermaassen angepasst werden. Als Uebergangsfiguren haben bloss zwei verschiedene Gruppirungen Anwendung gefunden, worüber am besten eine kurze, auf bestimmte Nummern bezogene Beschreibung die nöthige Auskunft gibt. Beginnen wir mit Organ 0, welches einerseits mit 8, andrerseits mit 5 in Contact steht. Zwischen 5 und 8 kommt folgerichtig Organ 13 zu liegen, und wäre dasselbe ebenso gross als 0, so müsste es natürlich zu 8 sich gerade so verhalten, wie 5 zu 0. Statt dessen greift es aber thatsächlich bloss über 5 herüber und lässt zwischen sich und 8 eine Lücke, in welche Nr. 21 zu liegen kommt. Diese Art des Ueberganges veranschaulicht also die Aufhebung des Contactes auf der Fünferzeile, oder überhaupt auf dem längern Sparren des bis dahin wirksam gewesenen Dachstuhls. Die nämliche Gruppirung ist auch oberhalb der Organe 8, 11 und 14 angenommen worden; sie bedingt hier tiberall die Aufhebung des Contactes auf der Achterzeile.

Ein zweiter Uebergangsmodus, der sich in unserm Schema mehrmals wiederholt, ist zwischen 8 und 11, oberhalb 3, dargestellt. Organ 16 lässt hier ebenfalls eine Lücke zwischen sich und 11, aber eine so grosse, dass Organ 24 (welches der Nr. 21 in der ersterwähnten Figur entspricht) direct mit 3 und 11, aber nicht mit 16 in Berührung kommt. Jene Lücke oberhalb 3 wird in Folge dessen erst durch Nr. 37 vollständig überbrückt, und der Contact hört gleichzeitig auf der Achter- und auf der Fünferlinie auf. Wollen wir diese zweite Uebergangsfigur aus der ersten ableiten, so müssen wir hier den stumpfen Winkel 5, 0, 8 sich allmälig weiter öffnen lassen, bis Organ 21 zwischen 13 und 8 herunterfällt und endlich nur noch mit 0, aber nicht mehr mit 13, in unmittelbarer Berührung steht. Die Gesammtwirkung dieser Uebergangsfigur ist dadurch charakterisirt, dass unten Fünfer- und Achterzeilen, oben dagegen 13er und 21er Zeilen die Contactlinien bilden; stellenweise ist sogar in der Richtung der 34er unmittelbare Berührung hergestellt.

Damit ist übrigens die Grenze des Zulässigen noch keineswegs erreicht. Gruppirungen, wie die in Fig. 32 dargestellten bewirken noch erheblich raschere Uebergänge. Die Lücke, welche der obern Ecke eines Rhombus entspricht, ist hier so gross, dass zwei symmetrisch neben einander liegende Organe, wie z. B. 16 und 24 oberhalb 3, dieselbe bei Weitem nicht ausfüllen; selbst das höher stehende 37 lässt noch eine kleine Spalte offen, über welche Nr. 58 zu liegen kommt. Ebenso oberhalb 6 zwischen 11 und 14. Die übrigen Figuren schliessen sich den vorhergehenden an. Der Gesammteffect, der auf diese Weise erzielt wird, ist aus der Bezifferung zu entnehmen: 5°r und 8°r gehen über in 21°r und 34°r, und selbst die 55°r Zeilen sind stellenweise Contactlinien geworden. Das Vorrücken der Coordinationszahlen in der gegebenen Reihe findet hier in so grossen Sprüngen statt, dass selbst bei den Compositen keine



der mir bekannten Stellungsänderungen damit concurriren kann. Es wäre unter solchen Umständen zwecklos, diese theoretischen Combinationen noch weiter fortzuführen.

Wenn wir also die langsamen und leichtverständlichen Uebergänge, wie sie etwa bei Laubtrieben in Folge beträchtlicher Dickenzunahme vorkommen, ausser Acht lassen, so sind es im Ganzen drei verschiedene Gruppirungen, welche das Vorrücken in den gegebenen Reihen herbeiführen. Um jede Unklarheit zu vermeiden, sind dieselben in Fig. 83, 84 u. 85 noch einmal und zwar isolirt, d. h. ohne Zusammenhang mit andern Figuren dargestellt. Als Basis figuriren durchweg drei Organe von nicht sehr verschiedener Grösse; allein die Lücke, welche über dem mittlern offen bleibt, ist durch kleiner gewordene Anlagen in verschiedener Weise ausgefüllt. Jede dieser Uebergangsfiguren bedingt in beliebiger Wiederholung ein gesetzmässiges Vorrücken der Coordinationszahlen. Soll jedoch der schiefe Auf bau umgangen werden, so ist eine gewisse Abwechslung zwischen langsamern und raschern Uebergängen geboten, wobei es immerhin zulässig ist, an zahlreichen Stellen des Umfangs plötzlich die wirksamsten Gruppirungen anzuwenden. Die Pflanze verfährt, wie ich weiter unten darlegen werde, ebenso.

Das Nebeneinanderstellen verschiedener Uebergangsfiguren hat nun aber die nothwendige Folge, dass die übliche Numerirung unter Umständen eine Ziffernfolge mit sich bringt, welche mit der Annahme einer streng acropetalen Entwicklung auf der Grundspirale schlechterdings unvereinbar ist. In solchen Fällen, auf welche schon oben (p. 52) hingewiesen wurde, vermag nur die gänzlich aus der Luft gegriffene Hypothese des Fehlschlagens oder der Verdoppelung den äussern Schein ungetrübter Harmonie wieder herzustellen; aber der innere Widerspruch bleibt.

Es ist im Uebrigen fast unnöthig zu bemerken, dass das Princip der Stellungsänderung durch Kleinerwerden der Organe von der gegebenen recurrenten Reihe in keiner Weise abhängt. Denn die Uebergangsfiguren sind für alle nur denkbaren Stellungsverhältnisse genau dieselben. Die Sache selbst bleibt also unverändert: nur die Numerirung ist je nach der Ausgangsstellung eine andere. Reiht man mehrere einfache Spiralstellungen seitlich an einander an, so erhält man das Schema für Quirle. Es gibt überhaupt keine gesetzmässigen Stellungsänderungen, welche in den besprochenen nicht schon enthalten wären.

Dessenungeachtet sind auf Taf. V Fig. 31 und 33, Taf. VI Fig. 35 und 37 noch einige weitere Uebergänge dargestellt, einestheils, um die Verschiedenheit der Abstufungen und die Mannigfaltigkeit der Anschlüsse anzudeuten, andererseits, um in Hinsicht auf Bezifferung Beispiele aus verschiedenen Reihen vorzuführen. Fig. 35 veranschaulicht den Uebergang dreizähliger alternirender Quirle in gleichzählige gedrehte (système trijugué), Fig. 33 einen analogen Uebergang zweizähliger Quirle. In Fig. 37 entspricht die Ausgangsstellung, in welcher die Einer-, Zweier- und Dreierzeilen als Contactlinien erscheinen, einer Divergenz von 128° 35′, welche durch Kleinerwerden der Organe allmälig auf c.  $\frac{5}{13} = 138^{\circ}$  28′ gesteigert wird (vgl. z. B. 29 und 42 etc.). Als Contactlinien fungiren zuletzt Dreier und Fünfer. Fig. 31 endlich stellt den Uebergang der  $\frac{1}{3}$  Stellung in diejenige nach c.  $\frac{3}{13}$  dar. — Auf Taf. XIV Fig. 87 ist ferner ein mit der Cam. lucida aufgenommener Querschnitt durch den jungen Blüthenkopf von Zin nia elegans wiedergegeben. Die beiden obersten Paare der Laubblätter sind mit aa' und bb', die spiralig gestellten Hüllblätter mit den Nummern 1 bis 14 bezeichnet. Blüthenanlagen waren noch nicht vorhanden

#### Beobachtungen.

1. Dipsacus sylvestris. Um den Uebergang zwischen den grossen Hüllblättern und den Blüthen zu studiren, habe ich junge, etwa 6 bis 10mm lange Blüthenköpfe so zugeschnitten, dass nur die Basis der seitlichen Organe stehen blieb. Der ganze Kopf war alsdann ziemlich genau stielrund und konnte auf dem Objectträger leicht gedreht werden. Zum Festhalten in einer bestimmten Lage diente eine Stecknadel, deren Spitze quer in das Object eingeschoben wurde, während der Kopf der Nadel vermöge seiner Schwere auf der Objectplatte ruhte. Es wurde sodann eine beliebige Längszone mittelst der Camera lucida aufgenommen, wobei einzelne Organe am Object mit Tinte bezeichnet und auch in der Abbildung entsprechend markirt wurden. Hierauf wurde um etwa 10 des Umfanges gedreht, dann wieder gezeichnet, nachher zum zweiten Mal gedreht u. s. f., bis die ganze Oberfläche aufgenommen war.

In Fig. 90, Taf. XV sind nun die Stellungsverhältnisse eines in der angegebenen Weise behandelten Dipsacuskopfes wiedergegeben. Der Kopf besitzt gedrehte Blattpaare (système bijugué) mit Divergenzen aus der Hauptreihe. Die in gleicher Höhe stehenden Blätter sind mit 0 und 0', 1 und 1', 2 und 2' etc. bezeichnet. Dass die Querschnittsflächen der Organe sich in der Abbildung nicht tangiren, rührt bloss daher, dass die Umrisslinien den stärksten Gegensätzen von Hell und Dunkel entsprechen. In Wirklichkeit findet natürlich unmittelbare Berührung statt. Die Stellungsänderungen dieses Kopfes sind dadurch charakterisirt, dass die Hüllblätter in 6 und 10, die Blütnen in 16 und 26 Schrägzeilen stehen. Alles Uebrige ist aus der Figur zu entnehmen.

- 2. Helianthus annuus. An jungen endständigen Köpfen von c. 3 mm Durchmesser wurden die Hüllblätter unmittelbar über dem Niveau der Randblüthen quer abgeschnitten. Das Bild der so erhaltenen Querschnittsfläche nebst den angrenzenden Blüthen konnte alsdann mittelst der Camera lucida leicht aufgenommen werden. In Fig. 52, Taf. IX ist eine solche Aufnahme dargestellt. Man sieht, wie die Schrägzeilen der Hüllblätter nach oben sich verjüngen, weil die einzelnen Organe allmälig kleiner werden. Die Fünfer- und Achterzeilen, welche unten als Contactlinien figuriren, zeigen nach oben da und dort Unterbrechungen, während die Organe der 13er und 21er Zeilen durchgehends in unmittelbare Berührung treten. Aber erst mit dem Auftreten der ersten Blüthen kommen die in höherem Grade wirksamen Uebergangsgruppirungen, von denen oben die Rede war, in verschiedenen Combinationen zur Geltung. So sehen wir z. B. in unserer Figur oberhalb der mit 22, 14 und 19 bezeichneten Hüllblätter die zweite Uebergangsfigur (Fig. 84), oberhalb 30 dagegen die viel seltener vorkommende dritte (Fig. 85) in Anwendung gebracht. Die Coordinationszahlen der ungefähr rechtwinkligen Contactlinien sind in beiden Fällen auf 34 und 55 gesteigert.
- 3. Pinus Pinea. Perspectivische Ansicht eines einjährigen Zapfens nebst Stiel (Fig. 50, Taf. IX). Am Stiel stehen die untern Bracteen in nahezu rechtwinkligen Zweier- und Dreierzeilen, die obern in Dreier- und Fünferzeilen. Die Schuppen des Zapfens dagegen ordnen sich in 8er und 13er. Die Art des Ueberganges ist aus der Figur zu entnehmen. Da der Zapfen viel dicker ist, als der Stiel, so wäre eine vollständige Aufnahme der Oberfläche mit Schwierigkeiten verknüpft. Um Missver-



ständnisse zu verhüten, sei noch bemerkt, dass die Fruchtschuppen 18 und 21 in den Achseln der gleichbezifferten Bracteen stehen. Ebenso sind die benachbarten Schuppen 24 und 19 theilweise von ihren Bracteen bedeckt.

#### 2. Uebergang von einem System zu einem andern.

## a) Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellung.

Schon oben (p. 55) wurde gezeigt, dass der Wechsel zwischen Quirl- und Spiralstellung durch kleine Schwankungen im Grössenverhältniss der Organe und durch die damit zusammenhängenden Störungen im Verlauf der augenfälligen Schrägzeilen verursacht wird. Der Uebergang vollzieht sich, wie an einem Beispiel ausführlich dargelegt wurde, in einer Weise, dass es unmöglich ist zu sagen, wo das eine Stellungsverhältniss aufhört und das andere beginnt. Es ist nun hier der Ort, die Frage an der Hand der gewonnenen Grundanschauung wieder aufzunehmen und sowohl nach der theoretischen, wie nach der praktischen Seite eingehender zu beleuchten.

Zunächst sei bemerkt, dass der Vorgang, den wir hier zu erläutern haben, von der ungleichmässigen Streckung der Internodien, wodurch selbst bei regelmässiger Spiralstellung der Anlagen nachträglich der Schein von Quirlen entstehen kann, streng unterschieden werden muss. Unsere Aufgabe hat überhaupt auf Streckungen nach Aufhebung des Contactes keinen Bezug; sie umfasst bloss die Stellungsänderungen innerhalb eines geschlossenen Systems, in welchem das einzelne Organ schon in der Anlage mindestens zwei der vorhergehenden tangirt und im ausgebildeten Zustand als Flächenelement einer nahezu gleichfeldrigen Mosaik erscheint. Das Auseinanderrücken der Organe nach Maassgabe der Streckung ist eine Sache für sich, die wir hier schon desshalb unberücksichtigt lassen können, weil sie vom mechanischen Gesichtspunkt aus keiner Erklärung bedarf.

Die Quirle, welche im Wechsel mit Spiralstellungen vorkommen können, sind in der Laubregion fast immer, in der Blüthenregion wenigstens häufig alternirend gestellt; sie bilden alsdann so viele Längsreihen, als Elemente in zwei derselben enthalten sind, bei n-zähligen Quirlen also 2n Längsreihen. Daneben kommen aber, wie wir bereits im ersten Abschnitt gesehen haben, auch gedrehte Quirle vor, d. h. solche, welche als zwei- bis mehrfache Wiederholung eines beliebigen Spiralsystems zu betrachten sind (système bijugué, trijugué etc.). Es ist zweckmässig, diese beiden Kategorien wirteliger Stellungen getrennt zu behandeln.

## \*) Quirle alternirend.

Um das Allmälige im Wechsel zwischen Quirl- und Spiralstellung an einem einfachen Beispiel vor Augen zu führen, ist in Fig 36, Taf. VI die abgerollte Oberfläche eines ährenförmigen Blüthenstandes schematisch dargestellt. Die Figur ist im Wesentlichen den Kolben verschiedener Aroideen (Anthurium, Acorus, Pothos) nachgebildet, in den Einzelheiten jedoch ziemlich frei componirt. Der untere Theil zeigt alternirende vierzählige Quirle, von denen der erste und dritte der grössern Deutlichkeit wegen schraffirt sind. In der obern Hälfte kommt dagegen eine ziemlich regelmässige Spiralstellung zur Geltung, welche durch die Bezifferung (von der willkürlich gewählten



Basis, 0, 0 an) hinlänglich charakterisirt ist. Die Einerzeile verläuft nach links, und die Divergenz beträgt genau 3. Wie der Uebergang zu Stande kommt, ist aus der Figur zu ersehen; es sei hier bloss darauf hingewiesen, dass die linkswendigen Viererzeilen durchgehends dieselbe Neigung beibehalten und auch sonst keinerlei Störungen zeigen. In der auf diesen Zeilen rechtwinkligen Richtung finden demnach keine nennenswerthen Dimensionsänderungen statt. Die Form der Organe ist für die Theorie irrelevant; die kleinen Rechtecke könnten desshalb ebensogut in schiefwinklige oder polygonale Figuren umgewandelt werden: der Effect bliebe der nämliche.

Die Grössenunterschiede, welche solchen Stellungsänderungen zu Grunde liegen, lassen sich begreiflicher Weise nur unter bestimmten Voraussetzungen arithmetisch Es dürfen in keinem Fall Factoren mitspielen, welche mit dem fraglichen Wechsel nicht im Causalnexus stehen. In unserer Figur ergeben sich folgende Beziehungen. Die Grundspirale der obern Hälfte beschreibt von 0 bis 7 zwei Umläufe, auf welche zusammen 7 Organe kommen. Hiebei ist der Abstand von einer Spiralwindung zur nächstfolgenden, in der Richtung der Axe gemessen, c. 6 mm, die Höhe der beiden Umläufe zusammen folglich 12 mm. Man hat demgemäss auf je 12 mm Höhe 7 Organe, was auf 100 mm = 584 Organe ergibt. Die vierzähligen Quirle dagegen zeigen einen mittlern Verticalabstand von 61 mm, woraus sich die Zahl der Organe für eine Höhe von 100 mm (bei gleichem Umfang der Gesammtoberfläche) auf 64 berechnet. Die durchschnittliche Querschnittsgrösse eines Organs ist hiernach im obern Theil etwas beträchtlicher als im untern; allein dieser Unterschied stellt sich hier mehr als ein zufälliger, d. h. als ein solcher dar, der in der ohnehin nicht ganz regelmässigen Construction leicht hätte vermieden werden können. Man ist nicht überzeugt, dass im fraglichen Wechsel ein geometrisch nothwendiges Verhältniss zum Ausdruck gekommen sei.

Um für die Rechnung eine zuverlässigere Grundlage zu haben, ist daher in Fig. 39, Taf. VII ein analoges Stellungsverhältniss geometrisch regelmässig construirt. Der untere Theil zeigt fünfgliedrige Quirle, der obere Spiralstellung nach &. Die Fünferzeilen sind hier genau 45° geneigt und haben durchgehends gleiche Breite. Je zwei derselben nehmen auf den Randlinien eine Länge von 19mm ein. Auf diese 19 mm kommen in der untern oder Quirlregion 4 Querreihen mit  $4\times 5 = 20$  Organen, in der obern 4 Spiralwindungen mit 18 Organen. Da nun die Organe bloss in der Richtung der Fünferzeilen ungleiche Ausdehnung haben können, so folgt aus obigen Ziffern, dass das Maass dieser Ausdehnung im obern Theil der Figur durchschnittlich etwas grösser ist; es verhält sich zu dem entsprechenden der Quirlelemente wie 10 zu 9. In gleichem Verhältniss stehen folgerichtig auch die Querschnittsgrössen der Organe. Erwägt man nun, dass diese Ziffern zugleich die Zahl der Orthostichen bezeichnen, in welche die Organe geordnet erscheinen, so ist leicht einzusehen, dass das Schema Fig. 36, in gleicher Weise ausgeführt wie Figur 39, eine Grössenzunahme von 7 auf 8 ergeben müsste. Aehnlich für beliebige andere Beispiele, die sich nach dem Gesagten Jeder selbst zurecht legen kann. Man gelangt auf diesem Wege zu dem allgemeingültigen Satz, dass wenn bei regelmässigem Aufbau alternirende ngliedrige Quirle in die Spiralstellung nach  $\frac{2}{2n-1}$  übergehen, die Querschnittsgrösse der Organe im Verhältniss von 2n-1: 2n zunehmen

Schwendener, mech. Theorie d. Blattstellungen.

muss. Diese Zunahme ist bei constantem Umfang absolut, bei veränderlichem Umfang relativ zu verstehen.

In Wirklichkeit ist nun allerdings eine so grosse Regelmässigkeit der Anordnung, wie sie in Figur 39 vorausgesetzt ist, nirgends zu finden, und daraus erklärt sich, dass die directe Messung und Berechnung der Grössenverhältnisse gewöhnlich andere Ziffern, als die oben bezeichneten, ergibt. Die Richtigkeit des aufgestellten Princips erleidet indess hierdurch keinerlei Einschränkung; nur ist natürlich jede Aenderung in der (mittlern) Neigung derjenigen Schrägzeilen, deren Coordinationszahl beim Wechsel der Stellung unverändert bleibt — also in obigen Figuren der Vierer- und Fünferzeilen grundsätzlich ausgeschlossen. Denn es ist einleuchtend, dass solche Neigungsänderungen den Oeffnungswinkel der Contactlinien vergrössern oder verkleinern und darum nothwendig auch das in Rede stehende Verhältniss der Organe zum Umfang modificiren. Damit ist übrigens nicht gesagt, dass die betreffenden Schrägzeilen immer deutlicher ausgeprägt sein müssen, als die dazu gegenläufigen. Bei den Aroideenkolben, welche für die schematischen Darstellungen Figur 36 und 39 die Modelle geliefert haben, trifft diess zwar häufig genug zu; aber auch hier ist es im Grunde bloss die Orientirung der viereckigen Organe, welche diesen Effect bewirkt; die relative Querschnittsgrösse ist von solchen Formverhältnissen unabhängig.

Den im Vorstehenden besprochenen Spiralstellungen, bei welchen die Zahl der Organe, die auf je zwei Umläufe der Grundspirale kommen, um Eins kleiner ist, als die doppelte Gliederzahl eines anschliessenden Quirls, muss nun noch eine zweite Reihe an die Seite gestellt werden, bei welcher die entsprechende Zahl um Eins grösser ist. Vierzählige Quirle gehen hier in Spiralstellungen nach &, fünfzählige in solche nach Tt liber, u. s. f. Der Vorgang ist in Fig. 40 dargestellt. Die Construction ist der vorhergehenden nachgebildet und zeigt abermals geradlinige, unter 45° geneigte Fünferzeilen, von denen je zwei auf den Randlinien zusammen eine Länge von 19 mm Auf diese 19 mm Höhe kommen im untern Theil 4 Quirle oder 4×5 = 20 Organe, im obern 4 Umläufe der Einerzeile mit 22 Organen. Die Querschnittsgrösse hat also beim Uebergang von der Quirl- zur Spiralstellung im Verhältniss von 11:10 abgenommen. Ebenso findet man bei viergliedrigen Quirlen, welche sich in Spiralen nach & Divergenz auflösen, eine Grössenreduction von 9 auf 8. Und so ergibt sich ganz allgemein, dass wenn alternirende n-gliedrige Quirle in Spiralen nach  $\frac{2}{2n+1}$  übergehen, die mittlere Querschnittsgrösse der Organe im Verhältniss von 2n+1:2n abnehmen muss. Wobei zu bemerken, dass die oben gemachten Zusätze in Betreff der thatsächlichen Abweichungen von der geometrischen Regelmässigkeit des Aufbaues mit gleichem Recht auch auf den hier erwähnten Uebergangsmodus Anwendung finden.

Für die successiven Spiral- und Quirlstellungen, welche durch allmälige Abstufungen in einander übergehen, erhalten wir also die nachstehende Reihenfolge.

Quirlstellungen Zahl der Quirlelemente	_	2 -	3 - 4 - 5	n —
Spiralstellungen	1			
Divergeuzen	i (= i).	- 3	$\left  - \left  \frac{2}{7} \right  - \left  \frac{2}{9} \right  - \left  \frac{2}{11} \right  \right $	$- \frac{2}{2n+1}$
Zahl der Längsreihen	3	4 5	6   7   8   9   10   11   2n-1	2n $2n+1$

Die zweizeilige Stellung wurde in dieser Uebersicht absichtlich weggelassen, obschon sie in der Fortsetzung der Reihe nach rückwärts mit enthalten ist. Zwar kommen Uebergänge von drei zu zwei Längsreihen oder, was hier dasselbe ist, zwischen  $\frac{1}{3}$  und  $\frac{1}{3}$  Stellung ebenfalls vor (so z. B. bei Potamogeton crispus, wo die Blätter nach  $\frac{1}{3}$ , die Blüthen nach  $\frac{1}{3}$  gestellt sind, ferner bei Canna, Rhipsalis u. a.): allein dieser Wechsel gehört eigentlich schon zum Vorrücken der Contactlinien innerhalb der gegebenen Reihe, wovon oben die Rede war, und was noch mehr ins Gewicht fällt:  $\frac{1}{2}$  und  $\frac{1}{3}$  sind Divergenzen der Hauptkette, zwischen denen eine vermittelnde Quirlstellung gar nicht denkbar ist. Dagegen findet man zweizählige Quirle einerseits im Anschluss an  $\frac{1}{3}$  Stellung, andrerseits übergehend in  $\frac{2}{3}$  in der Natur hin und wieder, das Erstere bei Cactus speciosus, das Letztere ebenda und bei manchen andern Pflanzen. Bis dahin ist also die Reihe naturgemäss.

Am nämlichen Organsystem sind gewöhnlich, sofern dasselbe nicht deutlich verjüngt ist, nur wenige der bezeichneten Stellungsverhältnisse neben einander vertreten, häufig bloss 3 oder 4; für die ganze Pflanze, wenn sie aus Trieben von ungleicher Stärke besteht, steigt ihre Anzahl schon merklich höher, und vergleicht man verschiedene Pflanzen derselben Art, so begegnet man zuweilen einer unerwarteten Mannigfaltigkeit\*). Verschiedenheiten dieser Art gehören indess, streng genommen, nicht mehr hierher; wir haben es vorläufig bloss mit unverzweigten Organsystemen zu thun, und auch bei diesen nur mit Stellungen, welche direct ineinander übergehen. In dieser Einschränkung genommen, mögen die kolbigen Blüthenstände der Aroideen und Piperaceen in manchen Fällen immerhin 4 bis 6 successive Stellungen aufweisen, die grössern Kolben mit 15 bis 20 Schrägzeilen auch wohl mehr. Je geringer überhaupt die relative Ausdehnung der Organe, desto grösser die Wahrscheinlichkeit zahlreicher Uebergänge.

In einer früheren Mittheilung über die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck (Verhandl. der Naturforschenden Ges. in Basel VI, 2 p. 237) habe ich die Frage der Umsetzung alternirender Quirle in Spiralen von einem andern Gesichtspunkt aus beurtheilt. Der Anstoss zur Umsetzung ist dort einfach vorausgesetzt und die seitliche Verschiebung durchweg als Druckwirkung aufgefasst, wodurch natürlich neben den Divergenzen  $\frac{2}{3}$ ,  $\frac{2}{7}$ ,  $\frac{2}{3}$  etc. auch die übrigen Glieder der entsprechenden Reihen in die Parallele hereingezogen werden. Das Grössenverhältniss der Organe kommt hierbei gar nicht in Betracht, sondern bloss die Art ihrer Gruppirung. — Seitdem ich jedoch die Entwicklung der Anlagen selbst näher verfolgt und die Bedeutung der Schwankungen im relativen Grössenverhältniss der Organe kennen gelernt habe, erscheint mir jene Darstellung, obgleich theoretisch richtig, den thatsächlichen Verhältnissen zu wenig angepasst.

Der Wechsel zwischen Quirl- und Spiralstellungen findet namentlich bei den Aroideenkolben augenscheinlich in der Art statt, dass die dabei eintretenden Veränderungen auf das
unvermeidliche Minimum beschränkt bleiben. Das eine System der Schrägzeilen geht factisch
ohne Neigungsänderung aus der Region der Quirle in die der Spirale hinüber; im andern
System muss natürlich die Coordinationszahl um 1 steigen oder fallen, womit zugleich eine
Aenderung in der Neigung verbunden ist, allein die Verschiebungen gehen nicht über das
geometrisch Nothwendige hinaus. Gehen wir z. B. von fünfzähligen Quirlen mit quadratischen Organen aus (Fig. 40, Taf. VII), so sind hier die beiden Schrägzeilensysteme genau
45° gegen die Axe geneigt. Das Verhältniss zwischen Umfang und Organdurchmesser
(unter letzterem die Seite eines Quadrates verstanden) ist folglich gegeben durch

<sup>\*)</sup> Vgl. Braun, N. A. Acad. Leop. 1831, p. 338 ff.

 $\sqrt{5^2+5^2}: 1=\sqrt{50}: 1$ . Angenommen nun, diese Stellung gehe in eine spiralige nach  $\sqrt{1}$ ther, so verkürzen sich die Organe in der Richtung der Fünferzeilen von 11 auf 10; die Quadrate werden zu Rechtecken. Denken wir uns also ein Dreieck acb Fig. 89 Taf. XIV, dessen Basis ab gleich dem Umfang und dessen linke Seite ac eine Fünferzeile ist, welche in c die von b ausgehende Sechserzeile kreuzt, so ist  $ac=6\cdot\frac{10}{11}$ . wenn nämlich die ursprüngliche Quadratseite als Einheit betrachtet wird. Um nun die Winkel a und b zu bestimmen, setzen wir

$$\sin \alpha : \sin \beta = ab : ac = \sqrt{50} : 6 \cdot \frac{10}{11}.$$
oder da  $\alpha + \beta = 135^{\circ}$ , folg<sub>lic</sub>h  $\beta = 135^{\circ} - \alpha$ 

$$\sin \alpha : \sin (135^{\circ} - \alpha) = \sqrt{50} : \frac{60}{11}, \text{ woraus}$$

$$\frac{60 \cdot \sin \alpha}{11} = \sqrt{50} \left[ \sin \alpha \sqrt{\frac{1}{2}} + \cos \alpha \sqrt{\frac{1}{2}} \right].$$

Durch Division mit cos  $\alpha$  nebst leicht zu übersehenden Vereinfachungen erhält man

60 tang 
$$\alpha = 55$$
 tang  $\alpha + 55$ , folglich tang  $\alpha = 11$ , woraus  $\alpha = 84^{\circ}$  48', und somit  $\beta = 50^{\circ}$  12'.

Indem sich also die Zahl der rechtsläufigen Schrägzeilen von 5 auf 6 vermehrt, steigt ihre Neigung von 45° auf 50° 12′. Will man nachträglich die Organe wieder genau quadratisch oder doch gleichseitig werden lassen, so bringt dies natürlich, auch wenn der einfachste Modus gewählt wird, kleine Neigungsänderungen mit sich; allein die Gesammtverschiebung im Vergleich mit der Ausgangsstellung bleibt ungefähr dieselbe. Dagegen ist rechtwinklige Kreuzung der Schrägzeilen nur herstellbar, indem man das nothwendige Minimum der Veränderungen erheblich überschreitet; quadratische Organe müssten z. B. in diesem Fall auf  $\frac{30}{60}$  (statt auf  $\frac{40}{60}$ ) des ursprünglichen Flächeninhalts reducirt werden.

Als spezielle Beispiele für den Wechsel zwischen Spiralstellungen und alternirenden Quirlen mögen hier noch folgende Beobachtungen erwähnt werden.

Salix purpurea. Stiel eines Kätzchens mit vier grünen Blättern in normaler Spiralstellung, die sich noch auf die untersten Deckblättchen erstreckt; hierauf 7 zählige Quirle in 14 Längsreihen, — also eine Längsreihe mehr als bei der gewöhnlichen  $_{73}^{5}$  Stellung.

Zinnia elegans. Blätter der Laubregion decussirt, Hüllblätter der Köpfchen spiralig mit allmälig vorrückenden Contactlinien, so dass die nächstliegende Spiralstellung nach 3 nur vorübergehend zu Stande kommt und niemals augenfällig wird.

Anemone pedata. Basis des Fruchtstandes mit 19 rechtsläufigen und 20 linksläufigen Parastichen, folglich Spiralstellung nach c. 39. Folgt eine Zone mit undeutlicher Reihenbildung; oberer Theil des Fruchtstandes mit 18 rechtsläufigen und 18 linksläufigen Zeilen, also mit 18 zähligen Wirteln.

#### \*\* Quirle gedreht.

Während die alternirenden Quirle das arithmetische Mittelstadium zwischen nahverwandten Spiralstellungen bilden und darum mit diesen in gesetzmässigem Wechsel vorkommen, beruht der Uebergang von den conjugirten Systemen, die wir oben als

gedrehte Quirle bezeichnet haben, zu einem einfachen Spiralsystem grossen Theils auf förmlichen Störungen, die beim raschen Kleinerwerden der Organe eintreten und deren Verlauf keiner Regel unterworfen ist. Andere hierher gehörige Uebergänge rühren zwar ebenfalls von langsamen und nicht gerade erheblichen Aenderungen im Grössenverhältniss der Organe her, wie sie namentlich im obern Theil der Blüthenstände (bei Dipsacus etc.) häufig vorkommen; allein auch hier ist die Reduction der Schrägzeilen auf eine kleinere Zahl an keine so scharfe Grenze gebunden, wie in den bereits geschilderten Fällen: es können z. B. die 13er ebenso gut in 11er als in 12er übergehen, desgleichen die 18er in 17er oder 16er, u. s. f. Unter diesen Umständen ist eine allgemeine theoretische Betrachtung der Uebergangsmodalitäten nicht wohl möglich; wir müssen uns damit begnügen, eine Anzahl Fälle genauer kennen zu lernen.

In einem Punkte jedoch stimmen die hier zu besprechenden Stellungsänderungen überein, darin nämlich, dass sie nicht innerhalb einer recurrenten Reihe verlaufen. sondern ein Abspringen aus der in solchen Reihen vorgezeichneten Bahn voraussetzen. Diess gibt uns immerhin Veranlassung, den Ursachen dieser Erscheinung nachzuspüren. Kleinere Unregelmässigkeiten in der Grössenabnahme der Organe oder im Wachsthum der gemeinsamen Axe reichen offenbar nicht aus, um sie herbeizuführen; wir wissen im Gegentheil, dass das gesetzmässige Vorrücken der Contactlinien mit mancherlei kleinen Abweichungen sich wohl verträgt und eben desshalb auch bei excentrisch gebauten Compositenköpfen, sowie bei stark gekrümmten Coniferenzapfen oder Weidenkätzchen u. dgl. in der grossen Mehrzahl der Fälle zur Geltung kommt. Es muss also etwas Besonderes sein, entweder eine Störung von grösserem Betrag oder aber von anderer Natur, was die Entgleisung bewirkt. Darum ist es wichtig, auf diesen Punkt unser spezielles Augenmerk zu richten.

In Figur 92, Taf. XV ist die abgerollte Oberfläche eines Dipsacuskopfes dar-Die Aufnahme geschah in der schon oben beschriebenen Weise mittelst Drehen nach vorhergegangenem Zuschneiden eines noch jungen Kopfes zu einem walzenförmigen Gebilde, an dem bloss die Basen der seitlichen Sprossungen stehen gelassen wurden. Aus der beigefügten Bezifferung der Hüllblätter ersieht man, dass dieselben sich in eine einfache Spirale mit Divergenzen aus der Hauptreihe ordnen. Die anschliessenden Blüthen dagegen stehen in 12er, 21er und 33er Zeilen (die beiden ersteren sind in der Figur durch punctirte Linien angedeutet, folglich in dreigliedrigen, rechtswendig gedrehten Wirteln. Diese Stellungsänderung rührt einfach daher, dass eine der 13er Zeilen, nämlich 12-25, mit dieser letztern Nummer aufhört. Bis dahin ist die Sache klar. Allein warum hört jene Zeile auf? In den Grössenverhältnissen der Organe kann die Ursache offenbar nicht liegen, da die hierauf bezuglichen Schwankungen ja bloss Neigungsänderungen der Schrägzeilen oder einen Wechsel der Contactlinien bedingen. Bei genauer Betrachtung der Figur stellt sich denn auch bald heraus, dass die Veranlassung eine andere ist. Man sieht, dass in der Umgebung der Reihe 12-25 Störungen stattgefunden haben; Organ 12 liegt etwas tiefer als 9, 25 tiefer als 17; ebenso zeigen 4 und 7 im Vergleich mit 1 nicht die gewöhnliche Niveaudifferenz, sondern liegen nahezu in der gleichen Horizontalen. Dabei stehen einzelne Nummern, so namentlich 9 und 17, deutlich schief. Um die normalen Niveauunterschiede herzustellen, müsste man die Organe 1 und 4 um einige Millimeter tiefer placiren und alle darüber befindlichen Nummern bis zur punctirten Linie xz sich entsprechend senken lassen. Dadurch würde in der Richtung der Reihe 12-25 und

oberhalb dieser letztern Nummer gerade soviel Raum frei, als zur Fortsetzung dieser Reihe nöthig wäre. (Man vergleiche die schematische Darstellung der fraglichen Region in Fig. 86, Taf. XIV.) Ohne die bezeichneten, völlig abnormen Niveauverhältnisse hätten wir sonach 13 rechtsläufige Schrägzeilen, combinirt mit den nämlichen 21 linksläufigen, woraus sich für die steilern rechtswendigen Reihen die Coordinationszahl 21 + 13 = 34 ergibt; die Stellung ginge also in die bekannte spiralige über. Wir dürfen hienach die in Rede stehende Störung dahin präcisiren, dass nach Anlegung der Organe 12, 25 und 17, und vor Anlegung der benachbarten höhern Nummern eine Verschiebung stattgefunden hat, durch welche die links von der Linie z gelegene organbildende Zone um die Breite einer  $13^{\rm er}$  Zeile höher zu liegen kam. Auf die Reihen rechts von der genannten Linie blieb diese Verschiebung ohne Einfluss.

Ein zweiter Fall ist in Fig. 94, Taf. XVI abgebildet. Die Figur stellt die mit der Camera lucida gezeichnete Oberfläche eines jungen Dipsacuskopfes dar, dessen Blüthen in normaler Doppelspirale stehen; man zählt wie gewöhnlich 16 und 26 Schrägzeilen mit stumpfem Oeffnungswinkel, und 42 steilere Zeilen, welche diesen Oeffnungswinkel halbiren. Die Hüllblätter dagegen erscheinen in 5°r, 7°r und 12°r Reihen geordnet; sie folgen der recurrenten Reihe 2, 5, 7, 12, 19 etc., wozu die Divergenzen  $\frac{3}{5}$ ,  $\frac{3}{7}$ ,  $\frac{5}{19}$ , etc. mit dem Grenzwerth 151° 8′ gehören. Es findet also ein Wechsel statt zwischen dieser aussergewöhnlichen Spiralstellung der Hüllblätter und den gedrehten zweizähligen Blüthenquirlen.

Untersuchen wir nun, welche Umstände einerseits die aussergewöhnliche Stellung der Hüllblätter und andererseits die Rückkehr zur normalen Doppelspirale bewirkt haben können, so ist zunächst leicht zu constatiren, dass die Uebergangsfiguren, welche beim raschen Kleinerwerden der Organe zu Stande kommen, in allen wesentlichen Punkten gerade so beschaffen sind, wie bei normalen Köpfen mit regelrecht vorrtickenden Contactlinien. Hier liegt also der Fehler nicht. Die Thatsache, dass die Stellung der Blüthen normal und der Charakter der Uebergangsfiguren ebenfalls normal ist. legt nun aber die Vermuthung nahe, dass die Stellungsverhältnisse der Basalregion von der gewöhnlichen Doppelspirale nicht so weit abliegen möchten, als die beigefügte Bezifferung diess voraussetzt. Denn wie wäre es sonst möglich, eine aussergewöhnliche Stellung mittelst der typischen Uebergangsfiguren in die gewöhnliche überzuführen? Und in der That stehen die Insertionen der grossen Hüllblätter mit der gewählten Bezifferung, die immerhin die bestmögliche ist, nicht so ganz im Einklang. Die Blätter 0. 2 und 5 fallen z. B. so ziemlich in dasselbe Niveau, während sonst die Fünferlinien, wie 1-6, 2-7, 4-9 etc. deutlich geneigt sind; Blatt 11 erscheint im Vergleich mit 6, 7 und 10 auffallend gross, von andern weniger auffallenden oder ganz geringfügigen Dingen nicht zu reden. Wir wollen unter diesen Umständen den Versuch machen, die Normalstellung der Blüthen nach rückwärts zu construiren, um alsdann die auf theoretischem Wege hergestellte Hüllblattregion mit der wirklichen zu vergleichen. Es stellt sich bald heraus, dass in der Hauptsache Alles beim Alten bleibt; nur in Bezug auf Nr. 11 und deren Anschlüsse nach oben besteht allerdings ein wesentlicher Unterschied. Um diese Nummer der theoretischen Normalstellung anzupassen, muss dieselbe als ein Blatt des untersten Paares aufgefasst und folglich in ein entsprechend tieferes Niveau versetzt werden, wie diess in Fig. 94, Taf. XVI durch die punctirte Umrisslinie angedeutet wurde. Lässt man dann noch die Organe, welche nach oben die Uebergangsfigur bilden, ebenso die Organe oberhalb 1 sich richtig decken und zugleich etwas

0

grösser werden — was übrigens nicht einmal als wesentliche Bedingung. sondern bloss als naturgemässe Aenderung erscheint —, so ist die Sache in Ordnung und die Bezifferung nach normal gedrehten Blattpaaren durchführbar (s. Fig. 93, Taf. XVI, welches eine Copie der Fig. 94 ist, nur mit abweichender Bezifferung). Kleine Unregelmässigkeiten bleiben natürlich nach wie vor bestehen, aber die förmlichen Widersprüche sind beseitigt.

Hier zeigt sich also wiederum, dass der besprochene Wechsel der Stellung auf ganz andern Störungen beruht, als sie beim Vorrücken der Contactlinien vorzukommen pflegen. Denn offenbar ist schon bei Anlegung des ersten Blattpaares die Bildungsstätte von 0' durch irgend eine Veranlassung beträchtlich verschoben worden, so dass es höher als 0 zu stehen kam, und diese Verschiebung hat in der ganzen Hüllblattregion mancherlei Abweichungen herbeigeführt. Allein es ist merkwürdig, dass diese Störungen auf die Hüllblätter beschränkt bleiben und mit dem Beginn der Blüthenregion vollständig verschwinden, — ein Beweis mehr, dass die Bahn, auf welcher das Vorrücken der Contactlinien erfolgt, nicht so bald eine Entgleisung befürchten lässt.

In gleicher Weise mag noch ein dritter Fall erläutert werden. Fig. 91, Taf. XV stellt die abgerollte Oberfläche eines jungen Dipsacuskopfes dar, dessen Hüllblätter in normaler Doppelspirale stehen und demgemäss beziffert sind, während die anschliessenden Blüthen, wenn man die unterste Zone von c. 1,5 mm Höhe (am Kopf selbst gemessen) als Uebergang betrachtet, 26 linksläufige und 38 rechtsläufige Schrägzeilen zeigen. Diese Ziffern entsprechen einer linksläufigen Doppelspirale nach der Reihe 6, 13, 19, 32 etc., wozu die Divergenzen  $\frac{1}{6}$ ,  $\frac{2}{13}$ ,  $\frac{3}{19}$ ,  $\frac{3}{52}$  etc. gehören. Etwas weiter oben (am Kopfe selbst c. 3 mm über dem Niveau der untersten Blüthen) hört die 38° Zeile, welche mit Organ 13' oberhalb 0 beginnt, plötzlich auf; es bleiben also noch 37. Das Stellungsverhältniss geht dadurch in eine einfache linksläufige Spirale nach der Reihe 11, 26, 37, 63... über, und die Divergenzenreihe wird  $\frac{3}{11}$ ,  $\frac{7}{46}$ ,  $\frac{19}{10}$ ,  $\frac{17}{67}$ ,  $\frac{17}$ 

Alle diese Stellungsänderungen, die nach der Spiraltheorie ganz unerhörte Schwankungen voraussetzen, beruhen auch hier wieder auf Störungen im Aufbau, die sich in unserer Figur leicht überblicken lassen. Es mag genügen, die wichtigsten derselben hervorzuheben. Einmal sind die Dreierzeilen der Hüllblätter, wie z. B. 0-3', 1-4', 0'-3 etc. von auffallend ungleicher Neigung; 4' liegt ungefähr im Niveau von 1. Sodann steht 8 senkrecht über 0', während das opponirte Blatt 8' im Sinne einer rechtsläufigen Schrägzeile von der durch 0 gehenden Verticale abweicht. In dritter Linie ist die Störung der Uebergangsfigur zwischen 12' und 10 oberhalb 7' zu erwähnen. Die betreffenden Organe sind der Deutlichkeit halber in Fig. 44, Taf. VIII noch einmal und zwar nebst den benachbarten als Ellipsen dargestellt worden. Man sieht hier deutlich, dass die mit a, b, c bezeichneten Ellipsen aussergewöhnlich gruppirt sind. Nach der Regel müsste c nicht bloss das darunter liegende 12', sondern auch 7' tangiren; es müsste etwa so gestellt sein, wie 18' zu 10 und 5. Die Folge wäre, dass b etwas höher, nämlich in die Lücke zwischen a und c zu liegen käme, was natürlich auch für die angrenzenden Blüthen einige Aenderungen mit sich brächte. In der gegebenen Stellung müssen a, b und c beziehlich mit 15, 20 und 25 numerirt werden; in der angedeuteten normalen dagegen würde c die Nummer 20 und b die Nummer 28 erhalten. Man sieht hier sehr schön, wie verschieden sich ein und das-



į٦

selbe Organ in das Spiralsystem einfügt, je nachdem man eine kleine Unregelmässigkeit als massgebend betrachtet oder nicht.

Die genannten Störungen und die sonstigen kleinen Abweichungen von der Normalstellung haben nun aber doch nicht ausgereicht, um die Herstellung der 26° Zeilen zu verhindern. Zwar ist die Basalregion der Blüthen während der Anlegung offenbar stark ins Schwanken gerathen; nachdem jedoch der Entwicklungsgang wieder regelmässiger geworden, treten die Ungleichheiten langsam zurück, und die Sechsundzwanziger gingen in gewohnter Ordnung aus dem Wirrwarr hervor. Den steilern 42° Zeilen dagegen blieb eine dauernde Einbusse nicht erspart: es sind ihrer 4 im Durcheinander verloren gegangen, und von den übrigen 38 hört eine in etwas höherem Niveau auf, nachdem sie es auf nur 15 Glieder gebracht.

Ausser den Unregelmässigkeiten, welche die besprochenen Stellungsänderungen veranlasst haben, verdienen noch ein paar andere auf die Entwicklungsfolge der Organe bezügliche Punkte erwähnt zu werden. Zunächst die Thatsache, dass nach der üblichen Bezifferung Nr. 14 doppelt herauskommt (in Fig. 91 mit 14 und 14\* bezeichnet), das eine Mal senkrecht über 1' zwischen 6' und 9 in gesetzmässiger Stellung, das andere Mal in ungewohnter Lage zwischen 6' und 11', d. h. als obere Ecke im Rhombus 3, 11', 6', wodurch eine andere Bezifferung ausgeschlossen ist. Ohne die bezeichneten Störungen in der Hüllblattregion würde Organ 14\* mit 11', und 11' mit 16' zu beziffern sein, was in unserer Figur sich nicht empfiehlt, übrigens im Fall einer Aenderung in diesem Sinne zur Verdoppelung der Nummer 16' führen würde. Es ist ferner mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die Nummern 11' und 14\*, dann 13' und 18' und andere ähnlich gelegene Paare gleichzeitig oder zum Theil sogar in umgekehrter Reihenfolge entstanden sind, woraus deutlich genug zu ersehen ist, dass die übliche Numerirung nach der continuirlich gedachten Einerzeile mit dem Entwicklungsgang der Pflanze selbst in keiner Beziehung steht.

Es bleibt uns jetzt noch ein Moment von allgemeiner Bedeutung zu erwähnen übrig, nämlich das Zurückbleiben einzelner Schrägzeilen oder das Hinzukommen neuer bei regelmässigem Aufbau. Der Vorgang steht im Gegensatz zum Vorrücken der Contactlinien; aber er ist normal, d. h. ohne aussergewöhnliche Störungen mechanisch begründet. Wie die Zahl der Orthostichen in Folge einer Aenderung der Grössenverhältnisse um Eins vermehrt oder vermindert wird, so erscheint auch bei steil aufgerichteten Schrägzeilen, wenn sie zugleich Contactlinien sind, der Ausfall einer Zeile als mechanisch nächstliegende Wirkung einer relativen Grössenzunahme der Organe. Denn es ist für die Pflanze, deren Bildungen ja niemals geometrisch genau sind, offenbar einerlei, ob die Reihen der jungen Anlagen streng longitudinal oder zwischen 0° und c. 10-20° geneigt stehen. Sobald nun aber das Letztere der Fall und diese wenig geneigten Schrägzeilen zugleich Contactlinien sind, kommen bei der Anlegung die jungen Organe nahezu horizontal neben einander zu liegen, stellenweise auch wohl genau horizontal, und da ist es dann nach Früherem begreiflich, dass bei mangelndem Raum die Zahl der Anlagen, welche auf den Umfang kommen, um Eins reducirt wird. So kann z. B. bei einem Dipsacuskopf mit normaler Doppelspirale etwas oberhalb der Mitte, wo der Umfang der Axe rasch abnimmt, eine der 42° Zeilen zurückbleiben, was natürlich zugleich eine Verwandlung der  $26^{er}$  Zeilen in  $25^{er}$  bedingt (16 + 25 = 41). Aus denselben Gründen kann die Zahl 41 auf 40 heruntersinken, u. s. f. Dergleichen Reductionen kommen in der Scheitelregion der Inflorescenzen häufig vor; sie gehören



nicht bloss bei Dipsacus, sondern bei den meisten kopfförmigen Blüthenständen (Helianthus, Pyrethrum etc.) zu den gewöhnlichsten Erscheinungen: es ist dies das bekannte Fehlschlagen der secundären Spiralen (avortement de spires secondaires) nach Bravais. In der Regel wiederholt sich der Vorgang mehrere Male nach einander, und zwar meist in so geringen Abständen, dass ein bestimmtes Zahlenverhältniss gar nicht mehr zu Stande kommt; der Umfang des Blüthenbodens nimmt in der Nähe des Centrums zu rasch ab, als dass eine regelmässige Reihenbildung noch Platz greifen könnte.

Unter den Stellungsänderungen, welche das »Fehlschlagen« der Schrägzeilen bedingt, nimmt tibrigens der Wechsel zwischen Quirl- und Spiralstellung, von dem hier die Rede ist, keinen besondern Rang ein. Die allgemeine Folge des Zurückbleibens ist einfach eine Verkleinerung der betreffenden Coordinationszahl von n auf n-1, und es hängt bloss vom arithmetischen Verhältniss der zusammengehörigen rechts- und linksläufigen Zeilen ab, ob die Organe sich in eine einzige Spirale ordnen lassen oder nicht. Ist die resultirende Ziffer n-1 nebst der Coordinationszahl der gegenläufigen Schrägzeilen auf einer bestimmten Stufe durch 2, 3, 4 etc. theilbar, so ergibt die Bezifferung selbstverständlich zwei-, drei-, vier- oder mehrzählige Quirle. Haben dagegen die beiden zusammengehörigen Coordinationszahlen keinen gemeinschaftlichen Divisor, so gehört diese Stellung einem einfachen Spiralsystem an. Der nämliche Reductionsprocess bewirkt also je nach der Höhe der Ziffern einen Uebergang von Quirlen zu Spiralen, oder von einem Spiralsystem zu einem andern. Es besteht ferner keine scharfe Grenze zwischen dem Zurtickbleiben einzelner Schrägzeilen und den im Vorhergehenden besprochenen Störungen. Denn obwohl das Zurückbleiben eine normale, jede der genannten Störungen dagegen eine abnormale Erscheinung ist, bietet die Natur doch alle möglichen Abstufungen der Unregelmässigkeit dar, so dass eine Scheidung des streng Gesetzmässigen vom Zufälligen und Gesetzwidrigen nur in der Abstraction möglich ist. Kein Dipsacuskopf und keine Sonnenblume ist absolut regelmässig, und gerade das Zurückbleiben der Schrägzeilen findet häufig unter Mitwirkung kleiner Anomalien statt, welche Ort und Zeit des Vorganges mitbestimmen.

Die Gebrüder Bravais (l. c. pag. 100 ff.) haben dem Zurückbleiben der Schrägzeilen ihre volle Aufmerksamkeit geschenkt. Es ist ihnen nicht entgangen, dass die Bestimmung der Divergenzen nach der jedesmaligen Zahl der rechts- und linksläufigen Zeilen sprungweise Aenderungen ergibt, die vom Standpunkt der Spiraltheorie aus betrachtet ernste Bedenken einflössen. Sie nehmen daher ihre Zuflucht zur Hypothese des Fehlschlagens der zurückgebliebenen Reihen, jedoch ohne hiefür andere Gründe anzuführen, als die eben erwähnten arithmetischen. Sie sagen pag. 101: » 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 peuvent se juxtaposer tellement bien que toutes leurs spires secondaires, à part une ou deux, soient le prolongement exact les unes des 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 «. Weiterhin lassen die nämlichen Autoren einen Gegner dieser Theorie des Fehlschlagens den Einwurf erheben: »En imaginant des avortemens convenables, ne pouvez-vous pas ramener, au moins en grande partie, les systèmes anormaux au système de la série 1, 2, 3, 5 . . ? Si, dans un système par 3 et 5 spires, vous faites avorter une des cinq spires par 5, vous obtenez la nouvelle série 3, 4, 7, 11 . . . Si, dans un système par 5 et 8 spires, vous enlevez une

des spires par 8, vous aurez la série 2, 5, 7, 12 . . . : ainsi le principe des avortemens suffirait pour renverser ces séries; ainsi ce principe doit être répudié «. Ein Freund der Einheit im Pflanzenreich vertritt sodann den entgegengesetzten Standpunkt; er sagt: Au contraire, ce sont ces séries qui doivent être rejetées, et l'on doit les considérer comme le résultat de ces avortemens dont la possibilité vient d'être démontrée. Man sieht, dass L. und A. Bravais über die Tragweite der verschiedenen Auffassungen vollkommen im Klaren waren. Ihre eigene Ansicht, welche neben der Hauptreihe auch die selteneren Reihen als vorhanden betrachtet, für gewisse Fälle aber das Fehlschlagen unbedingt anerkennt, sucht die erwähnten Gegensätze zu vermitteln. Man weiss jedoch, dass entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, welche für die Annahme des Fehlschlagens die thatsächlichen Anhaltspunkte geboten hätten, den genannten Autoren durchaus fern lagen. — Schimper und Braun haben sich, soviel mir bekannt, über diese Frage nicht näher ausgesprochen.

Für die Theorie, die ich in dieser Abhandlung vertrete, sind natürlich Schwierigkeiten von der angedeuteten Art nicht vorhanden; denn sowohl die Spiralen als die Divergenzen erscheinen hier bloss als geometrisch abgeleitete Dinge, die wir in die Pflanze hineinconstruiren, ohne denselben eine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung beizulegen.

#### b) Wechsel zwischen verschiedenen Spiralsystemen.

Soweit es sich hier um Stellungsänderungen handelt, welche das Zurückbleiben einzelner Schrägzeilen unter vielen veranlasst, bedarf der Vorgang keiner besondern Erläuterung, da er, wie bereits bemerkt, mit dem Wechsel zwischen Spiral- und gedrehter Quirlstellung in dieselbe Kategorie gehört. Das unterscheidende Kennzeichen ist namentlich bei höhern Coordinationszahlen für die Pflanze absolut bedeutungslos, da es ja bloss darauf ankommt, ob die in einem bestimmten Niveau herrschenden Zahlen einen gemeinsamen Divisor haben oder nicht. Ob z. B. die 16 und 26 Zeilen eines normalen Dipsacuskopfes durch Zurückbleiben einer 26er Zeile in die Combination 16 und 25 tibergehen, oder ob diese Combination nachträglich auf 16 und 24 reducirt wird, das ist im Grunde der nämliche Vorgang, und doch entsteht im letztgenannten Fall ein System mit Szähligen Wirteln aus einer einfachen Spiralstellung, im erstern eben diese Spiralstellung aus gedrehten Blattpaaren. Mit dergleichen Aenderungen, wie sie im obern oder innern Theil der Blüthenstände häufig sind, brauchen wir uns also nicht mehr zu befassen; es erübrigt nur noch, solche Uebergänge zu behandeln, welche sich zwischen den niedern Ziffern verschiedener Reihen bewegen, wohin z. B. der Uebergang von der Spiralstellung nach 🖁 in diejenige nach 🦂 und andere ähnliche Das sind Stellungsänderungen, welche auch nach Bravais nicht durch »Fehlschlagen«, sondern durch Ueberspringen aus einer Reihe in eine andere zu Stande kommen.

Es wäre natürlich am instructivsten, die fraglichen Uebergänge schon in den jüngsten Stadien der Entwicklung, wo möglich im Moment des ersten Sichtbarwerdens der Organe, zu beobachten. Allein die Seltenheit des Falles, verbunden mit der Schwierigkeit, von solchen Jugendzuständen eine vollständige und genaue Aufnahme herzustellen, bietet für dergleichen Beobachtungen eine allzugeringe Wahrscheinlichkeit. Mir sind bis jetzt bloss ältere Zustände zu Gesicht gekommen, jedoch glücklicher Weise von Pflanzen, bei welchen eine nennenswerthe Verschiebung während der Entfaltung nicht stattfindet. In solchen Fällen ist es immer möglich, die fehlende Beobachtung durch eine in nebensächlichen Dingen vielleicht ungenaue, in der Hauptsache aber richtige Construction zu ersetzen.



Eine so erhaltene Construction, den jungen Blüthenstand von Hedychium Gardnerianum darstellend, ist in Fig. 49, Taf. VIII wiedergegeben. Das wirklich beobachtete Stellungsverhältniss ist in Fig. 48 in 3 natürlicher Grösse abgebildet; die Längenabstände sind direct mit dem Zirkel, die Querabstände approximativ nach dem Verlauf der Zeilen aufgetragen. Wie leicht zu constatiren, ist die Stellung bis Nr. 14 eine linksläufig-spiralige nach 3, diejenige von 15 bis 31 dagegen eine rechtsläufigspiralige nach ungefähr 3. Dabei laufen die Dreierzeilen durch das ganze System ununterbrochen fort, während die Zweier oberhalb 13 und 14 durch die niedergedrückte Einerzeile ersetzt werden. Man könnte nun allerdings einwenden, dass die Niveaudifferenzen der Organe 15-18, und vielleicht auch noch der nächstfolgenden, möglicher Weise bloss durch ungleichmässige Streckung nach Aufhebung des Contactes zu Stande gekommen sind, wodurch natürlich der Construction die sichere Grundlage entzogen wurde. Allein dieser Einwand erscheint bei näherer Betrachtung ungerechtfertigt. Es ist wohl zu beachten, dass der obere Theil der Inflorescenz eine völlig normale 3 Stellung aufweist, und dass im ganzen untern Theil keine einzige Nummer tiefer steht, als die in der Reihenfolge unmittelbar vorhergehende. Eine Umkehrung der ursprünglichen Niveauverhältnisse hat also sonst nirgends stattgefunden; folglich ist die Voraussetzung einer solchen innerhalb des schmalen Querstreifens von Nr. 15 bis 18, oder auch von 15 bis 21, ohne thatsächlichen Halt. Noch viel weniger liesse sich eine solche Hypothese auf die regelmässige 3 Stellung übertragen.

Wir dürfen hienach die Construction Fig. 49 in der Hauptsache für richtig halten. Diess zugegeben, ist die Umsetzung der Stellung offenbar dadurch bedingt, dass die Organe 15 und 16 im umgekehrten Niveauverhältniss zu einander stehen. Nach der 3 Stellung müsste 16 etwas tiefer als 15 eingefügt sein; die Nummern wären also zu vertauschen. Durch irgend eine Abweichung, sei es in der Grösse oder in der Entwicklungsfolge, stellte sich nun aber thatsächlich das Niveauverhältniss so her, wie es in unserer Figur dargestellt ist, und diese Störung hatte den Uebergang aus der 3 in die 3 Stellung, dazu mit gegenläufiger Einerzeile, zur Folge.

Einen ähnlichen Uebergang beobachtete ich ferner an der Aehre von Veronica Bachofenii. Die Blattpaare waren decussirt; die ersten 4 Hochblätter mit blattwinkelständigen Blüthen zeigten die gewöhnliche Spiralstellung, die folgenden dagegen die 3 Stellung mit gegenläufiger Einerzeile.

## Stellungsänderungen in Folge sprungweiser Grössenabnahme der Organe.

Bei den bis dahin betrachteten Uebergängen fanden im Grössenverhältniss der Organe entweder allmälige und auf der ganzen Oberfläche gleichmässig abgestufte Veränderungen oder dann kleinere und grössere Unregelmässigkeiten statt, welche zu abnormen Uebergangsgruppirungen und dadurch zu einem Wechsel des Systems führten. An diese Vorkommnisse reiht sich nun noch eine dritte Ursache der Stellungsänderungen, welche namentlich in der Blüthenregion häufig zur Geltung kommt: es ist das sprungweise Kleinerwerden der Organe. Am ausgeprägtesten und darum auch am verständlichsten tritt uns diese Erscheinung bei den Aroideen entgegen, wo bekanntlich relativ kleine Blüthen ohne alle Vermittlung auf die grosse stengelumfassende Spatha folgen.



Aehnlich verhalten sich auch die Piperaceen und einige andere Familien. Schon weniger auffallend sind die Sprünge beim Uebergang von der grossblätterigen Blüthenhülle mancher Dicotylen zu den relativ kleinen Staubgefässen; hier begegnen wir einer langen Reihe von Abstufungen, welche uns ganz allmälig in das Gebiet der gesetzmässigen Anschlüsse hinüberführen.

Für die Spiraltheorie bieten die hierher gehörigen Fälle keine Veranlassung zu besonderer Beachtung, weil nach ihr die Grösse der Organe mit der Stellung derselben in keiner Beziehung steht. Für die angenommene Juxtaposition dagegen, bei welcher die ältern Anlagen jeweilen den darüber befindlichen jüngern als Auflager dienen, ist das relative Grössenverhältniss geradezu maassgebend, und eine sprungweise Aenderung ohne gleichzeitigen sprungweisen Stellungswechsel im Allgemeinen gar nicht denkbar. Mit Rücksicht auf diesen Causalverband bildet die plötzliche Grössenabnahme der Organe einen wichtigen Prüfstein für die beiden in ihren Grundlagen so verschiedenen Theorien.

Betrachten wir zunächst die Aroideen. Die Spatha ist hier meistens schief inserirt und zwar in der Art, dass die Insertionslinie (ab in Fig. 45-47) nach den Rändern hin das tiefste und in der Mediane das höchste Niveau erreicht. Eine Ebene, die man sich durch diese Linie gelegt denkt, schneidet die Axe des Kolbens unter einem Winkel, der bei Pothos c. 45° oder weniger, bei Arum maculatum c. 60° und darüber beträgt. In andern Fällen, wo die Neigung keine gleichmässige ist, erscheint wenigstens die Mitte der Spatha stets höher eingefügt als die Ränder. Die ersten Blüthen (Fruchtknoten), welche dicht oberhalb des Spathagrundes hervorsprossen, können also unmöglich vollständige Quirle oder ganze Umläufe einer Spirale darstellen; denn bis zum Niveau der Spathamediane ist selbstverständlich ein grösserer oder kleinerer Theil des Umfanges von der Blüthenbildung ausgeschlossen. Bei Atherurus ternatus sind sogar sämmtliche Fruchtknoten einseitig gestellt; erst die Staubgefässe bilden ein geschlossenes System.

Es gewährt unter diesen Umständen ein besonderes Interesse, das Zustandekommen eines bestimmten Stellungsverhältnisses zu verfolgen. Diess geschieht am besten in der schon oben geschilderten Weise durch vollständige Aufnahme der untern Blüthen mittelst der Camera lucida; man erhält auf diesem Wege das getreue Bild der abgerollten Oberfläche. Auf Taf. VIII, Fig. 45-47 sind drei solcher Aufnahmen wiedergegeben; ein paar Worte genügen, dieselben zu erläutern. Fig. 46 bezieht sich auf Arum maculatum; die Fruchtknoten stehen in 6 rechtsläufigen und 4 linksläufigen Reihen, also in zweizähligen gedrehten Quirlen. Organ 0 nimmt den tiefsten Punkt ein; das zugehörige 0' fehlt, ebenso 1, 1', 2 und 3. Für die Annahme eines wirklichen Abortus fehlt aber jeder Anhaltspunkt. Man sieht hieraus, dass die übliche Numerirung mit dem Entwicklungsgang Nichts zu thun hat; denn offenbar sind 0, 4' und 5' die zuerst entstandenen Organe, auf welche 3', 6, 7, 6', 4, 2' folgten, u. s. f. Aehnlich in Fig. 45, welche einen zweiten Kolben von der nämlichen Pflanze veranschaulicht. Hier sind im Allgemeinen 5zählige Quirle zu Stande gekommen; allein der unterste Quirl ist bloss 4 zählig, weil der Platz für das 5te Organ gerade auf die Stelle fällt, wo die Einfügungslinie der Spatha am weitesten nach oben vorspringt. Der Verlauf der Schrägzeilen zeigt einige Unregelmässigkeiten; man könnte zur Noth auch anders als nach Quirlen, aber schwerlich besser numeriren. Noch viel unregelmässiger ist Fig. 47, wo man in der That nicht recht weiss, welche Linien die maassgebenden sind. Die Numerirung ist nach Dreier- und Fünferzeilen durchgeführt; hienach würden auf der Grundspirale die Organe 1, 4 und 6 fehlen: es sind wiederum die Nummern, welche über der Mediane der Spatha einzuschalten wären.

Aehnlichen Vorkommnissen begegnet man ausnahmslos bei allen Blüthenkolben. Dabei ist die Stellung meist etwas unregelmässig, stellenweise bis zur Verwischung der Reihen; soweit jedoch die Contactlinien deutlich hervortreten, ergeben sich die verschiedensten Systeme. Ich habe bis jetzt folgende beobachtet: 1) fünfzählige alternirende Quirle, 2) zweizählige gedrehte Quirle, 3) gewöhnliche Spiralstellung, 4) Spiralstellung nach c.  $\frac{1}{13}$ , mit 6 und 7 Contactlinien, 5) Spiralstellung nach c.  $\frac{1}{13}$ , mit 5 und 7 nahezu rechtwinkligen Schrägzeilen. Unbestimmte Fälle, welche je nach den spätern Verschiebungen in dieses oder jenes System übergeführt werden können, sind hier nicht mitgerechnet.

Ein weiteres Beispiel mit weniger schiefem Blüthenansatz liefert Anthurium Scherzerianum (Fig. 54, Taf. X). Hier zeigt die Kolbenbasis nur bei Organ 4, genau über der Spathamediane, eine kleine Ausbuchtung; im Uebrigen verläuft die Basallinie nahezu horizontal. Die dadurch bedingte Stellung ist zunächst, wie die Figur zeigt, keine ganz regelmässige; am Kolben selbst waren indess die Störungen schon in geringer Entfernung von der Basis vollständig ausgeglichen.

Hieran reiht sich der schon oben erwähnte Kolben von Pothos (Fig. 42), wo die Insertionslinie der Spatha eine sehr starke Neigung zeigt. Die untersten Blüthen bilden in Folge dessen unregelmässige kurze Querreihen, die sich erst oberhalb der Spathamitte zu 9- bis 10-zähligen Quirlen vervollständigen.

Alle diese Vorkommnisse lassen sich durch Juxtaposition der Organe nach den oben (p. 57) aufgestellten Principien in einfacher und befriedigender Weise erklären. Der Spadix ist die organbildende Axe, die Entwicklungsfolge acropetal, die untere Grenze der Blüthenanlagen durch die Insertionslinie der Spatha, die Grösse der Organe durch innere Ursachen bestimmt. Fügen wir hinzu noch die kleinen individuellen Abweichungen sowohl im Ansatz der Spatha als in Bezug auf Grösse und Stellung der ersten Anlagen, so haben wir Alles beisammen, was zum Verständniss eines beliebigen hieher gehörigen Falles nöthig ist. Wir begreifen vollständig, dass in Folge dieser Abweichungen die verschiedensten Stellungsverhältnisse möglich sind, darunter Spiralsysteme mit Divergenzen von c. 50° und wieder andere mit Divergenzen von 150° etc. Der Begriff der Divergenz ist eben nicht in der Art der Anlegung begründet, sondern bloss aus der beobachteten Stellung abgeleitet. Wie kunstlich nehmen sich hiergegen die Hypothesen aus, mit denen die Spiraltheorie sich behelfen muss. Nach ihr gibt es im Grundplan der Gewächse keine halben Quirle oder Spiralumläufe; solche Halbcyclen kommen bloss dadurch zu Stande, dass einzelne Organe abortiren. Demnach hätten wir die ganze Bucht, welche am Kolben der Aroideen der Spathamediane entspricht, in Gedanken mit Blüthen auszufüllen, die durch Fehlschlagen verschwunden sind. Wer wird aber im Ernste annehmen wollen, dass an jener Stelle Blüthenanlagen jemals vorhanden waren?

Was nun noch die Anschlüsse innerhalb der Blüthe betrifft, so sind die Abstufungen in der Querschnittsgrösse selten so gross und so plötzlich wie bei den Aroideen. Der Zusammenhang zwischen der Stellung breiter und nachfolgender schmaler Organe ist daher meist nur stellenweise aufgehoben, während an andern Stellen die normalen Uebergangsgruppirungen vorhanden sind. Indessen genügt diese locale Unter-



brechung der Continuität vollständig, um die verschiedensten Stellungsverhältnisse herbeizuführen. Wie diess geschieht, soll an einigen Beispielen gezeigt werden; der Leger wird sich alsdann beliebige andere Fälle leicht selbst erklären.

Die Blüthenhülle der Magnolien besteht gewöhnlich aus drei dreizähligen Wirteln grosser Blattorgane, deren Narben noch am Fruchtstand deutlich zu sehen sind. Darauf folgen die viel kleinern Staubgefässe, die ebenfalls scharf gezeichnete Narben zurücklassen. Ihre Stellung ist in der Mehrzahl der Fälle eine spiralige mit Divergenzen aus der Hauptreihe; doch kommen Abweichungen häufig vor. Im einen wie im andern Fall bieten die Uebergänge immer wieder etwas Eigenthumliches; jede Blume hat sozusagen ihr besonderes Gepräge. Betrachten wir z. B. den in Fig. 53, Taf. X dargestellten Fruchtstand von Magnolia Yulan, so sehen wir, dass die untersten 6 Staubgefässe im Allgemeinen mit den 6 innern Perigonblättern, welche zusammen eine geschlossene Querreihe bilden, alterniren; dann folgen etwas höher inserirte Staubgefässe, welche über der Mitte der Blumenblätter stehen, allein diese erscheinen oberhalb der Blätter III' und III'' in doppelter Zahl; zwei sind also tiberzählig. Wir erhalten demnach als Anschluss an die Blüthenhülle eine zickzackförmig verlaufende Querreihe von 14 Staubgefässen (nämlich 6+6+2), von denen jedoch das mit 15 bezeichnete (oberhalb II") so hoch steht, dass es mit der folgenden Querreihe in dasselbe Niveau und mit der benachbarten Nummer 2 in dieselbe rechtsläufige Schrägzeile fällt. Von den 14 Staubgefässen der Basalreihe gehen also nicht 14, sondern bloss 13 solcher Schrägzeilen ab. Nach der entgegengesetzten Richtung kommen 8 zu Stande, wovon 6 den untersten Staubgefässen und 2 den beiden überzähligen der zweiten Querreihe entsprechen. Das Stellungsverhältniss ist dadurch bestimmt: man erhält eine einfache Spirale nach c. 13.

Solcher Uebergänge habe ich eine ganze Reihe untersucht; von mehreren liegen mir genaue Aufnahmen mittelst der Camera lucida vor. Um indess die Zahl der Tafeln nicht unnöthiger Weise zu vermehren, habe ich auf deren Wiedergabe verzichtet. Ich bemerke nur, dass einzelne Dreizehnerzeilen zuweilen erst mit der dritten oder vierten Querreihe beginnen, dass überdiess die Anordnung der an die Blüthenhülle grenzenden Staubgefässe mancherlei Verschiedenheiten zeigt. Das Uebrige ist ohne Belang und für ein gegebenes Object jederzeit leicht zu ermitteln. \*)

Specielle Erwähnung verdient dagegen noch das Stellungsverhältniss Fig. 51, Taf. IX, das am Fruchtstand von Magnolia grandiflora beobachtet wurde. Die Narben der Blumenblätter deuten auf vierzählige Quirle; die der angrenzenden Staubgefässe sind zunächst der Basis ziemlich regellos, gehen aber nach und nach in deutliche Reihen über. Die obersten (in der Figur nicht gezeichneten) standen in 12 rechtsläufigen und 11 linksläufigen Reihen, was einer rechtswendigen Spirale nach c.  $\frac{2}{23}$  entspricht; die Carpelle endlich zeigten die gewöhnliche Spiralstellung (nach  $\frac{8}{21}$ ) mit linksläufiger Einerzeile. Wobei zu bemerken, dass die Carpelle sonst die Spiralstellung der Staubgefässe ohne erhebliche Aenderung der Divergenz und ohne »Prosenthese « nach oben fortsetzen. — Aehnliche Stellungen habe ich auch bei Magnolia conspicua und Yulan beobachtet. Man braucht überhaupt nur wenige Blüthen zu unter-



<sup>\*)</sup> Da die Narben der abgefallenen Blumenblätter und Staubgefässe sehr augenfällig sind, so geniigt es, den Fruchtstand zu untersuchen. Vergleichende Beobachtungen an Knospen ergaben keine nennenswerthen Differenzen.

suchen, um mit grösster Wahrscheinlichkeit auf solche Unregelmässigkeiten zu stossen. Und immer geht aus den Anschlussfiguren deutlich hervor, dass die Ursache dieser Störungen im wechselnden Grössenverhältniss zwischen Staubgefässen und Kronblättern und in der Ungleichheit der Staubgefässe selbst zu suchen ist. Uebrigens könnte auch die Normalstellung (mit 8 und 13 Schrägzeilen) nicht zu Stande kommen, wenn die Anlagen der Kronblätter unter sich gleich und ebenso die Querschnittsflächen der Staubgefässe in Form und Grösse constant wären.

## **Drittes Capitel.**

Besondere Anschluss- und Stellungserscheinungen.

## 1. Die sogenannte Verdoppelung.

Bei manchen Aroideen mit getrenutgeschlechtigen Blüthen werden die obersten (sterilen) Fruchtknoten plötzlich kleiner und bedingen dadurch Stellungsänderungen, von denen die einen durch die bekannten Uebergangsfiguren hindurch zu höheren Coordinationszahlen der Contactlinien führen, indess die übrigen in jene andere Kategorie von Erscheinungen gehören, welche man nach der herkömmlichen Auffassung als Verdoppelung (dédoublement) bezeichnet. Beides sind aber offenbar Vorgänge gleicher Natur, und gerade weil dies hier deutlicher als in manchen andern Fällen hervortritt, lassen die erwähnten Stellungsänderungen keinen Zweifel darüber, wie das angebliche Dédoublement zu deuten sei.

Es mag hier gentigen, die fragliche Erscheinung an einem nahe liegenden Beispiel, dem Blüthenkolben von Arum maculatum, zu charakterisiren; einmal richtig aufgefasst, lässt sie sich überall, wo sie immer zur Geltung kommen mag, leicht wieder erkennen. In Fig. 46 Taf. VIII ist die abgerollte Oberfläche eines solchen Kolbens mit den sämmtlichen Fruchtknoten dargestellt. Man ersieht aus der Bezifferung und dem Verlaufe der Contactlinien sofort, dass die beiden mit 12 bezeichneten, geschwänzten Fruchtknoten sich in den Raum theilen, der bei regelmässigem Weiterbau des Systems einem einzigen zukommen würde. Dasselbe gilt annäherungsweise auch vom Fruchtknotenpaar Nr. 10. Bei 11 ist dagegen die gepaarte Stellung bereits aufgehoben: der eine Fruchtknoten steht deutlich höher als der andere; noch viel entschiedener tritt dies bei 9 und 12' hervor. Diese beiden Gruppirungen gehören schon zu jenen, welche bei allmäliger und an sich geringfügiger Grössenabnahme der Organe zu Stande kommen; sie entsprechen der ersten von den drei Uebergangsfiguren, welche das Vorrücken der Contactlinien vermitteln. Damit verglichen, setzt die sogenannte Verdoppelung eine merklich raschere Grössenabnahme, nämlich eine sprungweise Reduction auf die Hälfte der ursprünglichen Breite voraus. Der Sprung ist aber doch erheblich kleiner als bei der zweiten Uebergangsfigur, von der dritten gar nicht zu reden. Es handelt sich also nur um eine bestimmte Abstufung im Kleinerwerden und keineswegs um einen neuen, bis dahin noch gar nicht besprochenen Vorgang. Auch zeigt die Vergleichung



dieser geschwänzten Fruchtknoten mit jenen andern, welche oberhalb der Staubgefässe eingefügt sind, dass wir es eben mit sterilen Organen zu thun haben, welche nun einmal bei Arum in kleinern Dimensionen aufzutreten pflegen als die fertilen.

Solche Verdoppelungen kommen bei Arum häufig vor, aber stets nur in vereinzelten Figuren, nie in zusammenhängendem Gürtel. Aehnlich bei manchen Weidenkätzchen beim Anschluss der Deckblätter an die grünen Laubblätter, desgleichen in der Blüthe von Scleranthus, Portulaca, Cardiospermum etc. beim Uebergang zu den Staubgefässen\*). Als typische Anschlussgruppirung, den ganzen Umfang des Systems einnehmend, treffen wir dagegen die Verdoppelung bei zahlreichen andern Phanerogamenblüthen, und zwar an der nämlichen Stelle, d. h. wiederum bei der Anlegung der Staubgefässe. Nur in sehr wenigen Fällen ist hier eine wirkliche Gabelung ursprünglich einfacher Primordien constatirt (und solche Vorkommnisse gehören dann natürlich nicht hieher); die herrschende Regel ist und bleibt das selbständige Auftreten der Staubgefässanlagen, aber in einer Querschnittsgrösse, welche zu doppelzähligen oder doch überzähligen Quirlen führt. Wo mehrere Cyclen vorhanden sind, können natürlich in Folge kleiner Abweichungen auch Spiralsysteme entstehen.

Wir werden dieser Frage weiterhin, wenn von den besondern Stellungsverhältnissen innerhalb der Blüthe die Rede sein wird, wieder begegnen. An dieser Stelle wäre ein längeres Verweilen bei einer so einfachen Uebergangsgruppirung gänzlich unmotivirt.

## 2. Regellose Stellungen im Wechsel mit regelmässigen.

Wenn die organbildende Axe in raschem Erstarken begriffen ist, was sowohl bei Axillartrieben als bei Keimpflanzen häufig vorkommt, so stellen sich zuweilen so erhebliche Ungleichmässigkeiten in den relativen Grössenverhältnissen ein, dass dadurch die Anordnung der seitlichen Organe bis zur vollständigsten Regellosigkeit gestört wird. Die neuen Anlagen entstehen zwar immer im Anschluss an die vorhergehenden, aber die Schwankungen in den Dimensionen lassen die gewohnte Reihenbildung nicht zu Stande kommen. Solche Störungen haben z. B. bei der auf Taf. V Fig. 30 dargestellten Keimpflanze von Abies Douglasii stattgefunden, deren Cotyledonen einen regelmässigen Quirl bilden, während die nächstfolgenden Blätter sich völlig ordnungslos anschliessen. Aehnliche Unregelmässigkeiten habe ich an Keimpflanzen von Abietineen wiederholt beobachtet. Im weitern Verlaufe des Wachsthums nimmt jedoch das Verhältniss zwischen Organdurchmesser und Stengelumfang allmälig einen constanten Werth an, und diese Aenderung bringt nothwendig auch eine Annäherung an irgend ein regelmässiges Stellungsverhältniss und zuletzt die Herstellung desselben mit sich. Denn bei der bekannten Fähigkeit der Organe, sich bis zu einem gewissen Grade den vorhandenen Raumverhältnissen anzupassen, ist unter Voraussetzung des Bestrebens, gleiche Grösse zu erreichen, die Anordnung derselben in regelmässige Schrägzeilen eine mechanisch nothwendige Folge. Die Uebergänge mögen also beschaffen sein, wie sie wollen, das constante Grössenverhältniss führt immer zu einer regelmässigen Quirloder Spiralstellung. Die letztere hat im Allgemeinen die grüssere Wahrscheinlichkeit



<sup>\*</sup> Vgl. PAYER, Organogénie comparée de la fleur.

für sich; allein es ist durchaus kein Grund vorhanden, die Wirtelbildung als unmöglich zu betrachten.

Weitere Beispiele regelloser Stellungen liefern die männlichen Blüthen (Kätzchen) der Abietineen. Während z. B. bei der Rothtanne die Schuppen, welche den Staubblättern in der Entwicklung vorausgehen, fast ausnahmslos in Achter- und Fünferzeilen stehen, zeigen die Staubgefässe selbst die verschiedensten Stellungen, sowohl wirtelige als schraubenlinige, daneben aber auch regellose, welche höchstens nach einer Richtung deutliche Zeilen erkennen lassen. Ebenso bei P. Pinsapo, wo die Reihenbildung zuweilen fast gänzlich unterdrückt ist. Auch bei den Blüthen der Angiospermen kommen in der Region der Staubgefässe ähnliche Unregelmässigkeiten viel häufiger vor, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist. Bei Arum maculatum, italicum u. a. gehören sie zu den normalen, bei Paeonia, Papaver und Chelidonium jedenfalls zu den häufigen Vorkommnissen. So oft überhaupt die Staubgefässe in grosser Zahl auftreten, begegnet man hin und wieder den fraglichen ordnungslosen Stellungen. Dabei kann es vorkommen, dass die obersten Staubgefässe die gestörte Regelmässigkeit wieder herstellen; gewöhnlich geschieht dies aber erst in der Region der Carpelle, sofern letztere in Mehrzahl vorhanden sind (Ranunculus, Magnolia etc.).

Hieher zähle ich ferner die Blattstellungen am Laubstamm von Linaria striata und L. vulgaris, wo mehrgliedrige Wirtel und andere regelmässige Systeme mit zerstreuten Blättern abwechseln, deren Anordnung zum mindesten stellenweise als regellos zu bezeichnen ist; desgleichen die ordnungswidrigen Stellungen an den Trauben von Phytolacca decandra, den Aehren mancher Veronica-Arten (V. virginica u. a.), den Kolben von Typha etc. Manche dieser Unregelmässigkeiten scheinen zwar bloss durch Verschiebungen auf der Verticalen (Hinaufwachsen am Stamm u. dgl.) bedingt zu sein, und so werden sie auch gewöhnlich gedeutet; allein die Beobachtung zeigt, dass die Annahme einer wirklichen Verwachsung durchaus unmotivirt ist, indem die betreffenden Verschiebungen schon in der Anlage hervortreten und somit als ursprüngliche zu bezeichnen sind. Ueberdiess kommen häufig noch Störungen anderer Art (Einschaltungen, Verwachsungen von Blüthen u. dgl.) hinzu.

Nicht zu vergessen sind endlich noch die Unregelmässigkeiten der Stellung, welche die Verbänderung veranlasst. So lange der Querschnitt des Stengels noch regelmässig ist, bleibt die gegebene Stellung erhalten, zuweilen sogar noch bei auffallend starker Excentricität. Sobald jedoch einspringende Winkel und zwischen diesen verschiedengestaltige Ausbauchungen zum Vorschein kommen, wie es bei ausgesprochener Fasciation gewöhnlich der Fall ist, gewinnen die Störungen die Oberhand und führen dann nicht selten zur absoluten Regellosigkeit.

Anmerkung. Wenn regellose Stellungen immer wieder, sei es nun direct oder indirect (d. h. nach dem Zustandekommen regelmässiger Zwischenstellungen) in ganz bestimmte Quirl- oder Spiralstellungen übergehen, so liegt allerdings die Frage nahe, ob hiebei nicht morphologische Vorgänge in der Scheitelregion des Sprosses den Ausschlag geben. Denn es ist einleuchtend, dass das Grössenverhältniss allein, auch wenn es constant wird und mit den bekannten kleinen Aenderungen zu Gunsten der Raumausfüllung sich combinirt, niemals eine bestimmte Quirl- oder Spiralstellung bedingen kann, sondern je nach der Beschaffenheit der Uebergangsregion bald zu dieser, bald zu jener regelmässigen Stellung führen wird. Es muss also unter allen Umständen irgend ein besonderer Factor wirksam sein, wenn bezüglich der resultirenden Stellung eine gewisse Constanz zu Stande kommen soll. Welcher Art dieser

Digitized by Google

Factor ist, lässt sich aber keineswegs ein für allemal feststellen und kann auch im conereten Fall nur auf Grund zahlreicher Beobachtungen mit einiger Wahrscheinlichkeit ermittelt werden. Ich habe diese Frage für die Keimpflanzen von Pinus zu lösen gesucht, mich aber bald überzeugt, dass hiezu ein viel grösseres Material nöthig wäre, als es mir gegenwärtig zu Gebote steht.

#### 3. Besondere Fälle der Decussation.

Wenn die seitlichen Organe in zwei- oder dreigliedrigen alternirenden Quirlen stehen, geschieht die Anlegung der Elemente eines Quirls in der Regel nicht gleichzeitig, sondern succedan, und zwar in der Art, dass das erste Glied eines beliebigen Quirls zu den entsprechenden Gliedern des vorhergehenden oder nachfolgenden eine geometrisch bestimmbare, aber je nach den Pflanzenfamilien verschiedene Stellung erhält. Bei den Caryophylleen, Apocyneen, Rubiaceen u. a. ordnen sich diese ersten Quirlelemente in eine rechts- oder linksläufige Spirale, wobei die mittlere Divergenz für den gewöhnlichen Fall decussirter Blattpaare ‡ beträgt. Die Folge davon ist, dass erst das viertobere Blattpaar dieselbe Orientirung des zuerst entstandenen Gliedes zeigt, wie dasjenige, von dem man ausgeht. Bei den Fraxineen und Cupressineen dagegen stehen die ersten Blätter der successiven Quirle in einer Zickzacklinie, deren Theilstücke, von Winkel zu Winkel genommen, bei gekreuzten Blattpaaren ‡ des Umfanges einnehmen. Alle Blätter einer Längsreihe sind in Folge dessen gleichwerthig, d. h. alle sind entweder die ersten oder die zweiten Glieder eines Paares\*).

Die Begründer der Blattstellungslehre sehen in diesen Thatsachen bloss einen besondern Ausdruck des von ihnen postulirten schraubenlinigen Entwicklungsganges. Nach ihrer Auffassung sind die Quirle bloss niedergedrückte Spiralumläufe, auf welchen die jungen Anlagen in gewohnter Reihenfolge hervorsprossen, nur dass der Schritt vom letzten Glied eines Wirtels zum ersten des nächstfolgenden grösser oder kleiner ist als gewöhnlich. Hofmeister, welcher das Irrthümliche der Spiraltheorie zuerst überzeugend nachwies, bringt auch in dieser Frage eine viel einfachere Vorstellungsweise zur Geltung. Aus seiner Darstellung geht jedenfalls, auch wenn man in einzelnen Punkten nicht einverstanden ist, soviel hervor, dass die fragliehen Decussationserscheinungen durch Annahme entsprechender Wachsthumsdifferenzen befriedigend erklärt werden können. Es handelt sich also im Grunde gar nicht um Stellungsverhältnisse, sondern bloss um gewisse Ungleichheiten des Wachsthums, welche allerdings auf die Entwicklungsfolge, aber nicht auf die Reihenbildung influiren.

Für die Juxtapositionstheorie, die ich hier zu begründen suche, ist nun aber die Entwicklungsfolge innerhalb gewisser Grenzen durchaus irrelevant. Ob z. B. bei einem Dipsacuskopf oder einer Sonnenblume die eine Seite des Blüthenbodens in der Erzeugung neuer Anlagen gefördert erscheint, indess die andere zurückbleibt, ob überhaupt die Organe, welche ungefähr in gleicher Höhe inserirt sind, diese oder jene Entstehungsfolge einhalten, das ändert an den resultirenden Stellungsverhältnissen nicht das Geringste. Und was speziell die gekreuzten Blattpaare betrifft, so bilden sie unter allen Umständen vier Längsreihen, zuweilen überdiess rechts- und linksläufige Schrägzeilen, welche beide nicht weniger regelmässig verlaufen, als bei irgend einem andern



<sup>\*)</sup> Vgl. Braun, l. c. pag. 363 und 377; Hofmeister, Allg. Morphol. p. 499 ff.

Stellungsverhältniss. Auch in Bezug auf das seitliche Uebereinandergreifen sehen wir die nämlichen Verschiedenheiten auftreten, denen man auch anderwärts hin und wieder begegnet, wobei überdiess nicht zu vergessen, dass manche Deckungsmodalitäten, wie z. B. die aestivatio contorta, von den Stellungsverhältnissen unabhängig sind.

Von diesen Erwägungen ausgehend, hätte ich eigentlich keine Veranlassung, die oben erwähnten Decussationserscheinungen zu besprechen. Ich würde sie auch, als meiner Aufgabe fernliegend, mit Stillschweigen übergangen haben, wenn sie in der Literatur die abgesonderte Stellung einnähmen, die ihnen thatsächlich zukommt. Das ist nun aber nicht der Fall: sie werden mit wirklichen Stellungsfragen in directen Zusammenhang gebracht. Selbst Hofmeister') stellt den besondern Fall der Caryophylleen-Decussation in eine Reihe mit den Stellungsverhältnissen in der Inflorescenz von Dipsaceen und in der Blüthe der Pulsatillen, wo die ersten Glieder der zahlreichen Wirtel ebenfalls in einer die Axe continuirlich umkreisenden Schraubenlinie stehen In gleicher Weise werden die Stellungen der Staubgefässe in den Blüthen der Papaveraceen mit der Decussation der Fraxineen und Cupressineen in Parallele gestellt. Es soll in den genannten Blüthen »eine wesentlich ähnliche, stetig wiederholte Umkehr der Richtung von dem ersten Blatte eines letzt zuvor aufgetretenen Wirtels seitlich zum ersten Blatte eines neu auftretenden « stattfinden \*\*). Die organbildende Thätigkeit würde also gleichsam nach Art einer Magnetnadel hin und her schwingen und jeweilen da, wo sie die grösste seitliche Abweichung erreicht hat, ein Paar neue Anlagen erzeugen. Wir stehen hier einer Auffassung gegenüber, welche mit der Annahme einer einfachen Juxtaposition der Organe in ebenso directem Widerspruch steht, als die Schimper-Braun'sche Spiraltheorie. Darum ist es nothwendig, auf die angeregten Fragen näher einzutreten.

Was zunächst die Stellungsverhältnisse in der Inflorescenz der Dipsaceen betrifft, so wurde oben gezeigt, dass der Uebergang von gekreuzten Blattpaaren zu gedrehten bei abnehmender Querschnittsgrösse der Organe eine mechanische Nothwendigkeit ist. Die Stellungsfrage ist damit vollständig erledigt. Bezuglich der Entwicklungsfolge fordert das vorangestellte Postulat bloss, dass sie auf jeder Längszone acropetal sei und dass die Anlegung der auf gleicher Höhe inserirten Organe nicht allzu ungleichzeitig stattfinde. — Bedingungen, welche bei Laubtrieben und Inflorescenzen, soviel mir bekannt, immer zutreffen. Mit der Hofmeister'schen Annahme stehen dagegen die Thatsachen im Widerspruch: sie scheint mir überhaupt nicht durch directe Beobachtungen begründet, sondern bloss durch Analogie gewonnen zu sein. Ich halte es beispielsweise für absolut unmöglich, die von Hofmeister angegebene Entwicklungsfolge an regelmässig gebauten Dipsacusköpfen, wo die jungen Anlagen schon ursprünglich in 26 und 42 Schrägzeilen stehen, zu constatiren, und sicher ist jedenfalls, dass bei einseitig geförderten Inflorescenzen häufig eine ganz andere Reihenfolge Platz greift. Auch bei Scabiosa und Cephalaria habe ich Nichts beobachten können, was auf eine besondere Beziehung zwischen den ersten Gliedern successiver Blüthenquirle hinwiese. Ich möchte überhaupt stark bezweifeln, dass solche Beziehungen bei wenigzähligen Wirteln, deren Elemente im Vergleich zum Stengelumfang sehr klein und deshalb durch

<sup>\*,</sup> Allg. Morphol. p. 472 oben.

<sup>\*\*;</sup> Hofmeister, l. c. p. 173.

grosse Zwischenräume getrennt sind, je vorkommen: nachgewiesen sind sie jedenfalls nicht.

Ebenso vermag ich in den Stellungsverhältnissen der Papaveraceenblüthe weiter Nichts zu sehen, als was sich beim Anschluss kleiner Organe, wie die Staubgefässe sind, an die viel breitern Blumenblätter mit Nothwendigkeit von selbst ergibt. Bekanntlich besteht die Krone der Papaveraceen in der Regel aus zwei gekreuzten Blattpaaren oder (bei einigen Papaverarten) aus zwei alternirenden dreizähligen Wirteln. Nach Anlegung dieser Blattgebilde, welche in Gestalt von breiten Wtilsten hervorsprossen. befinden sich die tiefsten Punkte der organbildenden Axe zwischen den zwei oder drei Gliedern des innern Kronwirtels oder — sofern die Zwischenräume etwas breiter sind — in den Winkeln zwischen den äussern und innern Kronblättern. Im ersten Fall ist ihre Anzahl der Gliederzahl eines Wirtels gleich, im letztern doppelt so gross. Vermöge der acropetalen Entwicklungsfolge bezeichnen nun diese Punkte die Stellen, wo die ersten Staubblätter hervorsprossen, und da dieselben viel kleiner sind als die Kronblätter, so entstehen natürlich vielzählige Wirtel, deren Anlegung von den bezeichneten Stellen nach den Mittellinien der Kronblätter fortschreitet. Ihre Insertionslinie fällt in Folge dessen etwas unregelmässig aus; sie senkt sich in den nach unten vorspringenden Winkeln und erhebt sich in den zwischenliegenden Punkten, jeweilen über der Mitte eines Kronblattes. Die folgenden Staubgefässanlagen schliessen sich nach bekannten Regeln an, bei kleinerer Anzahl meist unter Beibehaltung eines constanten Grössenverhältnisses, das zu regelmässigen Stellungen führt, bei grösserer Anzahl mit mancherlei Abweichungen, eingeschalteten Reihen u. dgl., durch welche die verschiedensten Stellungsverhältnisse bedingt sein können. Variationen dieser Art kommen z. B. bei Papaver bracteatum und somniferum häufig vor.

Die Papaveraceenblüthe reiht sich also in mancher Hinsicht den oben erwähnten Inflorescenzen der Aroideen, den Blüthen der Magnolien etc., überhaupt den Systemen mit sprungweiser Grössenabnahme der Organe an. Hier wie dort sind die vorkommenden Unregelmässigkeiten durch den allzuraschen Uebergang von grossen zu kleinen Blattgebilden bedingt, und wie die kleiner gewordenen Anlagen bei den Aroideen zuerst an der tiefsten Stelle zwischen den Rändern der Spatha und bei den Magnolien in den einspringenden Winkeln zwischen den 6 Kronblättern zum Vorschein kommen, so sehen wir auch bei den Papaveraceen die acropetale Entwicklungsfolge in analoger Weise und strenge eingehalten. Dabei ist wohl zu berücksichtigen: die beobachteten Thatsachen sind in keinem Falle der Art, dass sie durch einfache Juxtaposition der Blatthöcker sich nicht erklären liessen.

Noch einfacher erklärt sich die eigenthümliche Decussation der Caryophylleen. Man hat bloss nöthig, gekreuzte Blattpaare geometrisch regelmässig zu construiren und sodann die eine der beiden Schrägzeilen, welche die um ‡ des Umfanges divergirenden Organe enthalten, in der Richtung ihres Verlaufes etwas zu verschieben, um sofort alle Bedingungen der betreffenden Entwicklungsfolge herzustellen. Diese Verschiebung ist in Fig. 55, Taf. XI veranschaulicht. Die Schrägzeile 1 3 5 7′ 9′ hat ihre ursprüngliche Stellung beibehalten. Die Mittelpunkte der Organe 1 und 9 liegen demgemäss in der nämlichen Verticale, welche in unserer Figur zugleich die Randlinie ist; ebensofällt Organ 5 genau in die Mitte zwischen den beiden Randlinien. Die zweite Schrägzeile 2, 4′, 6′, 8′ ist dagegen etwas nach rechts und oben verschoben, so dass z. B. Organ 2 um eine kleine Grösse höher zu stehen kommt als Organ 1 und über-

dies dem rechten Rand der Figur etwas näher gerückt ist. Genau dasselbe gilt von den Organen 4', 6' und 8' im Vergleich mit 3, 5 und 7'. Die Verschiebung erfolgt durchgehends auf einer Linie, welche ungefähr um 45° gegen die Verticale geneigt ist. Die Orthostichen werden in Folge dessen mehr oder weniger zickzackförmig verbogen, indem z. B. Organ 6 etwas rechts von der Linie zu stehen kommt, welche durch 1 und 9 geht, während umgekehrt das etwas tiefer inserirte Organ 5 links von der durch 2 und 10 gehenden Verticale liegt.

Diese Verschiebungen haben nun die nothwendige Folge, dass die beiden Glieder eines Paares - sofern die Entwicklungsfolge eine streng acropetale ist - ungleichzeitig auftreten, das eine jeweilen etwas früher, weil es in ein tieferes Niveau fällt. Auch geht aus der Construction ohne Weiteres hervor, dass die successiven ersten Glieder der Blattpaare eine continuirliche Schraubenlinie bilden. Wir brauchen also bloss anzunehmen, dass das erste Paar die in der Figur angedeuteten Stellungsverhältnisse zeige, um auf dieser Basis nach gewohnten Regeln ein System aufzubauen, das in jeder Beziehung mit dem der Caryophylleen übereinstimmt\*. Und wenn wir den zwei Schrägzeilen noch eine dritte beifügen (Fig. 56), welche noch etwas mehr in der nämlichen Richtung verschoben erscheint als die linkerseits anstossende zweite, so erhalten wir die analogen Stellungsverhältnisse dreigliedriger Wirtel. wie sie Braun auf Taf. 37 Fig. 5 seiner bekannten Abhandlung, Hofmeister in Fig. 96 seiner allgemeinen Morphologie dargestellt hat. Aus Fig. 57, Taf. XI, wo die Verschiebung einen etwas höhern Grad erreicht, ist zugleich ersichtlich (man vergleiche die beiden Bezifferungen), dass die in Rede stehende Quirlstellung eigentlich schon als Uebergang zur Spiralstellung zu betrachten ist. Es bedarf bloss der Wirkung des gegenseitigen Druckes der Organe, um in Fig. 56 die Unregelmässigkeiten im Verlauf der Contactlinien zu beseitigen und eine mit Fig. 57 übereinstimmende Stellung herbeizuführen.

An merkung. Betreffend den Uebergangsschritt vom letzten Glied eines dreigliedrigen Wirtels (der Liliaceenblüthe) zum ersten des nächstfolgenden halte ich mich an die Hofmeistersche Figur 96, nicht an den zugehörigen Text, in welchem die Uebergangsdivergenz irrthümlicher Weise zu ½ des Axenumfangs angegeben ist. Eine ähnliche Nichtübereinstimmung zwischen Text und Figuren besteht auch mit Rücksicht auf die fünfzähligen Wirtel der in Fig. 97 dargestellten Blüthe von Tropaeolum Moritzianum; der Uebergangsschritt beträgt hier der Abbildung zufolge nicht ½, sondern ¾. Das erste Kronblatt kommt nämlich, wie in so manchen andern Fällen, zwischen das erste und dritte Sepalum zu liegen, aus dem einfachen Grunde, weil dies bei der gegebenen Stellung der Kelchblätter die tiefste Stelle der Axe ist. Im Hinblick auf den symmetrischen Bau der Tropaeolumblüthen scheint mir tibrigens unter Umständen eine Abweichung von der bezeichneten Entwicklungsfolge recht wohl möglich zu sein.

Im Gegensatz zu diesem Verhalten? alternirender Quirle, das sich immer auf kleine Niveaudifferenzen zwischen den einzelnen Gliedern zurückführen lässt, setzt die eigenthümliche Decussation der Fraxineen ein gefördertes Wachsthum der einen Stengelseite voraus, wodurch jeweilen die nach dieser Seite hin liegenden letztentstandenen Anlagen etwas weiter auseinander rücken als die von ihr abgewendeten. Dem entsprechend erfahren auch die Bildungsheerde der nächsthöhern Anlagen auf der ge-



<sup>\*)</sup> Die Angabe Hofmeister's (Allg. Morphol. p. 591), dass die Orthostichen schwach tangential-schief verlaufen, finde ich thatsächlich nicht bestätigt und theoretisch unmotivirt.

förderten Seite - also immer auf der nämlichen - eine kleine Senkung, in Folge deren sie etwas früher als die übrigen Quirlelemente hervortreten. Betrachten wir z. B. die Querschnittsansicht eines gegen den Horizont geneigten Sprosses (Fig. 58 Taf. XI), dessen Blattpaare mit einer durch die Axe gelegten Verticalebene schiefe Winkel bilden, und nehmen wir an, die der Erde zugekehrte Stengelhälfte sei die geförderte, so hätten wir uns die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge folgendermassen zu denken. Unmittelbar nachdem die Blätter 1 und 2 als kleine opponirte Wülste angelegt worden, beginnt das stärkere Wachsthum der unteren Stengelhälfte, welches sich nothwendig auch auf die rechtsseitige und schief nach unten gekehrte Lücke zwischen diesen ersten Anlagen erstreckt, während die zugehörige linksliegende Lücke hiervon grösstentheils oder gänzlich unberührt bleibt. Die nächste Folge davon ist, dass die erstgenannte Lücke sich etwas erweitert (wie die Pfeile andeuten), womit zugleich der Bildungsheerd für das nunmehr anzulegende Blatt 3 in ein etwas tieferes Niveau rückt, als derjenige des Blattes 4. Jenes geht also in der Entwicklung voraus, dieses folgt nach, wie es durch die Bezifferung angedeutet ist. Die einseitige Förderung des Wachsthums macht sich jetzt, nachdem die Blätter 3 und 4 angelegt, abermals geltend; die nach unten gerichtete Lücke (oberhalb 1) verbreitert sieh stärker, und der Bildungsheerd des Blattes 5 erfährt dadurch eine kleine Senkung. Vermöge der acropetalen Entwicklungsfolge wird also 6 etwas später angelegt als 5. Dieser Vorgang wiederholt sich in gleicher Weise bei jedem folgenden Blattpaar, so dass alle ersten Glieder der successiven Paare auf die Unterseite, afle zweiten dagegen auf die Oberseite des geneigten Sprosses zu liegen kommen. Aehnlich verhalten sich auch die dreizähligen Wirtel von Juniperus und Cupressus.

Anmerkung. Vorstehende Erklärung schliesst sich der Hofmeisterschen an; nur lasse ich die einseitige Förderung des Wachsthums auf Stengel und Blattgrund zugleich, nicht bloss auf letztern sich erstrecken. Da beide anatomisch zusammenhängen, so scheint mir diese Auffassung für die jugendlichen Stadien der Entwicklung, die hier allein in Betracht kommen, die naturgemässere zu sein. Im Uebrigen sind bezüglich der Einzelnheiten fraglicher Wachsthumsvorgänge noch mancherlei Verschiedenheiten denkbar, die ich hier unberührt lasse. Es liegt nicht in meiner Aufgabe, solche Dinge erschöpfend zu behandeln; ich wollte bloss zeigen, dass die Decussation der Fraxineen nur durch Zuhülfenahme von Einflüssen erklärbar wird, welche mit den eigentlichen Stellungsfragen Nichts zu thun haben.

Als Resultat unserer Betrachtungen ergibt sich also, dass die im Vorhergehenden besprochenen Erscheinungen nicht etwa als geheimnissvolles Hin- und Herschwingen der organbildenden Thätigkeit, sondern einfach als Folgen kleiner Niveaudifferenzen zu betrachten sind, welche bald durch die Form der vorhergehenden Organe, bald durch innere, unbekannte Ursachen, bald auch durch äussere Einflüsse Schwerkraft, einseitige Beleuchtung) herbeigeführt werden. Solche Niveaudifferenzen kommen natürlich auch bei vielzähligen Quirlen und ebenso bei entsprechenden Spiralstellungen vor, obschon sie hier bis dahin weniger Beachtung gefunden haben. Dieselben werden jedoch in allen Fällen, sofern der Contact der Organe lange genug andauert, durch den gegenseitigen Druck mehr oder weniger ausgeglichen. Nur darf man nicht vergessen, dass es immer eine gewisse Grenze gibt. nach deren Ueberschreitung der gegenseitige Druck zu einem andern Stellungsverhältniss führen muss. Der Grenzwerth selbst bedingt eine labile Gleichgewichtslage, in welcher die betreffenden Organe ebenso leicht nach der einen als nach der andern Richtung verschiebbar sind.

Schon diese Verschiebbarkeit der Quirlelemente, die in den mannigfach abgestuften und oft noch am ausgebildeten Spross nachweisbaren Niveaudifferenzen, sowie in der vollständigen Auflösung der Quirle ihren Ausdruck findet, ist Beweis genug gegen die herrschende morphologische Ansicht, nach welcher die Glieder eines Wirtels durch ein unsichtbares Band zusammengehalten und nur durch besondere Störungen entfesselt werden. Ein Band ist allerdings in manchen Fällen vorhanden, dann aber sichtbar und greifbar in Gestalt eines Ringwalls, welcher durch Verwachsung der Basaltheile annähernd gleich hoch inserirter Organe zu Stande kam. Wo diese Verwachsung unterbleibt, besteht zwischen neben einander liegenden Anlagen keine andere Beziehung als zwischen superponirten, und diese Selbständigkeit der seitlichen Sprossungen macht sich noch am ausgebildeten Zweig dadurch geltend, dass zwischen quirligen und zerstreuten Organen alle möglichen Abstufungen vorkommen.

Man geht auch viel zu weit, wenn man die oben geschilderten Decussationsverhältnisse der Fraxineen etc. als etwas absolut Constantes betrachtet. Ich habe sowohl bei Fraxinus als auch bei Phlox und andern hierhergehörigen Pflanzen öfter beobachtet, dass die Niveaudifferenz zwischen den zwei Blättern der successiven gleich orientirten Paare Null wird oder in die entgegengesetzte umschlägt, während die Regel für alle Blätter der nämlichen Längszeile im Vergleich mit den opponirten der betreffenden Paare durchgehends ein etwas höheres, oder aber durchgehends ein etwas tieferes Niveau verlangt. Betrachtet man z. B. einen Stengel von Phlox, den man so gedreht hat, dass zwei Blattzeilen rechts und links liegen, und ist am untern Theil des Stengels das rechts liegende Blatt eines Paares durchweg um einige Millimeter höher inserirt als das zugehörige linke, so findet man weiter nach oben nicht selten die entgegengesetzte Höhendifferenz und als Uebergangsstadium genau opponirte Blätter.

# 4. Anlegung seitlicher Organe unter dem Einfluss der Zelltheilungen in der Stammspitze.

Wir haben bis jetzt stillschweigend vorausgesetzt, dass in der Querzone, in welcher die Anlegung neuer Organe eingeleitet wird, alle Punkte in gleicher Weise befähigt seien, das Centrum eines neuen Bildungsheerdes zu werden. Die Theilungen in der Scheitelregion kamen demgemäss gar nicht in Betracht, denn die Lage der ursprünglichen, wie der spätern Scheidewände hatte nach unserer Voraussetzung keinen Einfluss auf die Organbildung. Diese Auffassung stützt sich zunächst auf das bekannte Verhalten des Phanerogamenscheitels, bei welchem thatsächlich irgend eine Beziehung zwischen Theilungsvorgängen und Stellungsverhältnissen nicht nachweisbar ist. Es gibt nun aber beblättete Kryptogamen, unter denen in erster Linie die Muscineen zu nennen sind, deren seitliche Sprossungen in vorgezeichneter Entwicklungsfolge und mit ausnahmsloser Regelmässigkeit von bestimmten peripherischen Zellen ausgehen. Dasselbe gilt auch für die seitlichen Auszweigungen der Characeen und verschiedener Algen. Wir stehen hier einer Reihe von Thatsachen gegenüber, die sich von den bis dahin besprochenen wesentlich unterscheiden und deshalb eine besondere Stellung beanspruchen.

Worauf beruht nun aber der Unterschied? Genauer betrachtet bloss darauf, dass die Stellungsfrage um eine Stufe weiter zurückgreift. Statt der vielzelligen Blatt-



höcker, deren relative Grösse durch innere unbekannte Ursachen bestimmt ist, haben wir es bei den genannten Kryptogamen mit einzelnen peripherischen Zellen zu thun, welche in Bezug auf Ausdehnung und Wachsthumsvermögen als das unmittelbar Gegebene, nicht weiter Erklärbare zu betrachten sind. Die Entwicklungsfolge ist in beiden Fällen acropetal; aber während die Blatthöcker in Folge des allseitigen Contactes sich nothwendig in Reihen ordnen, fällt diese Causalbeziehung für die einzelnen organbildenden Zellen, so lange die Organe selbst noch nicht vorhanden sind oder wenigstens nicht nach aussen vorspringen, voraussichtlich dahin. Wir kennen zwar eine ziemliche Anzahl von Fällen, wo die ersten Wände in den successiven Gliederzellen in analoger Weise gegen einander verschoben sind, wie die Bildungsheerde der Blatthöcker; wir sehen z. B. hin und wieder bei einzelstehenden Anlagen das Gesetz der Alternanz zur Geltung gebracht, während in andern Fällen die spiralige Anordnung mit regelmässigen Divergenzen vorgezeichnet erscheint, und dergleichen Dinge mehr: allein wir dürfen uns doch nicht verhehlen, dass das mechanische Warum solcher Theilungsvorgänge unserm Verständniss vollständig verschlossen ist. Was HOFMEISTER\*) über die Bedingungen der Wandbildung sagt, scheint mir wenig geeignet, die Mechanik dieses Vorganges zu fördern. Die Regel, dass die Wandbildung senkrecht zu dem vorausgegangenen stärksten Wachsthum erfolge, trifft wohl nur bei einfachen Zellreihen (Fadenalgen, Haarbildungen, Reihen von Kork- und Parenchymzellen etc.) unbedingt zu, wo sie indess nichts weiter besagt, als was sich aus dem vorwiegenden Längenwachsthum der Reihen Schon bei Zellflächen mit zweischneidiger Scheitelzelle (Moosvon selbst ergibt. blätter etc.) kann ich die Allgemeingültigkeit dieser Regel nicht als erwiesen betrachten, und für die Knotenzellen der Characeen, die Knotenscheibe von Salvinia und Azolla, desgleichen für die Gliederzellen der Sphacelarien, Polysiphonien, Ceramien etc. ist die Annahme einer solchen Wechselbeziehung vollends unhaltbar. Ebenso beruht die Hor-MEISTER'sche Darstellung der Wachsthumsvorgänge in der Stammspitze der Farnkräuter mit dreiseitiger Scheitelzelle auf unrichtigen Deductionen\*\*). Aber selbst angenommen, die aufgestellte Regel wäre richtig, so bliebe doch das Warum der Wachsthumsvorgänge nach wie vor eine ungelöste Frage; denn die Regel supponirt ja bloss das Vorhandensein eines Causalnexus, gibt jedoch über die Natur desselben keinen Aufschluss. — Aus demselben Grunde kann auch die phylogenetische Betrachtung in mechanischer Hinsicht niemals zu bahnbrechenden Ergebnissen führen; denn eine bloss historische Erklärung — sie mag über gewisse andere Fragen noch so viel Licht verbreiten ist für die Mechanik keine Erklärung.

Sobald jedoch die jungen Organe, welche von bestimmten Segmentzellen abgehen, sich papillenartig über die Oberfläche erheben und sich gegenseitig zu drücken beginnen, wird die Sachlage der bisher betrachteten analog, und man begreift, dass von jetzt an auch die Mutterzellen der Organe und deren Umgebung durch die vom Druck herrührenden Verschiebungen mehr oder weniger beeinflusst werden. Es verlohnt sich der Mühe, diesen Fall etwas näher ins Auge zu fassen. Denken wir uns also eine Stammspitze, deren Blattanlagen durch den gegenseitigen Druck verschoben werden. Alsdann ist leicht einzusehen, dass diese Verschiebung nicht bloss eine Drehung des entsprechenden Stengelquerschnittes, sondern zugleich eine Verzerrung desselben



<sup>\*)</sup> Pflanzenzelle p. 129 und anderwärts.

<sup>\*\*</sup> S. Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, p. 94 ff.

bedingt. Denn angenommen, die ursprüngliche Stellung sei eine spiralige nach 1 und die Drehung erfolge gleichsinnig mit der Grundspirale, so nehmen die Divergenzen auf letzterer nothwendig zu, auf der Zweierzeile dagegen ab. Ein Dreieck, dessen Seiten drei successive Blatthöcker a, b und c mit einander verbinden (Fig. 78, Taf. XIII), erscheint in der Horizontalprojection ursprünglich gleichseitig, nach der Drehung dagegen gleich schenklig; die Seiten a b und b c sind länger (s. a b' und b' c'), die dritte Seite ac dagegen ist kürzer geworden. Wenn folglich die Blatthöcker nach oben an relativ gleich grosse Segmentzellen stossen, wie bei den Moosen, so werden diese letztern wegen ihres anatomischen Zusammenhanges mit der darunter befindlichen Querschnittsscheibe von der Verzerrung mit betroffen, und zwar auf der untern oder äussern Seite in gleichem, auf der obern in geringerem (vielleicht verschwindend geringem) Waren die Hauptwände der Segmente ursprünglich parallel, so wird dieser Parallelismus in Folge der Verschiebung aufgehoben: waren sie nicht parallel, so wird der Winkel, den sie mit einander bilden, vergrössert. Erfolgt die Drehung der Blatthöcker im Sinne einer Verkleinerung der Divergenzen, so findet natürlich auch die Verzerrung im entgegengesetzten Sinne statt.

Nach dem Gesagten müssen wir uns also, so lange die organbildenden Zellen nicht höckerartig vorspringen, darauf beschränken, Entwicklungsfolge und Stellungsverhältnisse derselben einfach zu constatiren: an eine Mechanik der betreffenden Zelltheilungen ist einstweilen nicht zu denken. Allein trotz unserer tiefen Unkenntniss in dieser Richtung geben uns doch die Analogieen, welche zwischen den fraglichen Segmentzellen und den vielzelligen Blatthöckern bestehen, gewisse Fingerzeige, die wir nicht ausser Acht lassen dürfen. Wenn die Blatthöcker im Verhältniss zum Stengelumfang relativ klein sind und folglich in Vielzahl neben einander auftreten, so ist die Entwicklungsfolge, wie wir gesehen, zwar auf jeder Längszone acropetal, im Uebrigen aber unbestimmt; sie richtet sich bei Spiralstellungen nicht etwa nach der Reihenfolge auf der Grundspirale, und ebensowenig bei Quirlen nach einer allgemeingültigen Regel. Aehnlich bei den quirlig gestellten Segmentzellen der Sphacelarieen, deren Entstehungsfolge bekanntlich verschiedene Variationen darbietet\*). Gäbe es Scheitelzellen, von denen relativ kleine Segmente — beispielsweise 5 bis 8 auf die ganze Peripherie abgeschnitten würden, so hätten wir mit Rücksicht auf die Entstehungsfolge der Wände zweifelsohne ähnliche Schwankungen zu erwarten. — Sind umgekehrt die Blatthöcker im Vergleich zum Stengelumfang so breit, dass bloss 2 bis 3 neben einander Platz finden, so stimmt die Entwicklungsfolge, wie die meisten Laubtriebe lehren, mit der spätern Stellung überein. Dies gilt namentlich von den einfachern Spiralstellungen der Hauptreihe, weil hier die durch die Stellung bedingten Niveauunterschiede grösser ausfallen, als sie sonst zwischen benachbarten Anlagen (der zufälligen Schwankungen wegen) vorzukommen pflegen. In gleicher Weise schliessen sich die successiven Wände in der Scheitelzelle der Muscineen in regelmässiger Reihenfolge an einander an; denn wie vorhin die Blatthöcker, so sind hier die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmentzellen zu breit, als dass viele neben einander Platz fänden. Und je nachdem diese Breitenausdehnung mindestens die Hälfte oder nur etwa 4 des Umfanges ausmacht, ist die resultirende Stellung eine alternirend zweizeilige oder eine spiralige mit



<sup>\*)</sup> Vgl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 2. Aufl.' p. 571.

niedern Divergenzen. Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, dass die Grösse der Segmente eine ähnliche Rolle spielt, wie bei höheren Pflanzen die Grösse der Blatthöcker.

Aehnlich verhalten sich auch die Segmentzellen der Equiseten. Allein es ist zweifelhaft, ob hier noch eine bestimmte Beziehung zwischen den Theilungsvorgängen in der Scheitelzelle und der spätern Blattbildung obwalte; für die erstarkten Stengel ist jedenfalls das Gegentheil wahrscheinlicher. Ebenso ist auch bei den übrigen Gefässkryptogamen mit erkennbarer Scheitelzelle zum Mindesten die Abhängigkeit der neuen Bildungscentren von der Fächerung der Segmente vollständig beseitigt. Inwieweit die Selaginellen, deren Entwicklungsgang neuerdings von Pfeffer\*) untersucht wurde, hiervon eine Ausnahme machen, müssen weitere Beobachtungen lehren. Nach dem eben genannten Autor geht hier die Anlegung der Blätter von den alternirend zweizeiligen Segmenten aus, wobei jedoch in der Regel nur die Hälfte eines Segments (seltener die beiden neben einander liegenden Hälften, also ein zusammengehöriges Quadrantenpaar betheiligt ist. Ich habe die hieher gehörigen Thatsachen, in Verbindung mit den Stellungsverhältnissen aufgelöster Blattpaare, schon bei einem andern Anlass gemeinsam mit Nägeli theoretisch zu deuten gesucht "), allerdings unter Voraussetzungen, welche in einzelnen Punkten über die Pfeffen'schen Angaben hinausgehen und deshalb der Bestätigung bedürfen. Wir gelangten hiebei zu dem Ergebniss, dass eine den beobachteten Stellungen entsprechende Entwicklungsfolge mechanisch ableitbar sei aus folgendem Princip: So oft die Blattbildung von einem Segment zum andern überspringt, findet der Sprung nach einem Punkte statt, welcher so weit als möglich (d. h. um 180°) vom Ausgangspunkte absteht. Dabei wird das blattbildende Vermögen eines Segments immer erschöpft, bevor die Reihe an das andere kommt.

Mit diesem Satze stimmen alle bis jetzt bekannten Thatsachen, soweit sie sich auf Divergenzen und Niveauunterschiede beziehen, überein; allein nichtsdestoweniger dürfen wir hier doch nicht dabei stehen bleiben, weil derselbe mit dem bis dabin befolgten Gedankengange in keinem Zusammenhang steht. Die Durchführung meiner Theorie verlangt durchaus, dass statt eines so oder anders formulirten Abstossungsprincips dasjenige der Juxtaposition körperlicher Gebilde zur Geltung gebracht werde. Für die Segmentzellen, welche in acropetaler Folge von der zweiseitigen Scheitelzelle abgeschnitten werden, unterliegt dies auch keiner Schwierigkeit. Ihre naturgemässe, d. h. von nachträglichen Verschiebungen frei gedachte Anordnung ist die alternirendzweizeilige, welche in der Seitenansicht das bekannte Bild Fig. 59, Taf. XI, auf der abgerollten Oberfläche dasjenige Fig. 60 gewährt. Wenn wir nun annehmen, die Segmente theilen sich in zwei Quadranten, von denen immer nur der eine, und auch dieser nur in seinem obern Theil zur Blattbildung befähigt sei, so erhalten wir für die jungen Anlagen auf Grund der bekannten Thatsachen die Anordnung, wie sie in Fig. 60 durch die bezifferten Kreise angegeben ist. Die Oberblätter sind mit O, die Unterblätter mit U bezeichnet; jene sprossen am liegend gedachten Stämmehen aus den obern, diese aus den untern, dem Boden zugekehrten Quadranten der bilateral gestellten Segmente hervor. Diese Anordnung stimmt mit derjenigen überein, welche zuweilen die decussirten Blattpaare zeigen, wenn sie sich in einzeln stehende Blätter auflösen. Um die-



<sup>\*)</sup> S. HANSTEIN'S Bot. Abhandl. I, 4 (1871).

<sup>\*\*</sup> Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 2. Aufl. p. 603 ff.

selbe in die Normalstellung überzuführen, bei welcher bekanntlich je ein Ober- und ein Unterblatt gleich hoch inserirt sind, müssten die Segmente dergestalt gegen einander verschoben werden, dass  $U_1$  in das Niveau von  $O_2$ ,  $O_3$  in dasjenige von  $U_4$  etc. zu stehen käme. Eine solche Verschiebung findet nun aber nach Perfer\*) nicht statt, und ich habe nach eigenen Beobachtungen keinen Grund, diese Angabe zu bezweifeln. In den obersten Segmenten ist jedenfalls keine Spur davon zu sehen, und weiter nach rückwärts werden die Segmentwände rasch undeutlich. Die Annahmen, welche den Figuren 59 und 60 zu Grunde liegen, fussen also nicht auf unzweifelhaften Thatsachen, sondern auf theoretischen Combinationen, welche in wesentlichen Punkten über das Beobachtete hinausgehen und sogar nur mit etwelchem Zwang damit in Einklang zu bringen sind.

Auch die Abstände und die relativen Grössenverhältnisse der successiven Blattanlagen, wie sie den Voraussetzungen gemäss in Fig. 60 dargestellt sind, stimmen mit den thatsächlichen Vorkommnissen nicht überein. Dabei ist allerdings zu bemerken, dass die genannten Punkte bei der bis dahin üblichen Weise, Blattstellungsfragen zu erörtern, gar nicht in Betracht kamen. Man überliess es den unbekannten innern Kräften, den Entwicklungsgang der Pflanze zu regeln, Divergenzen zu bestimmen, Prosenthesen einzuschalten etc.; der gegenseitige Contact der seitlichen Sprossungen gehörte nicht zu den Factoren, denen man irgend einen massgebenden Einfluss zutraute. Für die Juxtapositionstheorie, deren Uebertragbarkeit auf die Selaginellen hier geprüft werden soll, kommt nun aber gerade auf die Contactverhältnisse Alles an; sie entscheiden darüber, ob von einer mechanischen Aufeinanderlagerung der Blatthöcker überhaupt noch die Rede sein kann. Bei der in Fig. 60 veranschaulichten Entwicklungsweise wäre dies entschieden nicht der Fall, weil hier eine allseitige Berührung der Anlagen principiell unmöglich ist; nur die schiefen Paare von Oberblättern  $(O_2 \ O_3, \ O_6 \ O_7)$ , desgleichen die entsprechenden der Unterblätter ( $U_0$   $U_1$ ,  $U_4$   $U_5$ ), stehen möglicher Weise in unmittelbarem Contact. Ein solches Verhalten würde offenbar jede weitere Erklärung auf dem Boden unserer Theorie ausschliessen; wir hätten es einfach mit Wachsthumsvorgängen zu thun, von deren Mechanik wir einstweilen noch so gut wie Nichts wissen. In Wirklichkeit gestalten sich jedoch die Dinge wesentlich anders. Untersucht man die Stengelspitzen von Selaginella, so findet man den Anschluss der jüngsten Anlagen an die vorhergehenden durchweg hergestellt; selbst die der nämlichen Längszeile angehörenden Blatthöcker habe ich in den jüngsten Zuständen wiederholt in directer Berührung gesehen. In dieser Hinsicht gewähren diese Stammspitzen kein anderes Bild, als wir es auch bei Gefässpflanzen ohne erkennbare Scheitelzeile beobachten\*\*). Mir erscheint es sogar zweifelhaft, ob die Anlegung der Blätter irgendwie von den Theilungen in der Scheitelregion abhängig sei. Das paarweise Auftreten derselben spricht entschieden dagegen; es lässt sich bei alternirenden Segmenten offenbar nur durch die Annahme erklären, dass die Anlegung in ungleichwerthigen Zonen der betreffenden Zellencomplexe stattfinde, womit jedoch die morphologische Identität der Blätter in Bezug auf ihre Mutterzelle ebenfalls preisgegeben wird \*\*\*). Unter diesen Umständen ist die Vermu-



<sup>\*) 1.</sup> c. p. 55.

<sup>\*\*)</sup> Vgl. die Abbildungen bei Pfeffer, l. c. Taf. 6, und bei Hofmeister, Vergl. Untersuch. Taf. 23—25.

<sup>\*\*\*)</sup> Vgl. Pfeffer, l. c. p. 55.

thung, es sei die Blattstellung der Selaginellen aus den im Vorhergehenden entwickelten mechanischen Principien ableitbar, nicht ohne thatsächliche Grundlage, und hieraus erwächst uns zum Schluss die Aufgabe, die theoretische Möglichkeit einer Ableitung darzuthun.

Die Normalstellung bedarf im Grunde keiner besondern Erklärung; sie zeigt uns gekreuzte Blattpaare, deren Medianen sieh ursprünglich nahezu rechtwinklig sehneiden\*). Je nachdem die einzelnen Anlagen einen kleinern oder grössern Theil der Peripherie umfassen, ist eine Berührung der superponirten Höcker in der Längsrichtung möglich oder nicht. Die Theorie verlangt jedoch, dass das bei der Anlegung eines Blattes betheiligte Gewebe etwas über  $\frac{1}{4}$  des Umfanges einnehme, weil sonst, zur Abwechslung wenigstens, auch vierzählige Wirtel und andere Stellungen zu Stande kommen müssten, die man thatsächlich nicht beobachtet. Auf der abgerollten Oberfläche gewährt diese Stellung das bekannte Bild Fig. 61, deren Bezifferung mit Rücksicht auf die sogleich zu besprechenden Auflösungserscheinungen so gewählt wurde, dass jedes Blatt seine besondere Zahl erhielt. Das zweitunterste Paar ist demgemäss mit  $U_1$   $O_2$ , das folgende mit  $O_3$   $U_4$ , das dritte mit  $U_5$   $O_6$  bezeichnet u. s. f.

Der Uebergang aus dieser Normalstellung in die durch Auflösung entstandenen aussergewöhnlichen Stellungen lässt sich nun in folgender Weise bewerkstelligen. Wir denken uns irgend eine Ursache, welche die eine Längszeile der Unterblätter, z. B.  $U_1$   $U_5$  . . . , in der Richtung von oben nach unten etwas verschiebt, so dass  $U_1$  um eine kleine Grösse tiefer zu liegen kommt als  $O_2$ , ebenso  $U_3$  um die nämliche Grösse tiefer als  $O_6$ , u. s. f. (s. Fig. 62). Diese Ursache kann beispielsweise in der ungleichen Förderung des Wachsthums unter dem Einfluss der Schwere oder der Beleuchtung liegen; die eine Stengelhälfte, auf welcher die Blattreihe  $U_1 U_5 U_9 \dots$  sich befindet, wurde alsdann zurückgehalten oder, was auf dasselbe herauskommt, die gegenüber stehende gefördert. Es genügt, dass ein derartiger Einfluss vorübergehend wirksam sei, gerade lange genug, um z. B. das Blattpaar  $U_1 O_2$  unmittelbar nach seiner Anlegung schief zu stellen. Denn ist einmal die Basis schief, so müssen bei regelmässigem Weiterbau auch alle folgenden Paare sich neigen. Für die superponirten Paare  $U_5$   $O_6$ ,  $U_9$   $O_{10}$  etc. ist dies selbstverständlich; für die damit alternirenden bedarf es nur weniger Worte, um die Sachlage zu klären. Durch die Senkung der Reihe  $U_1 U_2 U_3 \dots$  sind die linksseitigen Auflagerpunkte der benachbarten Oberblattreihe  $O_3$   $O_7$  in ein etwas tieferes Niveau gerückt worden; die genannten Oberblätter mussten sich also ebenfalls entsprechend senken.  $O_3$  kommt in Folge dessen etwas tiefer als  $U_4$ ,  $O_7$  gleichfalls tiefer als  $U_{
m S}$  zu liegen, u. s. f. Die Insertionshöhe der Blätter entspricht also genau der Bezifferung in Fig. 62; sie stimmt aber auch mit den oben erwähnten Stellungsverhältnissen aufgelöster Blattpaare (vgl. Fig. 60) genau überein. Die Voraussetzung einer kleinen Verschiebung, hervorgebracht durch gefördertes Wachsthum der einen Stengelseite (allerdings unter Beibehaltung der bilateralen Anordnung), genügt also, um die fraglichen Auflösungserscheinungen zu erklären.

In ähnlicher Weise ist auch die im »Mikroskop« Fig. 281 p. 606 unter *D* veranschaulichte Stellung auf eine kleine Verschiebung in der Längsrichtung zurückführbar. Man braucht nur anzunehmen, dass in unserer Figur 61 die beiden Reihen der Unterblätter eine gleichmässige Senkung erfahren, welche wiederum, wie vorhin, durch

<sup>\*)</sup> Vgl. Pfeffer, l. c. p. 65.

vorübergehende Wachsthumsdifferenzen, hier aber zwischen Ober- und Unterseite, bedingt sein kann. Die Insertionshühen werden dadurch so verschoben, wie es in Fig. 63, Taf. XII dargestellt ist, und wenn nun die Bezifferung der acropetalen Reihenfolge entsprechend geändert wird, so ergibt sich ein mit *D* übereinstimmendes Schema.

Grössere Schwierigkeiten verursacht das am angegebenen Orte unter B dargestellte Stellungsverhältniss, welches in Fig. 64, Taf. XII in gewohnter Weise wiedergegeben ist. Wie man sieht, finden sich mitten im System, namentlich in der Nähe der Gabelungsstellen, grössere oder kleinere Lücken. welche mit der Anschlusstheorie allerdings unvereinbar wären, wenn man sich dieselben als ursprünglich vorhanden vorzustellen hätte. Eine solche Vorstellungsweise lässt sich jedoch nicht durch Thatsachen begründen. Der ausgewachsene Spross gibt uns keinen Aufschluss darüber, welche Stellungen ursprünglich gegeben, welche andern durch nachträgliche Verschiebungen nach Aufhebung des Contactes herbeigeführt sind, und was die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen betrifft, die sich freilich nur auf normale Zweige beziehen, so sind sie jedenfalls der Annahme von Lücken nicht günstig: denn auch an den Gabelungsstellen habe ich die jugendlichen Blatthöcker nie anders als in Bertihrung mit vorhergehenden gesehen. Von dieser Seite können demnach ernste Bedenken gegen die Anschlusstheorie nicht wohl geltend gemacht werden. Es bleiben also bloss noch die sonstigen Stellungseigenthumlichkeiten zu erklären übrig, was mit wenigen Worten geschehen kann. Für die untere Partie bis zur ersten Gabelung hat eine Senkung der Unterblattreihe  $U_{10}$   $U_{14}$  und der benachbarten Oberblattreihe  $O_{12}$   $O_{16}$ , für die nächstfolgende Partie bis zur zweiten Gabelung eine Hebung der nämlichen zwei Reihen stattgefunden. An der Grenze dieser entgegengesetzten Einflüsse entstand die Lücke. Dazu kommen dann noch die kleinen Lücken zwischen einzelnen Nummern, welche ebenfalls auf locale Wachsthumsdifferenzen zurückzusühren sind.

Ich verhehle mir keineswegs, dass die vorstehenden Erklärungsversuche auf Hypothesen basiren, deren Berechtigung durch weitere Untersuchungen näher zu prüfen sein wird. Dies gilt aber auch von der im "Mikroskop« gegebenen Erklärung. Unsere Kenntnisse sind überhaupt nicht eingehend genug, um in solchen Dingen ohne Hypothesen auskommen zu können. Es mag nun der Zukunft überlassen bleiben, die beiden Auffassungsweisen gegen einander abzuwägen. Den Nachweis, dass die Uebertragung der mechanischen Auffassung auf die Stellungsverhältnisse der Selaginellen mit keiner Thatsache im Widerspruch steht, glaube ich im Vorhergehenden geführt zu haben.

Anmerkung 1. Bezüglich der übrigen Kryptogamen liegen keine Thatsachen vor, die einer besondern Erörterung bedürften. Die meisten derselben, wie z. B. die Lycopodien und die Farne mit aufrechtem Stamm, schliessen sich den Phaneroganen unbedingt an. Andere, wie die Farne mit liegendem Stamm, besitzen zweizeilige, oberseits genäherte Blätter, die sich auch in den jüngsten Stadien nicht berühren, deren Stellungsverhältnisse folglich als nicht weiter erklärbare morphologische Thatsachen zu betrachten sind. Dasselbe gilt auch für die Rhizocarpeengenera Salvinia, Azolla und Marsilia, welche zugleich deutlich zeigen, dass hier die Abhängigkeit der seitlichen Sprossungen von den Theilungsvorgängen in der Scheitelregion eine sehr beschränkte ist. Mit den Gefässkryptogamen beginnt überhaupt eine nene Morphologie zur Geltung zu kommen, welche der äusseren Gliederung im Vergleich mit der strengen Architectur der Moose eine viel grössere Freiheit gewährt. Bemerkenswerth ist, dass die oben erwähnten zweizeiligen Stellungen der Blätter, welche ausserhalb der Tragweite unserer Theorie liegen, zu den denkbar einfachsten gehören. Wo eine schraubenlinige Anordnung zu Stande kommt, wie z. B. bei den ersten Wirtelzweigen (Blättern der Characeen, dürfte bereits der gegenseitige Contact hiezu Veranlassung geben.

Anmerkung 2. Wie die Spiralstellung der seitlichen Sprossungen bei Polysiphonia, Spyridia, Chondriopsis etc. zu Stande kommt, lasse ich dahingestellt; ich vermuthe aber, dass auch hier der unmittelbare Contact der jugendlichen Anlagen den Ausschlag gibt.

## 5. Verschmelzung verschiedenaxiger Systeme zu einem Ganzen.

Wenn benachbarte Axen sich gegenseitig berühren, wie z. B. bei den Scheinquirlen der Labiaten, den doldigen Inflorescenzen von Agapanthus, den Köpfchen von Benthamia fragifera etc., so findet schon die Anlegung der Organe unter dem Einfluss der bestehenden Druckverhältnisse statt. Rechtwinklige Kreuzungen successiver Blattpaare gehen in schiefwinklige über, Divergenzen einzeln stehender Organe werden vergrössert oder verkleinert, die Wachsthumsvorgänge in den neuen Bildungscentren gefördert oder gehemmt u. s. w. Für die spätern Verschiebungen durch den gegenseitigen Druck ist es vollends absolut gleichgültig, ob die sich berührenden Organe der nämlichen Axe angehören oder nicht. Darum sehen wir z. B. die Blüthen der vielgliedrigen Scheinquirle bei Erem ostach ys, Phlomis und andern Labiaten fast ebenso regelmässig geordnet, als ständen sie auf einem gemeinsamen Receptaculum; je drei derselben bilden ein nahezu gleichseitiges oder doch gleichschenkliges Dreieck.

Ein gewisser Unterschied zwischen einfachen und zusammengesetzten Organsystemen bleibt aber doch in der Regel bestehen. Da nämlich die Oberflächen gestauchter Axen, die sich seitlich berühren, nicht immer die gleichmässige Wölbung eines einheitlichen Receptaculums zeigen und auch bezüglich der Entwicklungsfolge ihrer Sprossungen gewöhnlich die Vielheit und Ungleichwerthigkeit der Ausgangspunkte verrathen, so kommen regelmässige Spiral- und Quirlsysteme bei diesen zusammengesetzten köpfchenartigen Inflorescenzen, auch wenn sie terminal sind, im Allgemeinen doch nicht zu Stande. Benthamia fragifera, eine Pflanze aus der Familie der Corneen, zeigt z. B. auf dem Scheitel des ziemlich gleichmässig gewölbten Köpfchens eine Anordnung, die an gewisse Compositen oder Aggregaten erinnert, lässt aber am Umfange vier Pole unterscheiden, um welche die Früchte symmetrisch gruppirt sind, was bei einem einfachen Receptaculum nicht vorkommt. Ebenso lassen auch die zum Köpfchen vereinigten Blüthenschraubeln von Agapanthus, Allium etc. jene durchgehenden und gleichmässig vertheilten Schrägzeilen, wie sie bei einfachen Organsystemen gewöhnlich sind, niemals erkennen. Die Uebereinstimmung bezieht sich also mehr auf locale Gruppirungen, als auf das ganze System.

## Dritter Abschnitt.

# Verzweigung des Stammes.

#### 1. Dichotomie und Fasciation.

So verschieden die Vorgänge sind, die man als Gabelungen und Verbänderungen bezeichnet, so bieten sie doch für die mechanische Betrachtung der Blattstellungen manches Gemeinsame. Beide sind in der Regel mit einer namhaften Vergrösserung der Stammoberfläche verknüpft, welche im einen Fall immer, im andern wenigstens zuweilen zur Spaltung in zwei gesonderte Zweige führt. Bei der Gabelung erfolgt diese Spaltung plötzlich, und das Grössenverhältniss zwischen den seitlichen Sprossungen und dem Durchmesser des Stammes bleibt ungefähr dasselbe wie vorher. Bei der Verbänderung dagegen findet eine vorläufige und ganz allmälige Aenderung der Querschnittsform statt, und die Theilung in zwei Hälften wird durch eine langsam fortschreitende Einschnürung — an die Zellvermehrung durch Sprossung erinnernd — eingeleitet. Die Regelmässigkeit der Blattstellung geht hiebei meist schon in Folge der Abplattung und Furchung des Stengels verloren und wird auch oberhalb der Gabelungsstelle gewöhnlich nicht wieder hergestellt.

Bei der Gabelung wie bei der Fasciation vollzieht sich demnach ein Wechsel im relativen Grössenverhältniss der Organe: die bildungsfähige Oberfläche des Stammes nimmt zu, die seitlichen Sprossungen aber bleiben unverändert. Der Effect ist derselbe, wie wenn umgekehrt die Oberfläche, bei gleichzeitiger Spaltung in zwei Hälften, constant bliebe und dafür die Organe entsprechend kleiner würden. Es ist daher leicht zu ermitteln, wie in einem solchen Falle der Aufbau sich gestalten muss. Wählen wir als Beispiel die Gabelung von Lycopodium Selago, wo die Uebergänge vom Stamm in die beiden Gabelzweige genau bekannt sind\*). Fig. 65, Taf. XII gibt hiervon eine Querschnittsansicht nebst der üblichen Bezifferung. Denken wir uns nun die kurzen Gabelzweige unserer Figur auf den einander zugekehrten Seiten (bei VIII' und X aufgeschnitten, in der Art, dass die Schnittlinien sich im Gabelungswinkel vereinigen und

<sup>\*)</sup> Vgl. Nägeli und Cramer Pflanzenphysiologische Unters. 3. Heft (1855).

dann zwischen IV' und VI und etwas links von der Nummer 8 in den Stamm übergehen, so gewährt die abgerollte Oberfläche (die man sich auf eine Ebene projicirt denken mag) das Bild Fig. 68, woraus ohne Weiteres zu ersehen, dass die neu hinzukommenden Anlagen sich durchgehends nach gewohnten Regeln an die vorhergehenden anschliessen. Die Bezifferung, welche genau mit derjenigen der Querschnittsansicht übereinstimmt, macht jeden nähern Hinweis überflüssig.

Es ist leicht, dergleichen Schemata in beliebiger Anzahl, sowohl nach Abbildungen jugendlicher Zustände als auch nach Beobachtungen an ausgewachsenen Exemplaren, herzustellen. Man kann auch umgekehrt zuerst einen beliebigen Uebergang in die Gabelzweige, natürlich unter Berücksichtigung der gegebenen relativen Grössen, schematisch entwerfen, den Entwurf herausschneiden und durch Verbindung der Schnittlinien zu einem der Natur entsprechenden körperlichen Gebilde gestalten. Man wird hiebei allerdings die Wahrnehmung machen, dass die Umrisslinien im Gabelungswinkel, wenn sie nach dem Vorbilde der Fig. 68 gezogen werden, der herzustellenden Körperform nicht ganz entsprechen; im Uebrigen aber wird sich immer eine Stellung ergeben, welche mit thatsächlich vorkommenden übereinstimmt. Noch besser sind natürlich passende Modelle von Holz u. dgl., auf welche man die kreisförmigen Organe bloss aufzuzeichnen oder aufzukleben braucht, um die Consequenzen der Construction vollständig zu überblicken. Solche Uebungen sind einerseits ein vortrefflicher Prüfstein für die Richtigkeit der theoretischen Auffassung, andererseits aber auch ein bequemes Mittel, schwierigere Punkte klar zu legen. Wer sich der Mühe unterzieht, diesen Dingen in der angegebenen Weise selbstforschend nachzugehen, wird bald die Ueberzeugung gewonnen haben, 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, verbunden mit nahezu gleichzeitiger Spaltung in zwei Hälften.

Man begreift auch, dass das vor der Gabelung herrschende Stellungsverhältniss sich im Allgemeinen auf die Gabelzweige übertragen muss, und zwar um so eher, je ausgeprägter der Charakter der Stellung. Auf regelmässige Quirle folgen also wahrscheinlich wieder Quirle, während sie auf schraubenliniger Basis offenbar weniger leicht zu Stande kommen. Die Anordnung neu hinzukommender Blätter hängt ja in erster Linie von derjenigen der vorhandenen ab. Doch ist nach dem, was oben über den Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellungen gesagt wurde, schon eine kleine Veränderung in den Grüssenverhältnissen hinreichend, nzählige Quirle in die Spiralstellung nach  $\frac{2}{2n\pm 1}$  überzuführen, und da gerade bei den Lycopodien dergleichen Veränderungen häufig vorkommen, oft sogar in sehr augenfälligem Maasse, so ist hier der angedeutete Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellung jederzeit, folglich auch bei der Gabelung möglich. Ein allgemeines Gesetz lässt sich in dieser Hinsicht nicht aufstellen.

Ist der Winkel, den die Gabelzweige mit einander bilden, ziemlich spitz, so dass die Innenflächen derselben sich zunächst der Basis unmittelbar berühren, so kann natürlich an dieser Stelle keine Blattbildung stattfinden. Es bilden sich alsdann Lücken, in Folge welcher die untersten Quirle der Gabeläste nach innen zu geöffnet oder die statt jener vorhandenen Spiralen unterbrochen erscheinen. So fehlt z. B. in unserer Figur 65 zwischen den mit II und III bezeichneten Blättern eine Nummer. welche durch Halbirung des Abstandes zwischen den eben genannten die Normaldivergenz herstellte. Diese Nummer ist durch Abortus verschwunden, wie man zu sagen

pflegt, d. h. sie ist wegen Mangel an Raum nie angelegt worden. Dergleichen Lücken sind auch am ausgewachsenen Stamm noch deutlich wahrnehmbar.

Betreffend den Anschluss der Zweigspiralen an die vorausgehende des Mutterstrahls sagt Cramer (l. c. pag. 11): »Bei der Gabelung setzt sich die Blattspirale an dem einen Aste fort und zwar an demjenigen, an dessen Basis dieselbe nach vollendeter Theilung des Vegetationspunktes eben angelangt ist. « In den citirten Figuren steht denn auch Nummer I immer an derjenigen Stelle, wo nach der üblichen Bezifferung an dem unverzweigt gedachten Mutterstrahl das nächstfolgende Blatt einzureihen wäre. Diese Darstellung ist indess keineswegs der unmittelbare Ausdruck der beobachteten Thatsachen, sondern bloss eine abgeleitete, der Spiraltheorie angepasste Form desselben. Aus den Cramer'schen Figuren geht nämlich nicht hervor, dass Blatt I am Gabelzweig vor Blatt II angelegt wurde; vielmehr lässt die Bezifferung der vorausgehenden Blätter eher das Gegentheil erwarten. In Fig. 65, welche nach CRAMER copirt wurde, fällt z. B. I zwischen 4 und 5 und II zwischen 1 und 5; da nun 4 nothwendig höher liegt als 1, so kommt voraussichtlich Blatt II etwas tiefer zu stehen als Blatt I. Die den Figuren beigesetzte Numerirung ist überhaupt durch die Thatsachen nicht vorgezeichnet, 'sie ist bloss der Ausfluss einer herrschenden Theorie. Gegeben sind jeweilen nur die Stellen, wo die nächsthöhern Blatthöcker — ohne Rücksicht auf ihre Entwicklungsfolge — sich an die schon vorhandenen anschliessen, und in diesem Punkte stimmt unbedingt die unserem Schema Fig. 68 zu Grunde liegende Auffassung mit den thatsächlichen Vorkommnissen besser überein als die Spiraltheorie. die mancherlei Unregelmässigkeiten, welche bei der Gabelung sich einstellen und auf welche Cramer a. a. O. hinweist, erklären sich vom mechanischen Gesichtspunkt aus viel ungezwungener.

Wo die Dichotomie sich mit Fasciation verbindet, nehmen natürlich die Unregelmässigkeiten nach Maassgabe der Formveränderungen des Stengels zu. Sie steigern sich zuweilen bis zur vollständigen Verwischung bestimmter Contactzeilen oder, was dasselbe ist, bis zur absoluten Regellosigkeit der Blattstellung. Eine Grundspirale, welche sämmtliche Organe in acropetaler Folge und unter Einhaltung gleicher Divergenzen in sich aufnimmt, ist alsdann nicht mehr denkbar. Zwischen diesem Stadium und den normalen Form- und Stellungsverhältnissen gibt es alle Uebergänge. Als Beispiel einer solchen Zwischenstufe, welche stellenweise noch die gewöhnlichen Divergenzen erkennen lässt, ist in Fig. 66 die eben gelegte Oberfläche eines verbänderten Fritillariastengels abgebildet. Deckungen und Longitudinalabstände der Blattinsertionen sind naturgetreu wiedergegeben, die Divergenzen überdies durch die beigefügte Horizontalprojection (Fig. 67) veranschaulicht. Dieser Fritillariastengel war bis zum Grunde von zwei Furchen durchzogen, als ob er durch Verwachsung von zwei Individuen entstanden wäre. Weiter nach oben wurden die Furchen stärker, bis endlich eine vollständige Trennung der beiden Hälften erfolgte.

Dass die Blätter an den Gabelzweigen verbänderter Stammorgane in der That nach denselben Anschlussregeln hervortreten, wie wenn die Verzweigung unterblieben wäre, ist namentlich an solchen Objecten deutlich zu sehen, wo sowohl der Stamm als die Zweige stark platt gedrückt und die Blattanlagen relativ klein sind. In diesem Falle ordnen sich die Blätter der Breitseiten nicht selten in zierliche Curvensysteme, ohne deshalb eine regelmässige Spiral- oder Quirlstellung einzuhalten, und diese Curven setzen sich über die Gabelungsstelle hinaus auf den getrennten Oberflächen der Zweige

Digitized by Google

fort, als ob eine Trennung gar nicht stattgefunden hätte. Es rührt dies offenbar daher, dass die einander zugekehrten Kanten der Gabelzweige zu schmal sind, um die Stellungsverhältnisse der Breitseiten merklich zu beeinflussen; die Reihen gehen demgemäss über die Berührungslinie der schmalen Kanten hinweg, als wäre es bloss eine kleine rinnenförmige Vertiefung.

So verhält sich z. B. ein stark verbänderter Föhrenast, den ich in der Sammlung des botanischen Instituts in Tübingen vorgefunden habe. Derselbe ist unterhalb der Gabelungsstelle c. 70 mm breit und nur etwa 5 mm dick: er theilt sich nach oben in drei nur wenig divergirende Zweige, einen mittlern schmalen und zwei breitere seitliche, von denen der eine schiefwinklig gegen den Innenrand ausbiegende Stellungscurven zeigt, die von diesem Rande (wo sie in Wirklichkeit an der schmalen Kante umbiegen) auf den benachbarten mittlern Zweig überzugehen scheinen, indem hier die Reihen in gleicher Höhe und Richtung verlaufen. An dieser Stelle fand also der Anschluss der Blattanlagen nach der Gabelung gerade so statt wie vor derselben.

## 2. Axillarverzweigung.

Nachdem wir schon bei der Dichotomie die Erfahrung gemacht, dass die organbildende Thätigkeit des Stammscheitels unterdrückt wird, sobald in Folge eines Contactes mit einem andern Scheitel ein gewisser Druck auf die Oberfläche zu Stande kommt, werden wir zum Voraus erwarten, dass eine zwischen Tragblatt und Mutterstrahl eingekeilte Axillarknospe in ähnlicher Weise dem Einfluss des vorhandenen Druckes unterworfen sei. Die ersten seitlichen Sprossungen werden voraussichtlich in der Regel lateral und erst die folgenden median oder mehr weniger schief gestellt sein; denn die räumlichen Verhältnisse der Blattwinkel sind ja meistens der Art, dass der Knospenscheitel nach rechts und links frei oder doch jedenfalls weniger gedrückt ist, als in der Richtung von vorn nach hinten. In Bezug auf die häufigste Stellung der zwei ersten Blätter am Axillartrieb liegt hiernach die Erklärung sehr nahe, und es will mir scheinen, dieser eine Punkt sei überhaupt als erledigt zu betrachten. Ich wende mich daher sofort zu der weitern Frage, welche Stellung das dritte Blatt zu den beiden lateralen Primordialblättern einzunehmen habe, - eine Frage, deren Beantwortung übrigens bloss für die Annahme wichtig ist, dass die resultirende Anordnung eine spiralige sei; Blattpaare ordnen sich nach bekannten Regeln. Zunächst sei bemerkt, dass die zu erörternden Möglichkeiten für die mechanische Betrachtung auf die Alternative hinauslaufen, ob die betreffende Anlage zwischen dem Tragblatt und einem Primordialblatt (Vorblatt), oder zwischen diesem und dem Stengel hervorsprosse. Ob vorn oder hinten, darauf also kommt es an; rechts oder links beztiglich der Mediane, welche Stamm und Knospe halbirt, fällt erst in zweiter Linie in Betracht, weil wir ja bereits wissen, dass in dieser Hinsicht die geringfügigsten Abweichungen von der Symmetrie den Ausschlag geben können. Es verhält sich damit, wie mit der Rechts- oder Linksläufigkeit der Spirale, welche bei dicotylen Keimpflänzchen auf die Cotyledonen oder an beliebigen andern Sprossen auf gekreuzte Blattpaare folgt. Vordere und hintere Knospenseite müssen nun aber im Allgemeinen ungleiche Druckverhältnisse darbieten, einestheils schon wegen der Ungleichartigkeit der Organe, von welchen der Druck ausgeht, anderntheils wegen der morphologisch gegebenen Wachsthumsrichtung der Knospe, von der man nicht sagen kann, dass sie dem vorwiegenden



Druck ohne Widerstand nachgebe. Je nach Umständen wird also bei einer bestimmten Pflanze zuerst auf der Aussenseite, d. h. zwischen Knospe und Tragblatt, bei einer andern zuerst auf der Innenseite jenes Maass von Druckverminderung eintreten, welches Bedingung der seitlichen Sprossungen ist. Auch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass am nämlichen Spross bald die eine, bald die andere Seite als die begünstigte erscheint.

Gegen die Richtigkeit dieser Schlussfolgerungen ist vom mechanischen Standpunkt aus Nichts einzuwenden. Die Schwierigkeit liegt nun aber darin, diese rein theoretischen Erwägungen mit dem festen Boden der Thatsachen in Verbindung zu bringen. Begreiflicher Weise ist nicht daran zu denken, die Grösse des Druckes, den die Knospe auf der Aussen- und Innenseite auszuhalten hat, dynamometrisch zu messen. Wir müssen uns sonach mit indirecten Anhaltspunkten zu behelfen suchen, von denen wir allerdings nicht erwarten dürfen, dass sie für eine streng mathematische Beweisführung ausreichen. Diess kann indess billiger Weise auch nicht verlangt werden. Sofern nur diese Anhaltspunkte darzuthun gestatten, dass die mechanische Auffassung besser als jede andere mit den Thatsachen übereinstimmt, ist der nächstliegende Zweck erreicht.

Wählen wir, um die Berechtigung der mechanischen Auffassung zu prüfen, einen extremen Fall. Wenn die Stellung des dritten Blattes am Axillarzweig durch den Druck bestimmt wird, dem der bildungsthätige Scheitel auf der Innen- und Aussenseite unterworfen ist, so muss dasselbe an Zweigen, welche nahezu rechtwinklig zum Mutterstrahl hervorsprossen, nothwendig auf die Innenseite fallen. Zwischen dieser und der Stammoberfläche besteht nämlich unter solchen Verhältnissen, sobald die Knospe über das allerjungste Stadium hinaus ist, kein Contact und somit auch kein Hinderniss der Blattbildung, während die Aussenseite offenbar längere Zeit mit dem Tragblatt in Berthrung bleibt und dasselbe vom Stamme hinwegdrückt, was natürlich nicht ohne Widerstand abläuft. Sehen wir uns nun nach Pflanzen um, deren Axillarzweige obiger Bedingung entsprechen, so liefern namentlich die Crassulaceen und die Coniferen zahlreiche Beispiele, und ich wüsste hier keinen ausgeprägten Fall zu nennen, wo das dritte Blatt trotzdem auf der Aussenseite stände. Man vergleiche die Abbildung Fig. 69 auf Taf. XII, welche eine Axillarknospe von Abies excelsa darstellt: T das Tragblatt, b und b' benachbarte Nadeln im Querschnitt.) Andere Pflanzen mit weniger weit abstehenden Zweigen zeigen hin und wieder das nämliche Verhalten, jedoch wie zu erwarten mit Schwankungen. Die speziellen Beobachtungen, die ich bis dahin über diesen Punkt gemacht habe, sind in folgender Uebersicht zusammengestellt.

Das dritte Blatt am Axillarzweig dem Stamme zugewendet.

Hieher: Cotyledon coccinea und canaliculata, Sedum altissimum, anopetalum, praealtum, reflexum etc., Echeveria racemosa, metallica und secunda, Araucaria excelsa und brasiliensis, Wellingtonia gigantea, Cryptomeria elegans, mucronata und japonica, Pinus Pinea (Stiel eines Zapfens), Abies excelsa, Dacrydium cupressinum. Ferner nach Wydler, Flora 1860 p. 353 und anderwärts: Ulex europaeus, Verbascum Lychnitis, Hippophaë rhamnoides, Euphorbia palustris, Saxifraga Hirculus, Portulaca oleracea etc.

Manche andern Pflanzen zeigen diese Stellung des dritten Blattes wenigstens stellenweise, so z. B. Desmodium racemosum, Oenothera Lamarckii, In-

Digitized by Google

digofera Royleana, Linaria striata, Ilex aquifolium. Auf diese möchte ich indessen kein zu grosses Gewicht legen, da man sich hier auch andere Einflüsse. nicht bloss mechanische, als maassgebend denken kann. Die Hauptargumentation basirt also bloss auf Beobachtungen von nahezu rechtwinklig abgehenden Zweigen. Hier müsste es offenbar als ein sonderbarer Zufall bezeichnet werden, wenn die mechanische Nothwendigkeit der gegebenen Stellung zwar vorhanden und für Jedermann einleuchtend, der entscheidende Factor aber doch ein anderer wäre. Ein solches Nichtzutreffen der vermutheten Causalbeziehung müsste sich wohl da oder dort durch vereinzelte Thatsachen verrathen, welche mit der in Rede stehenden mechanischen Auffassung in entschiedenem Widerspruche ständen. Nach solchen Fingerzeigen habe ich aber bis dahin vergeblich gesucht.

Gehen wir jetzt an die Untersuchung des entgegengesetzten Falles, in welchem die Wachsthumsrichtung der Knospe mit der Axe des Mutterstrahls einen sehr spitzen Winkel bildet und wo überdies der Widerstand des Tragblattes, nach Form und Grösse des Blattgrundes zu schliessen, augenscheinlich geringer ist, als derjenige des Stammes, so finden wir ausnahmslos das dritte Blatt des Axillarzweiges nach aussen gewendet. Diese Stellung ist bei den Dicotylen die gewöhnliche; man findet sie fast überall sowohl bei krautartigen als bei Holzgewächsen. Aber auch hier ist es nicht das blosse Vorkommen derselben, was ich betonen möchte, sondern einzig und allein die Uebereinstimmung der Theorie mit dem Sachverhalt in Fällen, wo die mechanischen Bedingungen sich leicht übersehen lassen. Als Beispiele dieser Art möchten unter andern folgende Gewächse zu nennen sein: Aster ericoides und grandiflorus, Ribes aureum, Prunus Padus, Centaurea Scabiosa, Chrysocoma coma aurea, Solidago canadensis, Iberis sempervirens.

Sind die ersten drei Blätter gegeben, so ist damit für die gewöhnlichen Grössenverhältnisse, selbst die Coniferen nicht ausgenommen, die Spirale bestimmt. Mit dem vierten bis fünften Blatt tritt überdies der von Stamm und Tragblatt ausgehende Einfluss mehr und mehr zurück, so dass die bis dahin ziemlich unregelmässigen Divergenzen nunmehr in regelmässigere, d. h. annähernd gleich grosse tibergehen; doch können Unterschiede bis zu 10° und darüber, je nach den räumlichen Verhältnissen der Blattwinkel, noch längere Zeit vorkommen, wie denn überhaupt die Blattstellung an solchen Laubtrieben die geometrische Regelmässigkeit nur selten erreicht. Bezüglich der aussergewöhnlichen Fälle, wo die Blattanlagen des Axillartriebes im Verhältniss zum Stengelumfang sehr klein sind, - wofür mir übrigens keine Beispiele bekannt sind — lässt sich eine allgemeingültige Regel nicht aufstellen. Die ersten Anlagen stehen voraussichtlich auch hier lateral, die folgenden vorn oder hinten, diese letztern aber in Mehrzahl. Zur Construction der Spirale ist unter solchen Umständen die genaue Kenntniss der Insertionshöhen nothwendig, weil sonst der Unterbau, der den folgenden Organen als Auflager zu dienen hat, unbestimmt bleibt. Die Wendung der Spirale hängt folglich von Momenten ab, welche einen durchaus individuellen Charakter tragen; es verhält sich damit wie mit der Stellung der Aroideenblüthen, welche nach Früherem bei gleicher Rollung der Spatha eine sehr verschiedene sein kann.

In gleicher Weise ist an gewöhnlichen Axillartrieben die Stellung des dritten Blattes in Bezug auf Rechts und Links, wie schon oben angedeutet, der individuellen Veränderlichkeit unterworfen, welche sogar in den Blattwinkeln des nämlichen Sprosses bald nach dieser, bald nach jener Seite hin den Ausschlag geben kann, ohne dass die



maassgebenden Abweichungen von der Symmetrie immer deutlich ausgesprochen wären. Sobald jedoch der Grad der Abweichung die Natur derselben ausser Zweifel stellt, ist jede Unbestimmtheit beseitigt: das dritte Blatt kann jetzt nur noch rechts, oder nur noch links von der Mediane zum Vorschein kommen. In Fig. 70, Taf. XIII ist z. B. ein Querschnitt durch die Axillarknospe von Solidago canadensis nebst zugehörigem Tragblatt dargestellt. Das mittlere Gefässbundel dieses letztern liegt deutlich links von der durch Stamm und Knospe gehenden Mediane, das dritte Blatt der Knospe dagegen rechts von derselben. Aehnlich bei Chrysocoma coma aurea (Fig. 72) und in vielen andern Fällen. Daneben findet man aber auch Blattwinkel (und zwar nicht selten am nämlichen Spross), wo von der eben erwähnten Asymmetrie kaum eine Andeutung zu sehen ist und wo das dritte und vierte Blatt nahezu in die Medianebene fallen (Fig. 71). Der Uebergang zur Spiralstellung vollzieht sich alsdann in derselben Weise, wie an primären Axen mit decussirten Blattpaaren (Helianthus, Zinnia etc.).

Die im Vorhergehenden erwähnten Abweichungen von der normalen Grösse der Divergenzen sind bei den Axillartrieben längst bekannt, und die neuere Morphologie schreckt keineswegs davor zurück, die Veranlassung dazu gelegentlich in den Druckwirkungen zu sehen, welche die räumlichen Beziehungen mit sich bringen. Allein im Lichte der morphologischen Auffassung sind solche Druckeffekte doch niemals das eigentlich Bestimmende in der Architectur der Gewächse, es sind bloss die störenden Factoren, welche der strengen Durchführung des idealen Constructionsplanes im Wege stehen. Dabei kann es freilich vorkommen, dass eine Abweichung von x Grad das eine Mal als gesetzmässige Prosenthese, ein anderes Mal als zufällige Anomalie gedeutet wird. Je intensiver und nachhaltiger der Einfluss des Blattwinkels, desto unvermeidlicher die Gefahr willkürlicher Abgrenzungen. Für die mechanische Theorie dagegen sind die in Rede stehenden Störungen blosse Complicationen, welche durch Stengel und Tragblatt bewirkt werden: die einfachen Beziehungen, die der isolirte Spross darbietet, werden durch die genannten aussergewöhnlichen Factoren in analoger Weise modificirt, wie etwa die parabolische Wurflinie des leeren Raumes durch den Widerstand der Luft in eine schwer zu bestimmende Curve verwandelt wird.

Folgt auf die zwei ersten Blätter ein Quirl von drei Gliedern, so muss sich derselbe unter Voraussetzung symmetrischer Formen so stellen, dass ein Blatt in die Medianebene fällt, indess die beiden andern symmetrisch rechts und links zu liegen kommen. Es ist überdies leicht einzusehen, dass dieselben Factoren, welche bei spiraliger Stellung die Lage des dritten Blattes bestimmen, im vorliegenden Falle die Orientirung des unpaaren Gliedes beherrschen. Das letztere wird demgemäss dahin gerichtet sein, wo der geringere Druck seine Entwicklung möglich machte: nach innen bei rechtwinklig abstehenden Zweigen oder überhaupt bei grossem Verzweigungswinkel, nach aussen bei spitzwinklig aufgerichteten Zweigen und relativ schwachem Tragblatt. Dasselbe gilt natürlich auch von dreizähligen Quirlen, welche die zwei Primordialblätter ersetzen und somit die ersten Sprossungen des Axillartriebes darstellen. In beiden Fällen ist jedoch eine einigermassen zuverlässige Schätzung der Druckverhältnisse nur in den so eben erwähnten extremen Fällen möglich; die zahlreichen Mittelstufen entziehen sich der Beurtheilung. Als brauchbare Belege möchte ich etwa folgende bezeichnen.

1) Das unpaare Blatt des ersten dreizähligen Quirls dem Tragblatt zugewendet.

Laubzweige: Westringia rosmariniformis (einzelne Zweige), Bouvardia coccinea (zuerst zwei laterale Blätter, dann drei), Nerium Oleander (dito).

Blüthenzweige: Als erster dreizähliger Quirl figurirt hier der äussere Kreis des Perigons, dessen unpaarer Theil bei folgenden Familien nach aussen fällt: Juncagineen, Restiaceen, Xyrideen, vorblattlose Juncaceen, Melanthaceen, vorblattlose Liliaceen, Amaryllideen, Hypoxideen, Pontederiaceen, Bromeliaceen, Orchideen, Apostasieen. Einiges Nähere hierüber weiterhin bei den Stellungsverhältnissen innerhalb der Blüthe.

2) Das unpaare Blatt des ersten dreizähligen Quirls dem Mutterstrahl zugewendet.

Laubzweige: Juniperus, Frenela, Cupressus fastigiata u. a. Arten mit 3zähligen Quirlen, in Uebereinstimmung mit der bei Coniferen häufigen Stellung des dritten (isolirt stehenden) Blattes auf der dem Stamme zugewendeten Seite.

Blüthenzweige: Vallisneria, Eriocaulon, und bei seitlichem Vorblatt hin und wieder.

Quirle mit mehr als drei Gliedern kommen in den Blattwinkeln im Ganzen genommen nicht häufig vor. An vegetativen Zweigen dürften schon die fünfzähligen zu den grössten Seltenheiten gehören. Vierzählige ordnen sich, soweit mir bekannt, immer so, dass die Glieder paarweise rechts und links von der Mediane stehen; sie schliessen sich also an die beiden Primordialblätter, sofern solche vorhanden sind, stets in diagonaler Kreuzung an. So z.B. an den Laubzweigen von Westringia rosmariniformis, Erica Tetralix, Frenela etc., sowie an verschiedenen Blüthenzweigen mit vierzähligem Kelch (vgl. Eichler, Blüthendiagramme: Caprifoliaceen, Plantagineen, Scrophulariaceen etc.) \*). Da jedoch vierzählige Kelche auch aus zwei decussirten Blattpaaren bestehen können, welche dann natürlich median und transversal gestellt sind: da überdiess die Vierzahl zuweilen durch progressive Unterdrückung des unpaaren Gliedes in fünfzähligen Quirlen zu Stande kommt, wobei natürlich dieses Glied bis zum vollständigen Verschwinden, noch weit über die letzte äusserlich wahrnehmbare Höckerbildung hinaus, mechanisch wirksam bleibt: so möchte ich auf die der Bluthenregion entnommenen Beispiele kein allzugrosses Gewicht legen; es ist immer misslich, sich auf Thatsachen stützen zu müssen, welche auf die an die Natur gestellte Frage keine bestimmte Antwort geben.

Was nun noch das adossirte Vorblatt mancher Monocotylen (Gramineen, Cyperaceen etc.) und einiger Dicotylen 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



<sup>\*)</sup> EICHLER lässt diese vierzähligen Kelche durch Fehlschlagen aus fünfzähligen hervorgehen, wogegen ich vom phylogenetischen Standpunkte aus Nichts einzuwenden habe. Im Gegentheil erscheint mir diese Annahme gerade bei Veronica und einigen andern Scrophulariaceen wohl begründet. Sofern jedoch vom fehlgeschlagenen Kelchblatt nicht einmal eine kleine Zellgruppe, überhaupt nichts Factisches übrig geblieben ist, kann natürlich von einem ortbestimmenden Einfluss desselben nicht mehr die Rede sein. Näheres hierüber weiter unten bei den Stellungsverhältnissen der Blüthe.

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 Monocotylen, 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, und zwar bei gleicher Widerstandsfähigkeit von Stengel und Tragblatt jedesmal hinten, weil das schief nach aussen gerichtete Wachsthum der Knospe alsdann nothwendig einen grössern Gegendruck des Tragblattes bedingt. Das nämliche Resultat muss a fortiori auch dann eintreten, wenn der Widerstand des Tragblattes grösser ist als derjenige des Stammes, während allerdings der umgekehrte Fall keine bestimmte Lösung ergibt. Im Hinblick auf die Querschnittsgrüsse des Tragblattes zur Zeit der Entstehung des ersten Blatthöckers am Axillarspross ist es nun aber wahrscheinlicher, dass wenigstens in der Laubblattregion der betreffenden Gewächse dieser umgekehrte Fall sich nicht verwirkliche. Die rinnenförmige Vertiefung, welche gewöhnlich am Stengel der Monocotylen unter dem Einfluss der Knospe zu Stande kommt, zeigt deutlich genug, auf welcher Seite die grössere Nachgiebigkeit vorhanden ist. In der Hochblattregion dagegen, wo bekanntlich die Formverhältnisse mancherlei Aenderungen erfahren, liegt die Möglichkeit einer Umkehr zum gewöhnlichen Verhalten der Blattwinkel sehon viel näher, und ich zögere keinen Augenblick, die Transversalstellung der Aehrchen von Triticum glaucum, Brachypodium pinnatum u. a. als Folge der veränderten mechanischen Bedingungen zu betrachten. Jedenfalls zeigt dieser Gegensatz zwischen Inflorescenz- und Laubzweigen, dass sich die Pflanze in ihrem Gestaltungsprocess nicht nach einem unabänderlichen » Grundplan «, sondern nach den jeweiligen Umständen richtet.

Zu ähnlichen Betrachtungen gibt auch die Thatsache Veranlassung, dass zuweilen innerhalb der nämlichen Pflanzenfamilie, wie z. B. der Orchideen\*), die eine Gruppe ein adossirtes, die andere ein transversal gestelltes Vorblatt aufweist. Phylogenetisch betrachtet, geht hieraus unzweifelhaft hervor, dass die Zweiglinien, welche von den gemeinsamen Vorfahren zu den betreffenden Gruppen führen, im Verlaufe der Generationsfolge Entwicklungstypen producirt haben müssen, deren Blattstellung am Axillarspross zum ersten Mal den in Rede stehenden Gegensatz zeigte. Was in den vorhin genannten Fällen am Individuum zum Ausdruck kommt, vollzieht sich hier in der Reihe der Descendenten.

Von Dicotylen mit adossirtem Vorblatt gab mir namentlich Aristolochia Sipho Veranlassung zu genauerem Studium des Sachverhaltes. Hier treten nämlich succedan, und zwar in basipetaler Entwicklungsfolge, mehrere Axillarknospen auf, von denen jedoch im Jugendzustand nur die oberste äusserlich wahrnehmbar ist; die tiefer liegenden sitzen versteckt in der Rinne, welche die Blattstielbasis im Niveau der Einfügung bildet (Fig. 77 Taf. XIII). Diese Rinne ist sehon frühzeitig soweit ausgebildet,



<sup>\*)</sup> S. Prillieux, Ann. sc. nat. cinquième série VII, p. 9 und 20 etc.

dass sie den Knospen vollständig freien Spielraum zu gewähren und jeden Druck von Seite des Tragblattes auszuschliessen scheint. Da nun aber trotzdem das erste Blatt der Axillarknospen constant auf der entgegengesetzten Seite steht, so schien es mir geboten, der Sache näher auf den Grund zu gehen. Liegen die Dinge, so musste ich mich fragen, hier wirklich der Art, dass eine Vereinbarung mit der mechanischen Theorie unmöglich wird? Die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen beweisen das Gegentheil. In dem Stadium, in welchem die erste Knospe hervorsprosst, besteht thatsächlich zwischen ihr und dem Tragblatt inniger Contact, und da dieses stärker ist als der Stengel, so findet die Anlegung des Vorblattes naturgemäss auf der hintern Seite statt. Erst einige Zeit nachher beobachtet man die ersten Andeutungen der oben erwähnten Rinne, welche letztere offenbar durch vorwiegende tangentiale Ausdehnung des Blattgrundes entsteht, dessen Flügel früher als die Mediane mit dem Stamme verschmelzen. Die erste Knospe wird dadurch auf ihrer vordern Seite vollständig frei, und da das Gewebe des Stammes sich hier noch im bildungsfähigen Zustand befindet, so folgt jetzt die Anlegung einer zweiten Knospe, welche anfänglich den vorhandenen Raum nahezu vollständig ausfüllt und sich namentlich dicht an das Tragblatt auschmiegt. Das Vorblatt der Knospe muss also wieder nach oben zu stehen kommen, wo inzwischen das intercalare Wachsthum des Stammes den nöthigen Raum geschaffen hat. Die Vergrösserung der Rinne bleibt nun aber hiebei nicht stehen. Auch die zweite Knospe rückt allmälig vom Tragblatt hinweg, und so bildet sich bald darauf eine dritte und endlich noch eine vierte Knospe, deren ursprüngliche Lage im Verhältniss zum Tragblatt aber stets die nämliche bleibt: das erste Blatt ist also immer auf der dem Stamm zugewendeten Seite zu erwarten.

Die Bedenken, welche der vorliegende Fall auf den ersten Blick einflösst, müssen hiernach bei näherer Betrachtung der Ueberzeugung weichen, dass gerade Aristolochia Sipho mit besonderer Deutlichkeit zu Gunsten der mechanischen Auffassung spricht. Von den übrigen Arten der Gattung habe ich nur A. Clematitis untersucht, wo indess die Blattwinkel wesentlich abweichende, mit den gewöhnlichen Normen so ziemlich übereinstimmende Raumverhältnisse darbieten, weshalb denn auch die Laubknospen die gewöhnte transversale Stellung des Vorblattes zeigen. Also abermals ein Umschlag innerhalb einer engungrenzten Verwandtschaftssphäre.

Noch auffallender sind die Verhältnisse bei der zahmen und wilden Rebe. Die Sommertriebe von Ampelopsis haben im Allgemeinen adossirte Vorblätter. Allein während dieselben bei A. cordata nach Hofmeister") genau in die Medianebene fallen, sind sie bei A. hederacea mehr oder weniger schief gestellt, oft so stark, dass man sie eher als transversal bezeichnen möchte (Fig. 74, Taf. XIII, aa das Vorblatt). Veranlassung dazu gibt wohl in erster Linie die Axillarknospe III (Axe dritter Ordnung) im Blattwinkel des Vorblattes, deren rasche Entwicklung den Mutterspross II auf die Seite drängt und auch in Rücksicht der Formverhältnisse mancherlei Abweichungen zur Folge hat. Das zweite Blatt, welches am genannten Mutterspross auf das Vorblatt folgt (in der Figur nicht angegeben), fällt demgemäss 'nicht median vor das Tragblatt, sondern schief nach vorn und zwar auf diejenige Seite, welche der Axe III in unserer Figur abgekehrt ist.

In noch höherem Maasse erscheinen die Knospen der Weinrebe schief gestellt;



<sup>\*)</sup> Allg. Morphol. p. 538, Fig. 162,

manche sind geradezu transversal (Fig. 73). Dies gilt aber nur für die Seitenknospen der Haupttriebe. Die Axen dritter Ordnung (in unserer Figur mit III bezeichnet), welche am Spross II im Winkel des Vorblattes v entspringen, haben adossirte Vorblätter, und diejenigen, welche am nämlichen Spross in der Achsel des zweiten Blattes b zum Vorschein kommen, transversal gestellte, von der Axe I abgewendete. Man sieht leicht ein, dass ein solcher Wechsel in der Stellung des Vorblattes sich mit der Annahme eines bestimmten Bildungsplanes kaum verträgt, man müsste denn voraussetzen, dieser Plan sei für die Axen ungleicher Ordnung, zum Theil sogar für die aufeinander folgenden Knoten derselben Axe verschieden und den jeweiligen mechanischen Bedingungen, soweit sich diese beurtheilen lassen, zum Voraus angepasst. Allein damit würde man einräumen, dass im Grunde die mechanischen Factoren den Ausschlag geben; der Bildungsplan wäre somit überflüssig.

Auf der andern Seite ist allerdings zuzugeben, dass die Weinrebe kein Object ist, an dem die Druckverhältnisse sich in leicht zu überblickenden Extremen bewegen. Man kann nicht mit Sicherheit sagen, dass das Druckminimum in einem gegebenen Blattwinkel auf diese oder jene Seite falle, selbst wenn diesfalls die Uebereinstimmung mit der beobachteten Lage der Knospe noch so wahrscheinlich sein mag. dagegen constatiren lässt, das ist die veränderte Sachlage an all' den Stellen, wo ein Umschlag in der Orientirung des Vorblattes erfolgt. Die Blätter des Haupttriebes I sind normale Laubblätter mit stengelumfassender Basis und mit Nebenblättern, welche dem jungen Blatt in der Entwicklung vorauseilen. Das Vorblatt des Axillarsprosses dagegen, in dessen Winkel der Spross III steht, ist ein scheidenartiges Niederblatt, dessen Querschnittsansicht an die Blätter der Monocotylen erinnert. Ist es da zu verwundern, wenn das erste Blatt seiner Axillarknospe dieselbe adossirte Stellung zeigt, wie sie bei jenen Regel ist? Das zweite Blatt des Sprosses II ist ein Laubblatt, und dementsprechend zeigt auch dessen blattwinkelständige Knospe das bei Dicotylen gewöhnliche Verhalten. Dass ihr erstes Blatt nach aussen gerichtet ist, erklärt sich durch die Annahme, dass in diesem Niveau der Widerstand des am Hauptspross I stehenden Blattes kleiner ist, als derjenige des Sprosses selbst. Wäre die Blattstellung der Axe II eine spiralige, statt eine zweizeilige, so müsste das dritte Blatt dieser Axe voraussichtlich ebenfalls nach aussen, d. h. auf die Seite des Tragblattes fallen; es ist das bekanntlich der bei den Dicotylen häufigste Fall. Zu Gunsten dieser Schlussfolgerung spricht auch die Thatsache, dass die Knospe, welche das schief adossirte Vorblatt v' des Seitentriebes III (Fig. 75) in seiner Achsel birgt, nicht vor der Mediane des Blattes, sondern in der von der Hauptaxe I abgewendeten Ecke steht.

#### 3. Adventivverzweigung.

Wo die Blattbildung der Adventivzweige, wie es gewöhnlich der Fall, in keinem Abhängigkeitsverhältniss zur Längsrichtung des Muttersprosses steht, da ist selbstverständlich eine bestimmte Orientirung des ersten Blattes nicht zu erwarten. In dieser Hinsicht besteht zwischen der morphologischen und der mechanischen Betrachtungsweise keine Verschiedenheit. Sobald jedoch das organbildende Gewebe oder dessen Umhüllung eine unebene Oberfläche besitzt, so dass der hervorbrechende Spross auf der einen Seite weiter hinauf bedeckt bleibt als auf der andern, so muss der Gegensatz zwischen mechanischer und morphologischer Deutung sofort wieder zu Tage treten. Für jene

bestehen unter diesen Umständen dieselben Bedingungen, wie bei einem Aroideenkolben, dessen Spatha mit schiefer Insertionslinie eingefügt ist: die Organbildung beginnt naturgemäss an der tiefsten Stelle der freien Oberfläche. Für die morphologische Betrachtung dagegen resultirt nach wie vor keinerlei Beziehung zum Mutterorgan; das erste Blatt ist also beliebig orientirt.

Sehen wir uns nun nach Beispielen um, welche in dieser Frage als Fingerzeige dienen können, indem sie mehr oder weniger deutlich auf die für die Blattstellung maassgebenden Umstände hinweisen. An den Adventivknospen, welche aus den Kerben des Blattrandes von Bryophyllum calycinum hervorbrechen, entsteht nach Hermann Berge") das erste Blatt gewöhnlich auf der Seite der untern Blattfläche, wo nach Form und Beschaffenheit des umgebenden Gewebes ein kleinerer Widerstand zu erwarten ist; der Fall, dass die beiden ersten Blätter simultan in gleicher Höhe entspringen, gehört zu den Seltenheiten. — Ebenso stellt sich auch bei Diplazium celtidifolium das erste Blatt der Adventivknospen, welche oberseits in den Winkeln der Fiederblättchen entspringen, weitaus am häufigsten nach der Seite hin, nach welcher der Winkel sich öffnet, ein Gegendruck also nicht vorhanden ist, d. h. mit Rücksicht auf die Rhachis scheitelwärts mit verschiedenen Abstufungen in Bezug auf aussen und innen. Die Ausnahmen von der Regel mögen dadurch bedingt sein, dass der Entstehungsort der Adventivknospen nicht immer der nämliche ist.



<sup>\*)</sup> Entwicklungsgeschichte von Bryophyllum calycinum, Inauguraldissert. (Zürich 1876), pag. 28.

### Vierter Abschnitt.

\*

# Die Blüthe der Angiospermen.

Die Angiospermenblüthe ist in der Regel durch eine so weitgehende Stauchung der Axe charakterisirt, dass dadurch der Entwicklungsgang der Organe erheblich beeinflusst wird. Verwachsungen und Verschiebungen, Stellungsanomalien verschiedener Art, zygomorphe Bildungen u. dgl. kommen nirgends so häufig vor als gerade hier. Dessenungeachtet bleiben die Grundgesetze der Blattstellung, soweit hierüber ein Urtheil möglich ist, dieselben wie am vegetativen Spross; nur der Boden, auf dem sie zur Geltung kommen, ist durch das Hinzutreten neuer mechanischer Factoren mehr oder weniger verändert. Schon die zahlreichen Blüthen mit gleichzähligen alternirenden Quirlen (Liliifloren, Berberideen etc.) oder mit normaler Spiralstellung (Magnoliaceen, Ranunculaceen etc.), sowie die allmäligen Abstufungen von den kleinsten Unregelmässigkeiten bis zu den grössten, die überhaupt vorkommen, beweisen aufs Deutlichste, dass der Blüthenspross nicht als Gebilde für sich, sondern nur als eine Modification des vegetativen Sprosses aufzufassen ist. Kein Zweifel, dass jener aus diesem hervorgegangen; denn nur die Annahme einer allmäligen Metamorphose macht es begreiflich, dass die Stellungsverhältnisse da und dort unverändert geblieben, während sie allerdings in vielen Fällen erhebliche Störungen erfahren haben. Auf diese letztern sei hier zunächst unser Augenmerk gerichtet.

# Erstes Capitel.

### Die störenden Einflüsse.

Das Thatsächliche der zu betrachtenden Störungen ist im Allgemeinen bekannt. Gehört doch das Gebiet, das wir hier betreten haben, zu den empirisch bestgekannten der ganzen Morphologie. Demgemäss besteht unsere Aufgabe zunächst darin, aus der Fülle bekannter Erscheinungen die Factoren herauszusuchen, welche zu den am vegetativen

Zweig vorausgesetzten') neu hinzukommen. Solcher Factoren können unter Umständen mehrere zusammenwirken, die sich in verschiedener Weise combiniren: die wichtigsten derselben sind folgende.

#### 1. Der Abortus.

Während der eigentliche Abortus, wie oben gezeigt wurde, an vegetativen Zweigen gewöhnlich nicht vorkommt, gibt es Blüthensprosse genug, wo die Annahme eines solchen aus verschiedenen Gründen nicht zu umgehen ist. Man braucht beispielsweise nur die Gattungen der Scrophulariaceen vergleichend zu betrachten, um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass hier die Vierzahl sowohl beim Kelch als beim Androeceum aus der Fünfzahl hervorgegangen ist. Die Stammformen der Scrophulariaceen waren zweifelsohne fünfzählig, und es bedurfte einer ziemlich weitgehenden Formveränderung der Blüthe, um den fünften Kelchlappen und das fünfte Staubgefäss vollständig zu unterdrücken. Auch weisen die hin und wieder noch vorkommenden Staminodien, die fünfzähligen Kelche mancher Veronica-Arten und dergleichen Dinge mehr darauf hin, dass dem gänzlichen Fehlschlagen ein mehr und mehr reducirtes Auftreten vorausging. Aehnlichen Erscheinungen begegnet man noch bei manchen andern Pflanzen-Es ist ferner bekannt, dass die Anlegung eines »fehlgeschlagenen« Organes familien. oft noch stattfindet, aber auf wenige Zelltheilungen beschränkt bleibt, so dass die junge Aulage nicht einmal nach aussen vorspringt und später spurlos verschwindet \*\*). Gehen wir in Gedanken noch einen Schritt weiter, so reducirt sich der Vorgang auf eine einzige Zelltheilung, die sich unserer Wahrnehmung leicht entzieht und zuletzt nothwendig ebenfalls unterbleibt. Aber auch die ungetheilte Zelle kann noch Veränderungen eingehen, welche als Einleitung zur Organbildung und deshalb als Beginn derselben zu betrachten sind. Und wenn diese organbildende Thätigkeit gehemmt wird, bevor die erste Theilung stattgefunden, so bezeichnet eine solche Zelle immer noch einen Punkt. wo die Anlegung seitlicher Sprossungen unmöglich geworden ist. Wir sehen natürlich in einem gegebenen Falle Nichts von dem Hinderniss, welches der kaum begonnenen Bildungsthätigkeit Schranken setzt; allein wir begreifen, dass die nämlichen Kräfte, welche die allmälige Verkümmerung des Organs verursachten, auch auf dieser letzten Stufe noch wirksam sein müssen. Es ist somit auch jetzt noch etwas Reelles, was den betreffenden Punkt unfähig macht, das Bildungscentrum eines Organs zu werden; es ist ein mechanischer Factor im Spiel, nicht bloss ein idealer Plan. Wie lange dieser letzte Rest eines rudimentär gewordenen Organs durch Vererbung übertragbar bleibt, bis er endlich unter dem Einfluss der fortschreitenden Metamorphose Null wird, darüber feblen uns allerdings bestimmte Anhaltspunkte; wir werden aber kaum irre gehen, wenn wir auch in diesem Falle eine ganz allmälige Verkümmerung annehmen und demgemäss die Vorstellung festhalten, dass die Verumständungen, die solche unsichtbaren Ueberbleibsel herbeiführen, in einer ziemlichen Anzahl von Fällen die Blattstellung beeinflussen. Das resultirende Stellungsverhältniss ist alsdann genau dasselbe, wie wenn die fehlgeschlagenen Organe angelegt worden, dann aber in der Entwicklung zurückgeblieben wären. Ob es ein Vorblatt, das auf diese Weise verschwunden, oder eines



<sup>\*)</sup> Vgl. unser Postulat auf p. 57.

<sup>\*\*)</sup> Vgl. Köhne, Ueber Cuphea, Bot. Ztg. 1873.

von fünf Kelchblättern, ob die Blumenkrone oder ein Staubgefässquirl: immer wird man, um der Theorie zu genügen, das Fehlende in Gedanken zu ersetzen haben, weil thatsächlich die entsprechenden Causalbeziehungen noch vorhanden sind.

Man ersieht hieraus, dass der Abortus, vom mechanischen Gesichtspunkt aus betrachtet, Nichts von der Bedeutung verliert, die man ihm bis dahin beigelegt hat. Er hat im Gegentheil noch etwas gewonnen. Sobald nämlich die Punkte, welche früher dagewesenen Organen entsprechen, ihre Unfähigkeit zur Organbildung abgestreift haben, was doch wohl früher oder später eintreten muss, sobald sie mit andern Worten den benachbarten völlig gleich geworden sind, so findet nothwendig eine kleine seitliche Verschiebung der nächstfolgenden Organe, d. h. eine Veränderung des "Grundplanes « statt, was nach der bisherigen Auffassung nicht der Fall war. Es ist beispielsweise denkbar und unter Umständen auch nothwendig, dass ein vierzähliger diagonal gestellter Kelch, der aus einem fünfzähligen hervorgegangen, im weitern Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung die ursprüngliche Orientirung verändert und zur orthogonalen Stellung übergeht. Dies kann aber nicht eher geschehen, als bis die dem abortirten Blatt entsprechende Region die Fähigkeit der Organbildung wieder erlangt hat").

Während wir so dem Abortus eine entscheidende Rolle bei der Anlegung der Organe zuerkennen, können wir uns doch andrerseits mit der Art und Weise, wie derselbe in manchen Fällen begrundet zu werden pflegt, nicht einverstanden erklären. Wenn directe entwicklungsgeschichtliche Thatsachen nicht vorliegen und folglich eine indirecte Beweisführung nothwendig wird, da sollte man sich wenigstens die Mühe nehmen, durch sorgfältige Vergleichung verwandter Formen und durch Herbeiziehung anatomischer und teratologischer Vorkommnisse die wahrscheinliche Phylogenese festzustellen und daraufhin die Annahme eines Abortus zu prüfen, beziehungsweise zu motiviren. Blosse Stellungsanalogieen, nach denen man z. B. auf fehlgeschlagene Vorblätter schliesst, desgleichen die willkürliche Rücksichtnahme auf gewisse Zahlenverhältnisse, wie z. B. auf einfache Multipla von 4, 5 u. dgl. können leicht auf Irrwege führen. Denn mechanisch betrachtet, kann eine bestimmte Orientirung der Kelch- oder Krontheile etc., sowie eine Aenderung der Gliederzahl, durch sehr verschiedenartige Momente bedingt sein, zumal bei Inflorescenzen mit gedrängten Blüthen, die in Folge des gegenseitigen Druckes eine tiefgreifende Metamorphose erfahren haben. Es wäre ein Leichtes hierüber eine ganze Reihe von Combinationen aufzustellen, von denen jede eine bestimmte Anordnung zur Folge hätte. So lange jedoch die thatsächlich vorhandenen mechanischen Bedingungen nicht näher bestimmbar und überdies theilweise bloss in innern, der Beobachtung unzugänglichen Zuständen zu suchen sind, die der Abortus herbeigeführt hat, ist natürlich keine Aussicht vorhanden, einen gegebenen Fall theoretisch construiren und damit wirklich erklären zu können. Aber ebenso wenig ist es möglich zu beweisen, dass die mechanische Auffassung der Stellungsverhältnisse am Blüthenspross mit anerkannten Thatsachen im Widerspruch stehe. Die Blüthe ist nun einmal ein Organcomplex, dessen Verständniss wegen der mancherlei Anpassungen und weitgehenden Formveränderungen in hohem Maasse erschwert ist.



<sup>\*)</sup> Vielleicht gehören hieher die vierzähligen Blüthen mit orthogonalen Kelchen bei Verbascum, Calceolaria etc. Vgl. Braun, Bot. Ztg. 1875, p. 311.

#### 2. Die intercalaren Sprossungen.

Ein zweiter Umstand, welcher auf Entwicklungsfolge und Stellung der seitlichen Organe Einfluss hat, ist das starke intercalare Wachsthum des Blüthenbodens, in Folge dessen die kaum entstandenen Anlagen so weit auseinander rücken, dass neue Sprossungen zwischen denselben möglich werden. Es findet alsdann eine Vermehrung der Organe durch Einschaltung statt. Je nachdem nun diese Einschaltung in tangentialer oder in radialer Richtung erfolgt, bewirkt sie eine Erhöhung der Gliederzahl in den betreffenden Quirlen, oder aber eine Vermehrung der Quirle selbst\*). Ersteres findet oftmals in sehr anschaulicher Weise bei der Anlage des Androeceums perigynischer diplostemoner und anderer Blüthen (Rosaceen, Zygophylleen, Acerineen, Sapindaceen etc.), letzteres zuweilen bei der Bildung der Petala und der spätern Staubblattwirtel, beim Aufbau der Cupula unserer Quercusarten etc. statt\*). Selbstverständlich können auch beide Arten der Einschaltung sowohl nach- als nebeneinander am nämlichen Blüthenspross zur Geltung kommen.

Mit dem intercalaren Wachsthum des Blüthenbodens ist zuweilen ein Vorspringen desselben zwischen den schon vorhandenen Organen nach aussen verknüpft. Die Querschnittsansicht des nackten organbildenden Theils wird dadurch sternförmig. So z. B. bei Rubus Idaeus nach Anlegung des Kelches\*\*\*), bei den Zygophylleen nach dem Hervorsprossen der primären Staubgefässe; u. s. w. In all' diesen Fällen kommen natürlich die neuen Anlagen, welche auf diesen Vorsprüngen sich einzeln oder paarweise, oder auch zu mehrern entwickeln, weiter nach aussen zu liegen als die vorhergehenden; es ist das eine nothwendige Folge der eingetretenen Formveränderungen, hinter welchen ein tiefer liegendes Princip nicht zu suchen ist.

Der Anschluss eines einzuschaltenden Quirls an die vorhandenen kann im Allgemeinen sowohl nach unten als nach oben stattfinden, nach beiden Seiten zugleich aber begreiflicher Weise nur da, wo die benachbarten Quirle gleichzählig und superponirt sind. Für den Fall, dass mehrere neue Quirle zu interponiren sind, verhält sich naturgemäss jeder vorhergehende zum nächstfolgenden, wie ein ursprünglich angelegter Quirl. Die resultirenden Stellungsverhältnisse bieten deshalb nach der Seite hin, nach welcher der Anschluss der neu hinzukommenden Wirtel erfolgte, nichts Besonderes, weil hiebei dieselben Regeln zur Anwendung kommen, wie beim nicht-intercalaren Aufbau. Nach der andern Seite dagegen, wo der letzte eingeschobene Wirtel sich einerseits an den vorhergehenden anschliesst, andererseits aber auch mit dem früher schon dagewesenen nicht intercalirten Quirl in Berührung kommt, lässt sich eine solche Uebereinstimmung mit den normalen Stellungen nicht erwarten. Vielmehr wird hier eine je nach der Zahl der eingeschalteten Quirle und der relativen Grösse ihrer Glieder mehr oder minder augenfällige Störung der Alternation, der Formen und Abstände unausbleiblich sein. Wenn z. B. die innern Staubgefässe einer Rosaceen-Blüthe im Anschlusse an die vorhergehenden, aber erst nach Anlegung der Carpelle hervorsprossen,

<sup>\*)</sup> Diese beiden Fälle durch verschiedene Bezeichnungen, wie z. B. Einschiebung und Einschaltung, zu unterscheiden, halte ich für überflüssig.

<sup>\*\*)</sup> Vgl. Hofmeister, Allg. Morphol. p. 465.

<sup>\*\*\*)</sup> Nach HOFMEISTER, l. c. pag. 476.

<sup>+)</sup> Vgl. PAYER, Organogénie, Taf. 14.

so ist nicht wohl denkbar, dass das Verhältniss zwischen den letzterzeugten Staubgefässen und den Carpellen sich gerade so gestalte, wie wenn jene im Anschluss an diese entstanden wären. Es ist sogar möglich, dass die Carpelle das Stellungsverhältniss der angrenzenden Staubgefässe gar nicht beeinflussen, so dass das Androeceum, für sich allein betrachtet, ein durchweg regelmässiges Organsystem darstellt. In gleicher Weise kann die Füllung der Krone durch Einschaltung überzähliger Wirtel in der Art stattfinden, dass der erste Kronblattwirtel die Stellung aller neu hinzukommenden beherrscht (die Staubgefässe vielleicht inbegriffen) und bei Gleichzähligkeit mit diesen ein System alternirender Cyclen bildet.

Vorstehende Folgerungen fussen selbstverständlich auf der Voraussetzung, dass die fraglichen Einschaltungen als durchaus neue Anlegung und nicht etwa als verspätete Höckerbildung aus acropetal erzeugten Anlagen zu deuten seien. Dass solche ächte Einschaltungen vorkommen, scheint mir übrigens keinem Zweifel zu unterliegen. Zwar stösst die Voraussetzung intercalarer Blattbildung bei den Morphologen bekanntlich auf Widerspruch; indess halte ich die Einwände, welche von dieser Seite gemacht werden, nicht für stichhaltig. Ohne diesfalls auf weitläufige Erörterungen einzugehen, glaube ich doch die hauptsächlichsten Gründe, auf welche die oben ausgesprochene Anschauung sich stützt, kurz andeuten zu sollen. Es sind folgende:

- 1) Die Stauchung der Axe lässt manche Besonderheiten in Bezug auf Organbildung zum Voraus erwarten. Es ist deshalb nicht gerechtfertigt, das Wachsthumsgesetz der vegetativen Zweige ohne Weiteres auf den Blüthenspross zu übertragen. Genau genommen, ist das auch gar nicht möglich, ohne mit feststehenden Thatsachen in Widerspruch zu gerathen. Denn jenes Gesetz, welches für Laubzweige ausnahmslose Gultigkeit hat, bezieht sich nicht bloss auf die acropetale Anlegung der seitlichen Organe, sondern auch auf die acropetale Ausbildung derselben; beide sind gleich constant und darum gleich charakteristisch. Eins von beiden muss nun aber in der Blüthe nothwendig aufgegeben werden, hier vielleicht das Eine und dort das Andere. Die angestrebte »Einheit der Auffassung « ist also schlechterdings nicht zu retten. Worin liegt nun der Unterschied? Halten wir uns an die directen Beobachtungen, so kommt zuweilen (z. B. bei den Petalen) eine Verzögerung der Ausbildung bei acropetalem Hervortreten unzweifelhaft vor, während in andern Fällen acrofugale Entwicklungsfolge bei gleichsinnig fortschreitender, also nicht verzögerter Ausbildung der Blatthöcker ebenso feststeht. Am nächsten liegt also wohl der Schluss, dass der Blüthenspross sowohl bezuglich der Anlegung als der Ausbildung seitlicher Organe sich anders verhalten kann als der vegetative.
- 2) Gibt man die verspätete Ausbildung einzelner acropetal angelegter Wirtel zu, so ist auch vom Standpunkte der phylogenetischen Betrachtungsweise gegen die Möglichkeit einer Umkehr in der Entstehungsfolge Nichts einzuwenden. Denn lässt man die Verzögerung in der Ausbildung sich allmälig steigern, so führt die Reihe der successiven Entwicklungszustände nothwendig durch Uebergänge hindurch, bei welchen der in der Ausbildung verzögerte Wirtel sich noch im Stadium der ersten Zelltheilungen befindet, während vielleicht der zweit- oder drittfolgende schon in deutlichen Höckern nach aussen vorspringt. Man braucht jetzt nur noch einen Schritt weiter zu gehen, um die langsamere Ausbildung auf den Nullpunkt herunterzudrücken und so die Verzögerung mit Rücksicht auf die gewöhnliche Reihenfolge in Nichtanlegung, resp. in verspätete Anlegung überzuführen. Dieselben Ursachen; welche eine Verspätung der



Ausbildung bedingen, müssen hiernach im weitern Verlauf ihrer Wirksamkeit zur intercalaren Anlegung führen.

3) Auf das »centrifugale Dédoublement«, das man zur Erklärung der acrofugalen Entwicklungsfolge bei Capparis und Cistus herbeigezogen hat, brauche ich hier keine Rücksicht zu nehmen, da äusserlich wahrnehmbare Primordien bei den genannten Pflanzen nicht existiren. Es handelt sich also bloss um ein »ideales« Band. durch welches man die Staubgefässhöcker verknüpft; die Stellung der letztern wird dadurch nicht beeinflusst. Dasselbe gilt auch vom serialen Dédoublement der Blumenblätter.

Die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, welche über intercalare Sprossungen vorliegen, sind übrigens so mannigfacher Art, dass die Voraussetzung sehr verschiedenartiger Bedingungen bezüglich der Stellung eingeschalteter Kreise gerechtfertigt erscheint. Dabei ist allerdings zuzugeben, dass die strenge Durchführung der mechanischen Theorie in der Mehrzahl der einschlägigen Fälle noch eine viel genauere Kenntniss des Sachverhaltes voraussetzt, als sie zur Zeit möglich ist.

#### 3. Die Schwankungen im relativen Grössenverhältniss der Organe.

Das Verhältniss zwischen dem Durchmesser der seitlichen Organe und dem Gesammtumfang des Systems erfährt schon innerhalb der vegetativen Sphäre, wie oben gezeigt wurde, nicht unerhebliche Schwankungen, welche unter Umständen ein gegebenes Stellungsverhältniss in ein davon gänzlich verschiedenes überführen. Quirle gehen z. B. in Spiralen, Spiralstellungen nach 1, 1, ... in solche mit höhern Divergenzen oder in andere Reihen über etc. In der reproductiven Sphäre kommen natürlich solche Schwankungen ebenfalls vor, und sie erreichen namentlich am Blüthenspross zuweilen einen ganz aussergewöhnlichen Grad. Bald sind es die Glieder eines bestimmten Kreises, welche hier etwas grösser, dort etwas kleiner ausfallen und daher in wechselnder Anzahl auftreten, so z. B. die Staubgefässe von Scleranthus annuus und Portulaca oleracea\*), die Carpiden von Spiraea und Tetragonia expansa\*\*), die Kelch- und Krontheile von pelorischen, sowie von solchen normalen Blüthen, die gewöhnlich vier-, fünf- oder sechszählig, ausnahmsweise aber auch mehrzählig gebaut sind u. s. w. In andern Fällen ist es die auffallende Grössendifferenz zwischen den Elementen successiver Quirle, z. B. des Androeceums im Vergleich mit der Krone, welche das bis dahin eingehaltene Stellungsverhältniss modificirt, oft bis zur vollständigen Beseitigung bestimmter Anschlussfiguren. Wie schon früher bemerkt, hat man den Gesammteffect, den diese Schwankungen hervorbringen, häufig als Folge von Abortus und Dedoublement dargestellt, jedoch ohne für diese Auffassung die nöthigen Belege beizubringen: in manchen Fällen läuft thatsächlich die beliebte Darlegung des Bluthenbaues auf eine blosse Vorstellungsweise, auf ein Spielen mit dem »Grundplan« hinaus\*\*\*). Wir sprechen dem Abortus die ihm zukommende Bedeutung keineswegs ab und sehen eventuell auch im Dedoublement, als postgenitale Verzweigung gedacht,



<sup>\*)</sup> Vgl. PAYER, Organogénie, Taf. 70 und 68.

<sup>\*\*)</sup> Ebenda, Taf. 77.

<sup>\*\*\*)</sup> Neuere Morphologen (vgl. Eichler, Blüthendiagramme p. 11) geben allerdings eine originäre Variabilität in den Quirlzahlen zu, jedoch in der Regel nur da, wo sämmtliche Quirle, sofern sie gleichzählig sind, in übereinstimmender Weise variiren.

durchaus nichts Ungereimtes; aber wir verlangen, dass solche Voraussetzungen durch entwicklungsgeschichtliche oder vergleichend morphologische Thatsachen gestützt werden. Wo dergleichen Stützen nicht erhältlich sind, indem die Untersuchung stets nur negative Resultate liefert, da hat die Annahme einer Vermehrung oder Verminderung der Wirtelglieder nach Maassgabe des vorhandenen Raumes die grösste Wahrscheinlichkeit für sich, weil sich dieselbe den früher besprochenen Vorkommnissen in der vegetativen Region ungezwungen anschliesst und überhaupt nach Allem, was wir über Organbildung wissen, eine natürliche ist.

#### 4. Verwachsungen und Verzweigungen.

Beide kommen unzweifelhaft vor: die Verwachsungen einzelner Organe bekanntlich in allen Abstufungen, bis zuletzt kaum noch die äusserste Spitze auf die ursprünglich doppelte Anlage hinweist; die Verzweigungen gewöhnlich nur beim Androeceum und in der Art, dass auf einem gemeinsamen Primordium zahlreiche kleinere Höcker entstehen, von denen jeder zu einem Staubgefäss auswächst (Mesembryanthemum, Hypericum etc.). Diese Vorkommnisse bieten für die Theorie keinerlei Schwierigkeiten, da die Anordnung der ursprünglichen Höcker, welche für die Stellungsverhältnisse massgebend ist, mit der später eintretenden Verwachsung oder Verzögerung in keinem Zusammenhang steht. Schwieriger wird die Beurtheilung, wenn die Glieder eines Wirtels nicht bloss einzeln unter sich, sondern durchgehends und sogar mit benachbarten Wirteln verwachsen. Denn angenommen, die Verwachsung erstrecke sich auf Kelch, Krone und Androeceum, so bedingt sie die Bildung eines starken Ringwalls, an dem möglicher Weise jede Gliederung unterdrückt ist, so dass die Unterscheidung von einem ähnlich gestalteten Axenorgan unmöglich wird. Für die mechanische Betrachtung ist es aber keineswegs gleichgültig, ob die Anlegung der Blüthentheile in gewohnter Weise unter dem unmittelbaren Einfluss der vorhergehenden Blattgebilde, oder erst nachträglich auf der becherförmig ausgehöhlten Axe, d. h. unter veränderten mechanischen Bedingungen erfolgt. Im letztern Falle liegt sogar die Möglichkeit nahe, dass die Gesetze der Juxtaposition gar nicht mehr anwendbar sind. Ueberdies ist es recht wohl denkbar, dass die bezeichneten Verwachsungen (oder Verschmelzungen) sich mit dem Fehlschlagen einzelner Theile combiniren, wodurch die Sache noch mehr verwickelt wird.

Man wird nach diesen Erwägungen zugeben müssen, dass das Verständniss des Blüthenbaues zuweilen an Fragen geknüpft ist, die sich so leicht nicht beantworten lassen. Die Entwicklungsgeschichte liefert zwar manche wichtige Anhaltspunkte; allein so lange sie nicht über die Höcker und Ringwülste hinausgekommen, lässt sie uns gerade in den Principienfragen oft vollständig im Stich. So z. B. bei den Primulaceen und Plumbagineen. In dieser Beziehung scheint mir die umsichtige Vergleichung grösserer Formenkreise noch bessere und weitergehende Aufschlüsse darzubieten.

### 5. Zygomorphie.

Soweit die zygomorphe Ausbildung der Blüthen bloss Verwachsungen, Fehlschlagen u. dgl. bewirkt, sind die dadurch herbeigeführten Störungen im Vorhergehenden inbegriffen. Es bleibt aber noch eine weitere Folge zu besprechen übrig, die zwar nur Schwendener, mech. Theorie d. Blattstellungen.

Digitized by Google

selten deutlich zur Erscheinung kommt, aber nichtsdestoweniger als geometrische Nothwendigkeit zu betrachten ist: es ist das der symmetrische Verlauf der Contact-linien auf der rechten und linken Seite der Halbirungsebene. Bekanntlich ist die Entwicklungsfolge der Organe bei ausgeprägt zygomorphen Blüthen eine schief absteigende oder aufsteigende und dabei vollständig symmetrische. Es bilden sich also rechts und links von der Symmetrieebene gleichgeneigte schiefe Reihen, die sich in übereinstimmender Weise an die vorhergehenden anschliessen. Daraus folgt aber, dass das ganze Netzwerk der sich kreuzenden Parastichen symmetrisch angelegt wird, dergestalt, dass die Anordnung der Blüthentheile von der gewöhnlichen Stellung vegetativer Organe abweicht und mit derjenigen der Fisch- oder Reptilienschuppen übereinstimmt, wo die schiefen Reihen der rechten und linken Körperhälfte ebenfalls gleiche Neigung haben. Hier wie dort ist die Zeichnung der einen Seite gleichsam das Spiegelbild der andern. Dergleichen Stellungen begegnet man namentlich da, wo gleichartige Sprossungen in grösserer Anzahl zur Entwicklung kommen, so z. B. im Androeceum zygomorpher Ranunculaceen und Lecythideen.

Die Zygomorphie kann natürlich auch bei vegetativen Zweigen symmetrische Stellungen herbeiführen, und streng genommen gehören die meisten bilateralen Stammorgane hieher. Beispiele mit relativ kleinen Blättern, wo die in Rede stehende Reihenbildung deutlich zu sehen wäre, wüsste ich indessen ausser der von Naumann\*) erwähnten, vermuthlich unrichtig gedeuteten Sigillaria nicht zu nennen.

## Zweites Capitel.

## Normale Erscheinungen.

Nachdem wir im Vorhergehenden auf die Umstände hingewiesen, welche die Stellungsverhältnisse des Blüthensprosses verwickeln und oft vollständig umgestalten, mag es am Platze sein, nun auch die andere Seite hervorzuheben und speziell auf einzelne Punkte einzugehen, die auf den ersten Blick als Besonderheiten der Blüthenregion erscheinen mögen, jedoch bei genauerer Betrachtung sich als Wiederholungen der am vegetativen Spross beobachteten Vorkommnisse oder als naturgemässe Folgen eingetretener Formveränderungen herausstellen.

## 1. Anschluss der Blüthenphyllome.

Dass die Blattgebilde der Blumenhulle sich an die vorhergehenden nach denselben mechanischen Regeln anschliessen, die wir oben für die vegetative Region aufgestellt haben, ist in manchen Fällen überaus leicht zu constatiren, da hier die eintretenden Stellungsänderungen nicht bloss normal, sondern auch sehr geringfügig, zuweilen sogar Null sind. So z. B. bei Paris quadrifolia unter den Monocotylen und bei den zahlreichen endständigen Blüthen der Dicotylen, deren Kelchblätter die



<sup>\*;</sup> Ueber den Quincunx, p. 74.

decussirte oder spiralige Stellung der vorausgehenden Hochblätter fortsetzen. Häufiger findet allerdings eine ziemlich weitgehende Stellungsänderung statt, bald ein plötzlicher Uebergang von der Spirale zum Quirl, bald eine sprungweise Aenderung der Divergenzen. Allein nach dem, was oben über den Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellung und über das Kleinerwerden der Organe gesagt wurde, liegt auch hierin nichts Befremdliches. Die vegetative Region bietet ähnliche Uebergänge in Fulle dar. So folgen z. B. an den blühenden Stengeln von Canna indica auf die zweizeiligen Laubblätter die kleineren Hochblätter mit 4 Stellung, und ähnliche Aenderungen der Divergenz kommen auch bei Hedychium Gardnerianum und andern Monocotylen, ferner an den Jahrestrieben von Onobrychis sativa, Spiraea Ulmaria, Rubus saxatilis etc. vor\*). Andererseits sind die Bedingungen der Wirtelbildung im Anschluss an Spiralen, wie wir gesehen haben, sehr einfacher Natur. Eine kleine Grössenzunahme führt z. B. die 3-Stellung in zweizählige, eine entsprechende Grössenabnahme in dreizählige alternirende Wirtel über, und ebenso einfach vollzieht sich jede beliebige Vermehrung oder Verminderung der Längsreihen um Eins. Auch die Auflagerung eines nahezu regelmässigen fünfgliedrigen Wirtels auf den letzten Umlauf einer 3-Spirale, und zwar mit Alternation der Elemente, ist ohne Weiteres verständlich, sobald man die letzten spiralig gestellten Organe in der Anlage etwas kleiner voraussetzt als die vorhergehenden, oder ihre Abstände entsprechend variiren lässt. Der Anschluss findet alsdann nach dem Schema Fig. 82, Taf. XIV statt, in welchem die Blätter der letzten Spiralwindung mit 1 bis 5, die Wirtelglieder mit w und die Hochblätter (durch Streckung des Stengels ausser Contact gedacht) mit br bezeichnet sind. Solche Anschlüsse kommen zuweilen zwischen Kelch und Involucralblättern, namentlich aber zwischen Kelch und Corolle häufig vor. Dreizählige Wirtel oder entsprechende stark niedergedrückte Spiralwindungen, welche auf 4-Stellung folgen, orientiren sich naturgemäss so, dass das erste unpaare Wirtelglied dem vorhergehenden Blatt opponirt steht. Folgt ein solcher Wirtel auf gekreuzte Blattpaare, so steht in analoger Weise das unpaare Glied rechtwinklig zum vorausgehenden Paar.

Bezüglich der Reihenfolge der Phyllome auf stark niedergedrückten Spiralwindungen mag übrigens an das erinnert werden, was sich uns oben hierüber ergeben hat. Es ist bei vollständig regelmässigem Aufbau naturgemäss, dass die Anlegung der Phyllome, z. B. der Kelchblätter, auf der Einerzeile in acropetaler Folge stattfindet. Da indess Abweichungen von der strengen Regelmässigkeit keineswegs selten sind, so leuchtet ohne Weiteres ein, dass das bedingungslose Festhalten an der »genetischen « Spirale hier ebenso wenig motivirt erscheint, wie für die Inflorescenzen und die vegetative Region \*\*).

Die seitenständigen Blüthensprosse verhalten sich im Wesentlichen wie blattwinkelständige Laubtriebe. Dementsprechend finden wir bei einer grossen Anzahl von Monocotylen das adossirte Vorblatt wieder, das auch für die vegetativen Zweige charakteristisch ist, und wenn ein dreizähliger Quirl von Blüthenphyllomen darauf folgt, so orientirt er sich nach der oben gegebenen Regel. Andere Monocotylen zeigen dagegen an sämmtlichen Axillarzweigen je ein seitliches Vorblatt und stimmen hierin mit vereinzelten Dicotylen überein. Der Anschluss eines dreizähligen Blüthenquirls geschieht

<sup>\*)</sup> Nach WYDLER in Flora 1860, p. 88, 117, 122 etc.

<sup>\*\*)</sup> EICHLER, Blüthendiagramme, I. p. 29, hält an der wahrhaft genetischen Kelchspirale fest.

alsdann in der Art, dass der unpaare Kelchtheil auf dem Radius des geringsten Widerstandes, also dem Vorblatt opponirt steht, und wenn die Entwicklungsfolge der Quirlelemente sich als eine spiralige herausstellt, wie z. B. bei Lilium, so ist die Wendung der Spirale, wie sich bei dem auch sonst vorwiegenden Einfluss des Tragblattes erwarten lässt, mit Rücksicht auf den Weg vom zweiten zum dritten Blatt fast durchgehends hintumläufig. Bei einigen wenigen monocotylen Blüthen endlich tritt zu dem einen seitlichen Vorblatt noch ein zweites hinzu, welches mit jenem ein quer gestelltes Paar bildet (Amaryllideen), — bekanntlich der bei Dicotylen in der Laub- und Blüthenregion häufigste Fall. Daneben kommt es freilich auch vor, dass das erste Blatt axillärer Laubtriebe oder Rhizome adossirt oder seitlich steht, während der vorblattlose Blüthenspross an der nämlichen Pflanze mit dem äussern Quirl des Perianthiums beginnt, so z. B. bei den Orchideen und Melanthaceen. Genauer betrachtet, bietet übrigens dieser Anschluss keinerlei Schwierigkeiten; denn wie bei terminalen Bluthen der erste dreizählige Quirl sich häufig an zwei alternirende Hochblätter anreiht, wobei das unpaare Glied über dem untern Hochblatt steht (Juncaceen, Irideen, Philesiaceen), so steht hier derselbe Quirl zwischen Mutterspross und Tragblatt, welche zusammen die mechanische Rolle der beiden Hochblätter tibernehmen. Das unpaare Kelchblatt fällt auch hier in die Medianebene, und zwar nach Analogie der Terminalblüthen voraussichtlich auf die Seite des geringern Widerstandes; es ist thatsächlich in den meisten Fällen dem relativ schwachen Tragblatt superponirt (Restiaceen, Melanthaceen, Juncaceen [zum Theil], Orchideen, Juncagineen)\*).

Die Anschlussformen der Dicotylenblüthen sind im Vorstehenden bereits angedeutet. In der grossen Mehrzahl der Fälle finden wir hier zwei Vorblätter, welche quer zur Mediane gestellt und bald in gleicher, bald in ungleicher Höhe inserirt sind. Darin und in der mehr oder weniger ausgesprochenen Convergenz nach hinten oder nach vorn — je nach den Druckverhältnissen — stimmen die Blüthensprosse mit dem Normalverhalten vegetativer Zweige überein. Ebenso in der Decussation der Blattpaare ächt vierzähliger Kelche\*\*), und bei spiraliger Anordnung in der Stellung des dritten Blattes oder, was dasselbe bedeutet, des ersten Kelchtheils, welcher augenscheinlich auch hier auf die Seite des geringern Widerstandes fällt. In der vegetativen Region war dies gewöhnlich die dem Tragblätt zugewendete Seite, seltener die entgegengesetzte; am Blüthenspross wird diese Regel voraussichtlich noch allgemeinere Geltung erhalten, weil die Tragblätter relativ schwächer sind. Und so ist es in der That. Man kennt nur wenige Fälle, wo das erste Kelchblatt auf die Seite des Muttersprosses zu liegen kommt, der Anschluss also ein hintumläufiger ist (Lobeliaceenstellung)\*\*\*\*). Weit-



<sup>\*)</sup> In gleicher Weise können auch blattwinkelständige Blüthensprosse mit adossirtem Vorblatt verglichen werden mit Terminalblüthen. Das Tragblatt entspricht mechanisch der untern, das adossirte Vorblatt der obern Bractee, und der unpaare Kelchtheil ist daher gewöhnlich dem Tragblatt zugewendet. So z. B. bei den seitlichen Blüthen der Irideen und im theoretischen Diagramm der Grasblüthe.

<sup>\*\*)</sup> Pseudotetramere Kelche erklären sich durch Fehlschlagen eines obern Blattes oder durch Verwachsung zweier paarig nach oben stehender Blätter (vgl. Braun, Bot. Ztg. 1875, p. 308).

<sup>\*\*\*)</sup> Hieher gehören z.B. die Rhodoraceen, Jasminum (nicht constant), Elatine hexandra (nach Eichler, Blüthendiagr. I. p. 27), Erythraea, Aizoon, Vitis, Tribulus (nach Wydler in Flora 1851, p. 300), Logania neriifolia (nach Bureau cit. von Eichler).

aus die meisten Blüthenzweige, sowohl die gewöhnlichen mit fünfzähligen, wie die selteneren mit dreizähligen Blüthen (Laurineen etc.) sind vornumläufig.

Bleibt das eine der beiden Vorblätter in der Entwicklung bis zum vollständigen Schwinden zurück (Abortus im oben bezeichneten Sinne), so wird dadurch begreiflicher Weise die Stellung der Kelchtheile in keiner Weise alterirt. Ist dagegen typisch nur ein seitliches Vorblatt vorhanden, so stellen die zwei ersten Kelchb<sup>l</sup>ätter das zweite und dritte Phyllom am Blüthenspross dar und erhalten somit auch die diesen Nummern zukommende Stellung. Das erste Kelchblatt fällt demzufolge auf die dem Vorblatt opponirte Seite, wobei es natürlich nicht immer genau rechts oder links zu stehen braucht; das folgende, also das dritte am Spross, ist in den wenigen hieher gehörigen Fällen dem Tragblatt stets zugewendet. Die betreffenden Blüthenzweige sind also vornumläufig, wie es bei den Dicotylen, zumal in der Blüthenregion, Regel ist. -Es kommt vor, dass bei sonst typischer Anwesenheit zweier Vorblätter das obere ausnahmsweise in den Kelch einrückt und zum ersten Sepalum wird, dessen Stellung alsdann derjenigen eines zweiten Vorblattes entspricht. Auf der andern Seite hat man aber auch beobachtet, dass zu den zwei typischen Vorblättern gelegentlich noch ein drittes hinzutritt, welches die sonst dem ersten Kelchblatt zufallende Stellung einnimmt; so z. B. bei Pentstemon\*). Solche Thatsachen zeigen deutlich, dass für die Stellungsverhältnisse am Blüthenspross unter den gegebenen Druckverhältnissen nicht die Kelch- oder Vorblattnatur der Phyllome, sondern einzig und allein deren Nummer und relative Grösse massgebend ist. Dies der Grund, weshalb ich die Ausdrücke vorn- und hintumläufig durchweg in demselben Sinne anwende \*\*), was sich übrigens für die mechanische Betrachtung so zu sagen von selbst versteht; denn die Mechanik hat es bloss mit der körperlichen Erscheinung der Organe zu thun, unbekummert darum, welche Namen sie in der beschreibenden Botanik erhalten haben.

Betrachten wir endlich noch die wenigen Fälle, wo die Vorblätter typisch fehlen (Primulaceen, Myoporum, Reseda, Myricaria germanica), so finden wir naturgemäss die beiden ersten Kelchblätter an deren Stelle, und das dritte Blatt der Spirale steht abermals — in Uebereinstimmung mit der herrschenden Regel — auf der Seite des Tragblattes. Zweigliedrige Kelchquirle sind aus denselben Gründen stets quer gestellt, ächt-viergliedrige also orthogonal; dreigliedrige müssten das unpaare Blatt nach vorn wenden.

Stellen wir die wichtigsten Vorkommnisse bezüglich der seitenständigen Blüthenzweige zusammen, so erhalten wir bei Weglassung der leicht verständlichen dimeren oder tetrameren Blüthen folgende Uebersicht.

a) Für die Monocotylen mit adossirtem Vorblatt. Der anschliessende dreizählige Quirl zeigt dieselbe Orientirung wie bei Terminalblüthen, denen zwei alternirende Hochblätter vorausgehen. Dem obersten dieser Hochblätter entspricht das Vorblatt, dem vorhergehenden das Tragblatt. Der erste (unpaare) Kelchtheil steht dem vorausgehenden Phyllom opponirt; sein Bildungsheerd fällt bei Terminalblüthen unzweifelhaft in den Radius des geringsten Widerstandes, welche Beziehung sich per Analogie auf die Seitenblüthen übertragen lässt. So bei den Irideen. Vorn- und Hintumläufigkeit fällt hier ausser Betracht.



<sup>\*)</sup> Nach Wydler in Flora 1851, p. 247, 411 und Taf. IV Fig. S.

<sup>\*\*)</sup> Im Gegensatz zu Eichler und andern Morphologen.

- b) Für die Monocotylen mit einem seitlichen Vorblatt. Das genetisch erste Glied des anschliessenden dreizähligen Wirtels fällt, wie im vorhergehenden Fall, auf die dem Vorblatt opponirte Seite. Wo die Entwicklung der Wirtelglieder in spiraliger Folge statt hat, fällt das zweite Glied - also das dritte Phyllom am Spross — unter dem vorwiegenden Drucke des Tragblattes schräg nach hinten. Die Blüthe ist hiernach hintumläufig. So bei manchen Liliaceen, Commelynaceen, Dioscoreen; ferner bei einigen Smilacoideen, Haemodoraceen, den Secundanblüthen von Canna (wo das dritte Phyllom, d. h. das zweite Kelchblatt übrigens ziemlich genau über das Vorblatt zu stehen kommt) und von einigen Amaryllideen. — Eine Ausnahme von dieser Regel bilden die Primanblüthen von Canna\*), wo das zweite Kelchblatt nach vorn fällt. Hiernach ist der Widerstand des Tragblattes schwächer als der des Stammes. Damit stimmt überein, dass das Vorblatt der Secundanblüthe, welches ungefähr unter gleichen Druckverhältnissen entsteht, ebenfalls auf die Vorderseite, also neben das bezeichnete Kelchblatt fällt. Für die folgenden Phyllome dieser Blüthe ist zu berücksichtigen, dass Deck- und Vorblatt derselben durch das an der Hauptaxe stehende Stützblatt verstärkt werden, was die Abweichung in der Kelchstellung begreiflich macht.
- e) Für die Monocotylen mit zwei seitlichen Vorblättern. Hier sind drei Fälle zu unterscheiden. Bei den Primanblüthen der Alstroemerien und der Amaryllideen fällt der genetisch erste Kelchtheil, das dritte Phyllom am Spross, schräg nach hinten. Die Fortsetzung der Kelchspirale nach rückwärts bis zum zweiten Vorblatt (β) führt vorn herum; da jedoch der resultirende Divergenzwinkel 180° übersteigt, so leuchtet ein, dass die Zweigspirale entweder erst mit dem dritten Phyllom (also dem ersten Kelchblatt) einsetzt oder aber vorher mit entgegengesetzter Wendung zu construiren ist. Massgebend bleibt, dass das dritte Blatt nach hinten fällt: der Spross ist also wiederum hintumläufig, oder, wie man vielleicht hier treffender sagen könnte, hintanschliessend (nämlich mit Rücksicht auf das dritte Blatt). — Eine neutrale Stellung nimmt sodann das erste Kelchblatt bei Elodea canadensis ein, indem es genau über dem ersten Vorblatt steht\*\*). Diese Stellung stimmt mit der sub a) erwähnten terminaler Blüthen überein, beweist also, dass Tragblatt und Mutterspross keinen oder aber gleichen Einfluss üben. - Schräg nach vorn gedrängt erscheint endlich das dritte Blatt des Sprosses (d. h. der erste Kelchtheil) bei einigen Dracaenen. Dieser Umschlag kann uns im Hinblick auf die äussere Erscheinung der Tragblätter nicht auffallen. Bei den Amaryllideen und Alstroemerien sind dieselben scheidig oder doch relativ stark; es lässt sich erwarten, dass sie dem Stamm gegenüber, wie es bei Monocotylen häufig ist, das Uebergewicht behaupten \*\*\*). In der rispigen Inflorescenz der Dracaenen dagegen sind die Deckblätter bekanntlich klein, zuweilen sogar sehr klein oder ganz unterdrückt;), also im Allgemeinen mehr mit denen dicotyler Gewächse übereinstimmend. Dementsprechend zeigt denn auch das dritte Blatt dieselbe Stellung, wie bei der grossen Mehrzahl der Dicotylen.



<sup>\*)</sup> Nach Eichler, l. c. pag. 172.

<sup>\*\*)</sup> Das Nähere bei Eichler, Blüthendiagramme 1 p. 92.

<sup>\*\*\*)</sup> Diess scheint auch noch bei den Primanblüthen von Tamus communis, welche ausnahmsweise zwei Vorblätter besitzen, der Fall zu sein (vgl. Wydler in Flora 1863, p. 102).

<sup>†)</sup> Vgl. z. B. Dracaena elliptica in Bot. Mag. 1854 Taf. 4787, und Dracaena cernua in Jacquin Hort. Schönbr. I. 96.

- d) Für die Monocotylen ohne Vorblatt. Der genetisch erste Kelchtheil steht weitaus am häufigsten median nach vorn, wo bei der Kleinheit der Deckblätter der geringere Widerstand zu erwarten ist. So bei den köpfchenblüthigen Juncaceen, den Melanthaceen, Restiaceen, Bromeliaceen, Orchideen, Juncagineen, ferner bei Musa, Neuwiedia u. a.
- e) Für die Dicotylen mit zwei Vorblättern. Das erste Kelchblatt fällt fast durchgehends auf die Vorderseite, wie bei der Kleinheit der Deckblätter vorauszusehen. Ausnahmen bei den Lobeliaceen etc. (s. oben), zum Theil zweifellos in Folge stärkerer Ausbildung der Deckblätter.
- f) Für die Dicotylen mit einem seitlichen Vorblatt. Der erste Kelchtheil nimmt die Stelle eines zweiten Vorblattes ein, indess der zweite Kelchtheil (das dritte Phyllom am Spross) schräg nach vorn zu stehen kommt. Der Spross ist also wie gewöhnlich vornumläufig, d. h. das dritte Blatt vornanschliessend. So bei Ranunculus Lingua, auricomus u. a., sowie in den Fällen, wo ausnahmsweise das zweite Vorblatt in den Kelch einrückt.
- g) Für die Dicotylen ohne Vorblatt. Die beiden ersten Kelchblätter stehen rechts und links, wie in andern Fällen die Vorblätter; das dritte fällt median nach vorn.

Was nun noch die Frage betrifft, welche Stellung das dritte Blatt, sofern es nicht in die Mediane fällt, mit Rücksicht auf Rechts oder Links einnehme, so kommt es vor Allem darauf an, ob in diesem Betreff constante Beziehungen obwalten. Bei adossirtem Vorblatt ist das gewöhnlich nicht der Fall, indem das dritte Blatt, wie es die symmetrische Anordnung verlangt, bloss durch zufällige und unmerkliche Einflüsse bald nach rechts, bald nach links zu liegen kommt. Ist dagegen ein seitliches Vorblatt vorhanden, so fällt das zweite Kelchblatt nothwendig in dessen Nähe, somit nie auf die entgegengesetzte Seite; höchstens und nur zuweilen zeigt es Medianstellung. Gehen endlich zwei Vorblätter den Kelchtheilen voraus, so ist wohl zu unterscheiden, ob sie in gleicher Höhe gepaart, oder aber vereinzelt in ungleicher Höhe inserirt sind. Im letztern Fall kommt das erste Kelchblatt selbstverständlich auf die Seite des ersten Vorblatts zu stehen; im ersten dagegen liegt in der Stellung selbst kein maassgebendes Moment: der Ausschlag wird eventuell bloss durch die vorkommenden Abweichungen von der Symmetrie gegeben (vgl. pag. 100). Dasselbe gilt für die Vorblätter unter sich, sofern die Verschiebung nach hinten oder nach vorn eine ungleiche ist.

Es kann nach alledem keinem Zweifel unterliegen, dass beim Anschluss der Blüthe in allen wesentlichen Punkten die Stellungsverhältnisse und Stellungsänderungen wiederkehren, die wir oben an vegetativen Zweigen kennen gelernt haben. Phylogenetisch betrachtet, ist ja auch die Blüthe nichts anderes als ein metamorphosirter Spross, wobei die Metamorphose — abgesehen von der Bildung der Fortpflanzungszellen — namentlich auch darauf abzielte, die Zahl der Blätter ausserhalb der eigentlichen Hülle auf ein immer kleiner werdendes Minimum herabzudrücken. In manchen Fällen ist das Grenzstadium der typischen Vorblättlosigkeit bereits erreicht, in andern deutet wenigstens das Zurücktreten der Vorblätter unter Wahrung ihres Einflusses auf die Stellungsverhältnisse das Fortschreiten der Metamorphose an. Daneben gibt es allerdings hin und wieder auch Blüthenzweige, denen eine grössere Anzahl von Hochblättern erhalten blieb, und andere, welche eine aussergewöhnliche Fülle von Blattorganen in das Perianthium aufgenommen haben.



#### 2. Stellungen innerhalb der Blüthe.

Es mag hier zunächst hervorgehoben werden, dass die Unterscheidung spiraliger und quirliger Stellungen, die bei grössern und gleichmässiger construirten Organsystemen in aller Schärfe durchführbar ist, unter den in der Blüthe gegebenen Verhältnissen nicht selten ihre sonst so sichere Basis verliert. Denn erstens bringt es die aussergewöhnliche Stauchung der Axe mit sich, dass die successiven Windungen der Spirale in hohem Maass genähert und niedergedrückt sind, und zweitens hat das intercalare Wachsthum des Blüthenbodens die weitere Wirkung, dass die einem folgenden Umlauf entsprechenden Organe sich zwischen die vorhergehenden einschieben und mit diesen in nahezu gleicher Entfernung vom Scheitel alterniren. Die beiden Spiralwindungen gewähren jetzt das Bild eines nahezu regelmässigen Quirls, und nur die successive Entstehung der Organe, beispielsweise nach 1 oder 1, deutet auf das ursprüngliche Bildungsgesetz. Kommen noch anderweitige Störungen hinzu, wie z. B. einseitiger Druck benachbarter Organe, Neigung zur Symmetrie u. s. w., so wird nicht selten auch die acropetale Entwicklungsfolge auf der Einerzeile alterirt und damit das letzte sichere Kennzeichen mehr oder weniger verwischt. Quirle und Spiralen sind alsdann nicht mehr durch unmittelbare Beobachtung zu erkennen und zu unterscheiden; die Entwicklungsgeschichte lässt uns also vollständig im Stich, und da auch die Zahlenverhältnisse keinerlei Aufschluss gewähren, so bleibt als letztes Refugium nur noch die Betrachtungsweise der vergleichenden Morphologie.

Uebrigens ist wohl zu beachten, dass Quirl und Spirale nicht etwa als Urbilder betrachtet werden dürfen, welche die Pflanze bei Anlegung der Organe zu verwirklichen strebte. Das Studium geeigneter Objecte aus der vegetativen Region hat uns im Gegentheil zur Ueberzeugung geführt, dass der letzte, d. h. der einstweilen nicht weiter zurückführbare Grund der Stellungsverhältnisse überhaupt nicht in vorausbestimmten räumlichen Beziehungen, sondern einzig und allein in der relativen Grösse der Organe und deren Schwankungen zu suchen ist. Das ist das Ursprüngliche, morphologisch Gegebene, aus dem die beobachteten Stellungen sich mechanisch ableiten lassen. Der Blüthenspross macht hievon keine Ausnahme, er bietet bloss eine grössere Mannigfaltigkeit der Abstufungsweisen. Häufig genug bewegen sich die Schwankungen im Grössenverhältniss zwischen ähnlichen Grenzwerthen wie in der Laubregion. Wir sehen z. B., dass ein und dieselbe Pflanze ihre Blumenhüllen bald nach zwei- oder dreizähligen Quirlen, bald nach der einem mittlern Grössenverhältniss entsprechenden ? Spirale aufbaut (Berberis, Sabia etc.) u. dgl., - Stellungen, die wir oben als unmittelbar benachbarte kennen gelernt haben. Daneben spielt freilich auch der sprungweise Uebergang von grossen zu kleinen Organen und umgekehrt, von dem ebenfalls schon auf p. 78 mit spezieller Berücksichtigung der Blüthen die Rede war, eine bedeutende Rolle, die schon zu manchen künstlichen Deutungen Veranlassung gegeben hat.

Im Anschluss an den so eben berührten Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellung mag noch die Bemerkung am Platze sein, dass solche Erscheinungen das Verständniss einer Blüthe wesentlich erleichtern. In Fällen, wie sie bei Berberis und Sabia vorliegen, ergibt sich hieraus die theoretische Construction der fünfzähligen Blüthen von selbst. Es leuchtet ein, dass hier Kelch, Krone und Androeceum je zwei Umläufe mit einer continuirlichen  $\frac{2}{3}$  Spirale in Anspruch nehmen und daher nicht als



superponirte Quirle gedeutet werden können\*). Die Möglichkeit, dass die nämliche Auffassung noch in manchen andern Fällen, wo ein Wechsel der Fünfzahl mit der Zwei- und Dreizahl bis jetzt nicht beobachtet wurde, ihre Berechtigung haben möchte, lässt sich demnach nicht von der Hand weisen; doch ist a priori die beliebte Annahme eines abortirten Quirls zur Erklärung der Superposition allerdings ebenso nahe liegend. Zuweilen, jedoch im Ganzen genommen selten, mag auch das seriale Dedoublement in Betracht zu ziehen sein, oder die sternförmig gelappte Querschnittsform des Blüthenbodens. Es wird also in einem gegebenen Falle immer darauf ankommen, durch vergleichend morphologische Studien die Anhaltspunkte zu gewinnen, welche die eine oder die andere Erklärungsweise ausschliessen. So scheint mir z. B. die Voraussetzung einer fehlgeschlagenen Krone bei den Chenopodiaceen nicht ganz unmotivirt (obschon die zweizähligen Blüthen mit gekreuzten Wirteln eher dagegen sprechen), während die fünfzähligen Urticinen, die Ampelideen und Rhamneen für analoge Voraussetzungen nur wenig Boden gewähren. Bei Vitis vinifera fällt wahrscheinlich auch der Umstand ins Gewicht, dass der Blüthenboden auf den Radien der fünf Krontheile nach aussen vorspringt, so dass bei der Anlegung der Staubgefässe die tiefsten Punkte des blattbildenden Scheitels möglicher Weise in die nämlichen Radien fallen \*\*).

Ausser dem Wechsel zwischen Quirl- und Spiralstellungen finden sich in der Blüthe noch Uebergänge anderer Art, denen man an Laubtrieben, ausser etwa an Zweiganfängen, selten begegnet: ich meine die für Cruciferen und verschiedene andere Familien typische Alternation einer vierzähligen Blumenkrone mit dem zwar gleichzähligen, aber aus zwei decussirten Blattpaaren bestehenden Kelch, sowie die analogen Anschlüsse, welche hin und wieder auch zwischen Krone und Androeceum oder zwischen diesem und den Carpiden vorkommen\*\*\*). Solche Anschlussformen setzen nach mechanischer Auffassung nichts weiter voraus, als dass die gekreuzten dimeren Quirle sich hinlänglich nähern; die nun folgenden Organe legen sich alsdann von selbst in die Lücken zwischen dieselben (Fig. 79, Taf. XIV), und zwar wird diese alternirende Auflagerung um so früher möglich sein, je kleiner die neuhinzukommenden Anlagen. In unserer Figur ist deshalb, der Deutlichkeit zu lieb, eine ziemlich starke Grössenabnahme vorausgesetzt. Eine solche Auflagerung hat nun aber bei regelmässigem Aufbau die nothwendige Folge, dass die Abstände der vier obern Anlagen alternirend grösser und kleiner sind, grösser über den Elementen des obern, kleiner über denen des untern Zweierquirls (s. die Figur). Bei der Cruciferenblüthe, wo der äussere Kelchquirl median und der innere transversal steht; müssten folglich die diagonal gestellten Petala stets paarweise nach vorn und hinten gegen die



<sup>\*)</sup> EICHLER (Blüthendiagramme I. p. 17) kommt in gewissem Sinne zu einem übereinstimmenden Resultat; doch kann ich mich mit der Formulirung desselben nicht einverstanden erklären. Es liegt absolut kein Grund vor, eine  $\frac{2}{5}$  Spirale mit zwei Umläufen als eine Combination von zwei Quirlen, einem dreizähligen und einem zweizähligen, aufzufassen. Was sodann EICHLER, der doch die ächten Quirle nicht als niedergedrückte Spiralen betrachtet, mit der genetischen Divergenz quirlständiger Blätter eigentlich bezeichnen will (Anmerkung p. 17), ist mir völlig unklar. Dieser Ausdruck hat für mich nur vom Standpunkt der Spiraltheorie aus betrachtet einen klaren Sinn.

<sup>\*\*)</sup> Vgl. PAYER, Organogénie, Taf. 34 Fig. 7.

<sup>\*\*\*)</sup> Weitere Beispiele solcher Anschlüsse liefern: Laurus nobilis und Glaux maritima zwischen dem dimeren Perianth und dem Androeceum, Olea europaea und Cuscuta Epithymum (4zählige Blüthen) zwischen Kelch und Krone; desgleichen Gentiana, Swertia, Isonandra.

Mediane verschoben sein, wenn diese Verschiebungen nicht zuweilen durch Abweichungen anderer Art (ungleiches Verhalten der Kelchwirtel, Formveränderungen des Blüthenbodens etc.) verhindert oder auch in ihr Gegentheil umgewandelt würden. In dieser Hinsicht liefert sowohl die Entwicklungsgeschichte, als die Vergleichung fertiger Blüthen Beispiele der verschiedensten Art: hier die Petala paarweise nach hinten und vorn, dort in entgegengesetzter Richtung der Queraxe genähert, zuweilen auch in genau rechtwinkliger Stellung. — Lässt man in Gedanken die Niveaudifferenz zwischen den dimeren Kelchwirteln sich etwas vergrössern (Fig. 80), so werden natürlich die Lücken zwischen den obern Kelchtheilen entsprechend kleiner, endlich für die Aufnahme je zweier Kronblätter zu klein; die tetramere Krone wird alsdann wieder dimer, wie es z. B. bei den Oleaceen (Fraxinus dipetala) und ausnahmsweise auch bei Cruciferen\*) thatsächlich vorkommt. Es ist sogar möglich, dass dieses Stadium auf der einen Seite früher eintritt als auf der andern, so dass die Krone dreiblätterig wird. Man ersieht aus alledem, dass weder Spaltungen noch Verwachsungen nöthig sind, um die in Rede stehenden Variationen zu erklären.

Ein dritter Punkt, den wir hier kurz zu berühren haben, bezieht sieh auf die sogenannten obdiplostemonen Blüthen. So bezeichnet man bekanntlich Blüthen mit zwei Staubgefässkreisen, von denen der äussere dem Corollenquirl superponirt ist (Ericaceen, Rhodoraceen, Geraniaceen etc.). In den Augen der Morphologen ist das eine Störung der Alternation, welche nur durch Abortus oder durch seriales Dedoublement u. dgl. möglich wird: es muss entweder ein Kreis geschwunden oder neu hinzugekommen sein. Im Gegensatz hiezu ist durch Hofmeister eine andere Auffassung zur Geltung gekommen, wonach die Kronstaubfäden als nachträglich eingeschaltete Phyllome zu betrachten sind. Ob bei dieser Einschaltung die Bildungscentren der neuen Anlagen mit dem schon vorhandenen Staminalkreis auf gleiche Höhe oder etwas tiefer zu liegen kommen, ist ohne Belang; es hängt das einzig und allein von den Formveränderungen des wachsenden Blüthenbodens ab. Dieser Auffassung schliesse ich mich unbedingt an, weil sie in einer Reihe von Fällen den thatsächlichen Vorkommnissen unzweifelhaft entspricht und weil ich die Ueberzeugung gewonnen habe, dass die principiellen Bedenken, die dagegen erhoben wurden, nicht stichhaltig sind (vgl. oben p. 110). Für die mechanische Betrachtungsweise ist es übrigens einerlei, ob der intercalirte Staminalkreis, vom Standpunkt der Descendenztheorie betrachtet, neu hinzugekommen sei oder ursprünglich oberhalb der Kelchstaubfäden gestanden habe, um dann allmälig tiefer zu sinken. Hierüber ins Klare zu kommen, mag der comparativen Methode überlassen bleiben\*\*). Bei den Zygophylleen, wo die Kronstaubfäden paarweise vor den Petalen stehen, und in allen ähnlichen Fällen, liegt die Vermuthung nahe, dass diesen Paaren phylogenetisch ein einziges Staubgefäss vorausgegangen sei. Ebenso ist anzunehmen, dass wo im Verlaufe der Descendenzreihen die zehn Staubgefässe wieder auf fünf reducirt wurden, der Abortus bald den innern und bald den äussern Quirl getroffen habe. Möglich, dass der epipetale Staubgefässkreis der Primulaceen u. a. darin seine Erklärung findet. Dass die Carpiden »obdiplostemoner«



<sup>\*)</sup> Vgl. Engler in Flora 1872, p. 449. Hier war die Verlängerung der Internodien augenfällig. Die zweispaltigen Blumenblätter der Fig. 6 auf Taf. IX scheinen mir auf Verschmelzung ursprünglich getrennter Anlagen hinzuweisen.

<sup>\*\*)</sup> Vgl. Celakovsky: Ueber den »eingeschalteten« epipetalen Staubgefässkreis. Flora 1875.

Blüthen mit den thatsächlich höher stehenden Kelchstaubfäden alterniren, ist mechanisch selbstverständlich.

Was viertens die Stellung polyadelpher Staubgefässe betrifft (Hypericum, Mesembryanthemum, Tilia etc.), so bildet natürlich jeder Primordialhöcker ein selbständiges Ganzes, gleichsam ein besonderes Receptaculum, auf welchem die Theilhöcker sich gesetzmässig und zwar in ähnlicher Weise gruppiren, wie etwa die Ovula auf den Placenten oder wie die Blüthenanlagen auf einem wenigblüthigen Compositenköpfchen. Aus jedem Primordium entwickelt sich also, unabhängig von den übrigen, ein kleines Organsystem. Soweit indess die benachbarten Theilsysteme sich unmittelbar berühren, wie z. B. bei Mesembryanthemum im untern Theil des Androeceums, bilden sie meist ein regelmässiges Gesammtsystem mit continuirlich verlaufenden Querreihen. Es findet also eine ähnliche Verschmelzung genetisch getrennter Gruppen statt, wie wir sie schon bei Blüthen, die auf verschiedenen Axen, aber in gedrängter Anordnung inserirt sind (Scheinwirtel der Labiaten etc.), constatirt haben. Als Beispiel eines solchen Verhaltens sind in Fig. 81, Taf. XIV, zwei Staubgefässhöcker von Mesembryanthemum nach den Abbildungen Payer's (l. c. Taf. 80) in schematischer Weise wiedergegeben und die einzelnen Organe nach ihrer approximativen Entstehungsfolge numerirt; mit 1 sind also die zuerst hervortretenden Staubgefässe der beiden Primordien, mit 2 die etwas später angelegten bezeichnet, u. s. f.

Es kann vorkommen, dass die Primordien der Staubgefässbündel bei den verschiedenen Repräsentanten eines Verwandtschaftskreises sehr ungleich entwickelt sind. Während sie bei den einen halbkugelförmig nach aussen vorspringen, bevor die Theilhöcker sich zu bilden beginnen, erscheinen sie bei den andern mehr abgeplattet oder sehr schwach gewölbt, vom gemeinsamen Receptaculum kaum differenzirt. In solchen Fällen ist natürlich die Trennung der Staubgefässgruppen von Anfang an undeutlich oder doch weniger ausgeprägt, und man beobachtet bezüglich der Anschlussformen alle Uebergänge zwischen polyadelphen und isolirten Staubgefässen.

Endlich noch ein Wort über die Stellungsverhältnisse der Carpiden. Die gewöhnliche Alternation mit dem vorausgehenden Staubgefässkreis, wie man sie bei den isomeren Blüthen der Solaneen, Rhodoraceen, Sapoteen etc. beobachtet, entspricht der Norm und bedarf hier keiner Erklärung. Trimere Fruchtknoten orientiren sich naturgemäss so, dass der unpaare Theil median und zwar auf den Radius des kleineren Widerstandes, also voraussichtlich bald nach hinten und bald nach vorn fällt. Damit stimmen denn auch die thatsächlichen Stellungen überein; nur sind mir extreme Fälle, wo das Druckverhältniss zwischen Vorder- und Hinterseite sich mit einiger Sicherheit angeben liesse, allerdings nicht bekannt. Wo die Vorblätter stark entwickelt sind und überdiess auf ungleicher Höhe stehen, wird unter Umständen eine Drehung in der Weise stattfinden, dass das unpaare Carpid sich nach dem obern Vorblatt richtet und folglich auf die demselben opponirte Seite fällt (Amarantaceen?). Ebenso kann ein sechsgliedriger Staminalkreis in einer sonst pentameren Blüthe oder irgend eine ähnliche Abweichung für die Orientirung der Carpiden maassgebend sein. — Bei Zweizähligkeit des Fruchtknotens verlangt die Symmetrie Median- oder Querstellung der Carpiden. Denn wie auch die Druckverhältnisse im Blattwinkel sich gestalten, ob sie vorwiegend von Wachsthumsvorgängen an der Anheftungsstelle des Tragblattes oder einfach von der Druckoder Biegungsfestigkeit der anstossenden Theile (Tragblatt, Mutterspross und Vorblätter) abhängig seien: immer wird unter Voraussetzung symmetrischer Formen der



geringste Widerstand entweder in die Medianebene oder in die dazu rechtwinklige Transversalebene fallen. Nur wenn der Einfluss der Umgebung auf die Gestaltung der Blüthe Null wird, ist allerdings eine bestimmte Orientirung der Carpiden nicht vorauszusehen, sofern nicht die Stellungsverhältnisse in der Blüthe selbst, zumal im Androeceum, hiefür maassgebend sind. Ebenso leuchtet ein, dass wenn die Symmetrie durch besondere Umstände gestört ist, eine zur Medianebene schräge Orientirung mechanisch nothwendig wird. Soweit ist die Sachlage theoretisch klar. Die Beobachtung lehrt nun, dass die Medianstellung der Carpiden die weitaus vorherrschende ist; wir finden sie bei sämmtlichen Labiatifloren, dann bei den dimeren Caprifoliaceen, Rubiaceen und Campanulaceen, desgleichen bei den Lobeliaceen und Goodeniaceen, ferner bei den Ribesiaceen, Umbelliferen u. a. Die typische Querstellung ist hingegen ausserordentlich selten (Lythrum, Papaveraceen), überdies in manchen Fällen (Fumariaceen, Cruciferen) durch den vorherrschend dimeren Bau der Blüthen bedingt und dann eigentlich nicht hieher gehörig. Beide Stellungen constatiren übrigens den maassgebenden Einfluss der Umgebung; für die Medianstellung dürfte derselbe von den beiden Vorblättern ausgehen, denen man eine gewisse Bedeutung für die Formbildung der Blüthe jedenfalls nicht absprechen kann. — Zuweilen zeigt die nämliche Pflanze bald transversal und bald median gestellte Carpiden (Jasione, Vinca, Gentianeen), was offenbar beweist, dass der Ausschlag gebende Factor kein grosses Uebergewicht besitzt; hin und wieder kommen hiezu noch verschiedene Uebergangsstellungen, d. h. schräg gegen die Medianebene orientirte Carpiden, so z. B. bei Saxifraga und Vinca\*), - alles Schwankungen zufälliger Natur, mit denen theoretisch nicht viel anzufangen ist. Bei den Solancen wird jedoch diese Schrägstellung zur Norm; hier ist es deshalb am Platze, den Causalbeziehungen nachzuforschen.

Der Aufbau der Solaneen ist durch merkwürdige Verwachsungen charakterisirt, die ich hier im Allgemeinen als bekannt voraussetze. Ein spezieller Fall ist das Hinaufrücken des Tragblattes am Axillarspross bis zu dessen unterem Vorblatt, worauf die Bildung der »gepaarten « Blätter bei Petunia, Scopolia, Atropa etc. beruht. Ist z. B. I in Fig. 76, Taf. XIII ein Blüthenspross,  $\beta$  sein Tragblatt und  $\alpha'$   $\beta'$  seine zwei Vorblätter, so wächst  $\beta$  am Spross I hinauf und kommt mit  $\alpha'$  in gleiche Höhe zu stehen, während  $\beta'$  zum Tragblatt eines neuen Sprosses II wird und in gleicher Weise mit dem Vorblatt α" ein Paar bildet, u. s. f. Zu der Zeit, wo der Fruchtknoten am Blitthenspross I angelegt wird, steht der letztere unter dem Drucke von \( \beta \) und \( \alpha' \), weil diese in gleicher Höhe inserirt sind. Das zweite Vorblatt b' ist dagegen an seinem Axillarspross hinaufgewachsen und steht somit in einem höhern Niveau. Unter diesen Umständen verhalten sich die gepaarten Blätter  $\beta$  und  $\alpha'$  zusammen wie ein Blatt, und die Symmetrieebene des Druckes erfährt demgemäss eine Drehung im Sinne der Annäherung an die Mediane dieses einen Blattes, welche in obiger Figur durch den Pfeil angedeutet wird. In gleichem Sinne dreht sich natürlich auch die Symmetrieebene der Blüthe. Der Einfluss des zweiten Vorblattes  $\beta'$  braucht übrigens keineswegs Null zu sein; eine ausgesprochene Asymmetrie, wie sie jedenfalls immer vorhanden ist, genügt vollständig, um die Drehung herbeizuführen. Das Maass der letztern hängt offenbar nicht bloss von der ungleichen Wirkung der Vorblätter, sondern auch von der Lage



<sup>\*)</sup> Näheres über diese Variationen bei Eichler, Blüthendiagramme.

der Blüthentheile ab; denn nur unter dieser Voraussetzung ist es erklärlich, dass die Carpiden in die der Medianstellung nächstliegende Symmetrieebene fallen. Der Ausschlag der drehenden Kraft wurde zweifelsohne — so müssen wir uns die Sache vorstellen — bald etwas weiter, bald auch weniger weit reichen; allein die möglichen Einstellungsebenen sind durch die fünf Glieder der Blüthenquirle auf  $\frac{1}{10}$ ,  $\frac{2}{10}$ ,  $\frac{3}{10}$  . . . Abstand von der Mediane fixirt. Daher kommt es, dass die factische Drehung stets  $\frac{1}{10}$  des Umfangs beträgt.

Eine übereinstimmende Wirkung bringt ein zweiter Fall von Asymmetrie hervor, der bei Datura und Physalis zu den gewöhnlichen Vorkommnissen gehört. Hier ist die Verzweigung dichasisch; allein die Tragblätter  $\alpha$   $\beta$ ,  $\alpha'$   $\beta'$  . . . der successiven Sprosse wachsen an diesen bis zur nächsten Verzweigungsstelle hinauf, und die beiden Gabelzweige sind von ungleicher Stärke. Genauer betrachtet, ist dieser Wuchs nur wenig vom vorhergehenden verschieden. Der Zweig aus  $\beta$  erscheint hier wie dort als der geförderte; derjenige aus  $\alpha$  ist dagegen hier bloss gemindert, während er dort unterdrückt oder nur als Knospe vorhanden war. Der Unterschied ist also bloss ein gradueller. Dem entsprechend ist es auch in diesem zweiten Falle das untere oder  $\alpha$ -Vorblatt, welches durch seinen überwiegenden Einfluss die Symmetrieebene der Blüthe schräg stellt.

Dieser zweite Fall bietet zuweilen Modificationen dar, die besondere Aufmerksamkeit verdienen. Es kann nämlich vorkommen, dass die beiden Vorblätter  $\alpha$  und  $\beta$ schon ursprünglich in gleicher Höhe stehen und überdiess gleich starke Zweige tragen. an denen sie wie gewöhnlich hinaufwachsen. Die Gabelung ist in diesem Falle symmetrisch und folglich die Veranlassung zur Drehung der Symmetrieebene beseitigt. Obschon nun freilich die symmetrische Anordnung der ausgewachsenen Triebe, wie man sie bei Datura Stramonium hin und wieder beobachtet, noch kein sicherer Beleg für die ursprüngliche Symmetrie ist, so lässt sich doch erwarten. dass die Gipfelblüthen zwischen gleich starken Gabelzweigen jedenfalls häufiger als sonst Medianstellung zeigen. Von dieser Anschauung ausgehend, untersuchte ich eine Anzahl der genannten Stechäpfel, soviel ich ihrer um Basel herum und neuerdings in Tübingen auftreiben konnte: es befanden sich darunter mehrere Fuss hohe Exemplare mit zahlreichen Gabelungen. Weitaus die meisten der letztern waren mit Rücksicht auf Dicke und Länge der Gabelzweige ausgeprägt asymmetrisch und demgemäss durch Schrägstellung der im Verzweigungswinkel sitzenden Früchte charakterisirt. Daneben kamen aber auch symmetrische Gabelungen vor, und diese zeigten Medianstellung der Carpiden. Die nämliche Stellung beobachtete ich freilich auch bei einigen ziemlich asymmetrischen Gabelungen, woraus ich schliessen möchte, dass der fertige Zustand kein richtiges Bild der ursprünglichen Verhältnisse gibt. Wie dem übrigens auch sein mag, die extremregelmässigen und die extrem-asymmetrischen Verzweigungen stimmten mit meiner Auffassung fast ausnahmslos überein, und hierauf lege ich am meisten Gewicht. Trotzdem verhehle ich mir keineswegs, dass die Frage einer weitern Prüfung bedarf und nach der statistischen Seite einer viel umfassenderen, als ich sie bis dahin anstellen konnte\*).



<sup>\*)</sup> Es lag im Stufengang meiner Untersuchungen begründet, dass ich die Stellungsverhältnisse innerhalb der Blüthe erst zuletzt und mehr nur anhangsweise ins Auge fasste. Dieser Umstand machte es mir unmöglich, für die endgültige Erledigung der theoretischen Fragen, die sich bei diesem An-

Ein dritter Fall, in welchem die Symmetrieebene nach der entgegengesetzten Seite verschoben wird, bietet sich bei der Gattung Hyoscyamus dar. Hier ist nämlich das untere Vorblatt  $\alpha$  typisch unterdrückt (nur an der Basis der Inflorescenz zuweilen noch vorhanden, aber gemindert und steril), das obere  $\beta$  also maassgebend. Die Folge davon ist, dass die Drehung der Symmetrieebene nun in der Richtung nach  $\beta$ , statt wie vorhin nach  $\alpha$ , stattfindet. Gerade in dieser Umkehrung sehe ich einen der schönsten Belege zu Gunsten meiner Auffassung\*).

Was nun noch die Stellung der Carpiden bei den fünfzähligen Campanulaceen betrifft, wo sie trotz der Vermehrung der Cyclen durch Füllung immer dieselbe Orientirung zeigen, so nehme ich an, dass hier entwicklungsgeschichtliche Momente entscheiden, die bis dahin unbeachtet geblieben sind. Soviel ist klar: die Stellung der innern Corollentheile oder der anschliessenden Staubgefässe kann hier unmöglich den Ausschlag geben, da bei gefüllten Blüthen sowohl die Zahl der neu hinzukommenden Cyclen, als auch der Uebergang von der Fünfzahl der Theile zur Sechs- und Siebenzahl (z. B. bei Campanula Medium) die Carpidenstellung nicht alterirt. In diesen, wie in so manchen ähnlichen Fällen bleibt es der Entwicklungsgeschichte vorbehalten, durch Feststellung des Sachverhaltes der theoretischen Betrachtung vorzuarbeiten.

lasse aufdrängten, die nöthigen Materialien zu sammeln. Auf entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen musste ich leider gänzlich verzichten.

<sup>\*)</sup> Ueber den Aufbau von Hyoscyamus vgl. Wydler in Flora 1851, p. 404.

### Fünfter Abschnitt.

## Schlussbetrachtungen.

In den vorhergehenden Capiteln habe ich absichtlich einige Punkte, welche theils für die Auffassung, theils für die Darlegung der Blattstellungsverhältnisse von Bedeutung sind, gänzlich unberührt gelassen, weil sie sich, wie mir scheint, besser an das Ganze, als an einzelne Theile anschliessen. Indem ich nun das Versäumte nachhole, glaube ich zuallernächst die Grundgedanken der bis dahin gewonnenen Ergebnisse kurz recapituliren zu sollen.

1) Zusammenfassung. Die seitlichen Sprossungen erfahren nach ihrem Hervortreten an der Stammspitze in der Regel gesetzmässige Verschiebungen, weil ihr Ausdehnungsbestreben parallel und quer zur Axe des ganzen Systems mit dem factischen Längen- und Dickenwachsthum dieses letztern nicht übereinstimmt; je nachdem hier der Umfang oder die Länge relativ stärker zunimmt, stehen die einzelnen Organe unter dem Einfluss eines longitudinalen Druckes oder aber eines gleichgerichteten Zuges. In beiden Fällen werden sie abwechselnd nach der einen und nach der andern Seite verschoben; sie schwingen gleichsam pendelartig hin und her, wobei die Schwingungsamplitude ceteris paribus um so kleiner ausfällt, je höher die Coordinationszahlen der Schrägzeilen, welche als Contactlinien fungiren. Die Bewegungsrichtung bleibt hiebei in Bezug auf rechts und links unverändert, so lange die nämlichen Contactlinien wirksam bleiben, schlägt aber jedesmal in die entgegengesetzte um, wenn die in der Ziffernfolge nächsthöhern oder nächsttiefern Schrägzeilen zur Mitwirkung kommen. Für die Ziffernfolge selbst gilt die bekannte Regel, dass jedes folgende Glied gleich ist der Summe der beiden vorhergehenden.

Diese Verschiebungsvorgänge lassen sich für kreisförmige Organe genau berechnen; sie ergeben auch für elliptische von constanter Querschnittsform, so lange die Axen der Ellipsen genau longitudinal oder transversal orientirt sind, dieselben Schwankungen der Divergenz; nur die Höhe der Organe über dem Nullpunkt ist in jedem beliebigen Stadium der Verschiebung je nach Längs- oder Querstellung der Ellipsen entsprechend grösser oder kleiner. Dasselbe gilt auch für beliebige andere Querschnittsformen, welche durch eine Verticale in zwei symmetrische Hälften theilbar sind. Dagegen ist

der Verschiebungsgang ein wesentlich abweichender, sobald die Organe vermöge ihrer Plasticität sich gegenseitig abplatten. In diesem Falle bleiben nämlich durch alle Stadien hindurch je drei Schrägzeilensysteme dauernd wirksam, wodurch das Verschiebungsproblem sehr viel verwickelter wird. Eine nothwendige Folge dieser Dreizahl ist das Kleinerwerden der Oscillationsweiten und die abweichende Krümmung der Curven, welche die von den Organen beschriebenen Bahnen bezeichnen.

Wenn die Verschiebungen der Organe durch den longitudinalen Druck längere Zeit fortdauern, so findet von Zeit zu Zeit Wechsel der Contactlinien statt; die Coordinationszahlen dieser letztern rücken demgemäss in der gegebenen Reihe vor. Dabei nähern sich die Divergenzen der Organe, auf der Grundspirale oder auf beliebigen secundären Spiralen gemessen, einem bestimmten irrationalen Grenzwerth, der für jede beliebige Reihe mathematisch bestimmbar und von der Grösse der Oscillationsweiten unabhängig ist.

Dasselbe gesetzmässige Vorrücken der Contactlinien tritt auch dann ein, wenn die relative Grösse der Organe, d. h. ihr Verhältniss zum Umfang des ganzen Systems, allmälig abnimmt. Es ist ein allgemein gültiger Satz, dass die gegebene recurrente Reihe bei regelmässigem Aufbau abermals die sämmtlichen Coordinationszahlen enthält, welche den nach einander wirksamen Contactlinien entsprechen. Sobald jedoch die Grössenabnahme in allzu grossen Sprüngen erfolgt oder aber mit aussergewöhnlichen localen Unregelmässigkeiten verknüpft ist, trifft die Voraussetzung eines regelmässigen Aufbaues nicht mehr zu: es findet jetzt ein Abspringen aus der gegebenen Reihe in irgend eine andere, ein Uebergang von einem System zu einem davon gänzlich verschiedenen statt, ohne dass hiefür eine bestimmte Regel aufgestellt werden könnte. So gehen z. B. Spiralstellungen der Hauptreihe in alternirende oder gedrehte Quirle, diese wieder in Spiralsysteme mit andern Divergenzen über etc.

Alle diese Stellungsänderungen, welche das Kleinerwerden der Organe bedingt, vollziehen sich schon bei der Anlegung derselben am Stammscheitel. Die seitlichen Sprossungen nehmen gleich bei ihrem ersten Hervortreten ein Areal ein, dessen Grössenverhältniss durch unbekannte morphologische Gründe bestimmt ist, jedoch immerhin mit kleinen Schwankungen zu Gunsten der Raumausfüllung (s. p. 57). Dabei schliesst sich jeder neu hinzukommende Blatthöcker unmittelbar an die vorhergehenden an, mit denen er folglich in wenigstens zwei Punkten in directe Berührung tritt. Relative Grösse und unmittelbarer Anschluss sind demnach die beiden Factoren, welche den Stellungscharakter und die jedesmaligen Stellungsänderungen bedingen. Sprossungen ohne Anschluss, wie z. B. die zweizeiligen Wedel kriechender Farnstämme und die ähnlich gestellten Thallomstrahlen mancher Algen, liegen ausserhalb der Tragweite meiner Theorie, die eben darum als Anschluss- oder Juxtapositionstheorie zu bezeichnen ist.

Die genannten Factoren, relative Grösse und directer Anschluss, reichen ferner vollständig aus, um jene besondern Vorkommnisse zu erklären, die man (an Laubtrieben und Inflorescenzen) als Abortus und Dedoublement bezeichnet; sie geben Rechenschaft über die bekannte Erscheinung der Caryophylleendecussation (während bei den Oleaceen etc. die Mitwirkung äusserer Kräfte, wie z. B. der Schwerkraft, nöthig ist), desgleichen über die Stellungsverhältnisse verschiedenaxiger Organsysteme, die zu einem Ganzen verschmelzen, sowie über den Wechsel regelmässiger Stellungen mit regellosen.



Bei der Verbänderung und der Dichotomie erscheint als morphologisch gegeben und darum nicht weiter erklärbar die Vergrösserung der Stammoberfläche, welche im einen Fall zuweilen. im andern constant zu einer Sonderung in zwei getrennte Flächen führt. So aufgefasst, erklären sich die resultirenden Anschlüsse und Stellungsänderungen ohne Schwierigkeit. Es ist z. B. selbstverständlich, dass auf der Innenseite der Gabelzweige, so lange hier der gegenseitige Druck die Organbildung verhindert, keine neuen Anlagen auftreten, und ebenso ist die Antidromie oder Homodromie der Zweige, die übrigens keiner bestimmten Regel unterliegt, bei gegebenen Niveau- und Grössenverhältnissen eine durch den Anschluss bedingte mechanische Nothwendigkeit.

Viel schwieriger ist die Begründung der Anschlussverhältnisse bei axillaren Nach mechanischer Auffassung gilt auch hier das Princip, dass der von Tragblatt und Mutterspross ausgehende Druck ein gewisses Maass nicht überschreiten darf, wenn seitliche Sprossung am Axillartrieb möglich sein soll. Die ersten Anlagen sind daher an den Punkten zu erwarten, welche einem hinlänglich tiefen Druckminimum entsprechen. Da nun aber auf die arithmetische Bestimmung des Druckes verzichtet werden muss, so kann die Beweisführung für die Richtigkeit dieser Auffassung sich nur auf die extremen Fälle stützen, wo die Druckverhältnisse in Bezug auf vorn und hinten oder auf rechts und links sich mit einiger Sicherheit übersehen lassen. Es ist das eine gewichtige Einschränkung: allein das Studium solcher Extreme ergab dafür um so übereinstimmender das Resultat, dass sowohl adossirte wie seitliche Vorblätter stets die Stellung einnehmen, die sich nach mechanischer Auffassung erwarten Dasselbe gilt auch für die nächstfolgenden Blätter der Knospe, namentlich für das dritte, an die zwei seitlichen Vorblätter sich aureihende Blatt, welches bei Spiralsystemen die Wendung der Einerzeile bestimmt. Je nachdem dasselbe hinten oder vorn steht, wobei gewöhnlich auch eine Abweichung nach rechts oder links stattfindet. kann die Zweigspirale als hintanschliessend oder vornanschliessend bezeichnet werden.

Was endlich die Blüthen der Angiospermen betrifft, so wird hier die Schwierigkeit einer mechanischen Deutung dadurch vergrössert, dass die Anschlüsse häufig unter Mitwirkung von Factoren stattfinden. welche bei Laubtrieben und an Inflorescenzaxen gar nicht zur Geltung kommen. Dahin gehört namentlich der Abortus in dem oben näher bezeichneten Sinn, dann die aussergewöhnliche Stauchung der Axe und die damit zusammenhängende Intercalation seitlicher Sprossungen zwischen schon vorhandene. Aber trotz dieser und anderer Störungen gestalten sich doch die Stellungsverhältnisse des Blüthensprosses in mancher Hinsicht durchaus normal, und es verdient insbesondere betont zu werden, dass die Anschlussformen der Blüthenphyllome an die Vorblätter Nichts darbieten, was mit der an Laubtrieben gewonnenen Auffassung im Widerspruch stände.

2) Uebertragung auf andere Anschlusserscheinungen. Die Resultate, zu denen wir gelangt sind, enthalten ausser den speziellen Folgerungen in Betreff der Blattstellungen noch einen allgemeineren Theil, welcher für alle Juxtapositionsvorgänge ohne Unterschied der Objecte Geltung hat. Nach dem, was oben über die Aufeinanderlagerung von Quadersteinen gesagt und in den Figuren 39 und 40 veranschaulicht wurde, leuchtet dies ohne Weiteres ein. Wo immer körperliche Gebilde von übereinstimmender Grösse sich in gleicher Weise aneinander reihen, wie die Anlagen der seitlichen Organe im Pflanzenreich, da entstehen nothwendig Systeme von

Digitized by Google

Schrägzeilen, welche zugleich als Contactlinien erscheinen, und wenn das Grössenverhältniss der Organe sich allmälig ändert, so bewirkt dies selbstverständlich analoge Stellungsänderungen, wie wir sie an vegetativen Sprossen kennen gelernt haben. Die Neigung der Contactlinien nimmt nach denselben Gesetzen zu oder ab; ungleich geneigte gehen unter Umständen über in gleichgeneigte, indem das Zahlenverhältniss sich entsprechend ändert; neue Reihen schieben sich gesetzmässig zwischen die schon vorhandenen ein, wie es die bekannten Uebergangsfiguren mit sich bringen, u. s. w. Es bedarf bloss eines bestimmten Rahmens, der das gegebene System körperlicher Gebilde nach rechts und links abgrenzt, um die Uebereinstimmung mit Blattorganen auch in den Einzelheiten herzustellen.

Umgekehrt dürfen wir in allen Fällen, wo körperliche Gebilde in der bezeichneten Weise gruppirt sind, auf den nach einer Seite hin fortschreitenden Anschluss an die bereits vorhandenen schliessen, was bei Gebilden, die an Ort und Stelle hervortreten, auf succedane Entwicklung hinausläuft. Die Richtung jedoch, in welcher die Anlagerung fortschreitet, bleibt unbestimmt, sofern nicht entwicklungsgeschichtliche Anhaltspunkte hierüber Aufschluss geben. Aus den geometrischen Beziehungen allein lässt sich z. B. nicht ermitteln, ob die Schuppen eines Tannzapfens von unten nach oben oder von oben nach unten angereiht wurden, und in manchen andern Fällen kommen neben der longitudinalen auch noch die seitlichen Richtungen in Betracht. Es sind also immer gewisse Fingerzeige erforderlich, um die Möglichkeiten der Entwicklungsfolge auf eine einfache Alternative zurückzuführen.

Betrachten wir z. B. die Schuppen der Fische und der Reptilien, die in Bezug auf Regelmässigkeit der Anordnung den schönsten Coniferenzapfen an die Seite zu stellen sind, so ist zunächst die succedane Entwicklungsfolge dieser Schuppen eine mechanische Nothwendigkeit. und im Hinblick auf die langgestreckte Körperform und den ausgesprochenen Gegensatz zwischen Kopf und Schwanz ist ferner kaum zu bezweifeln, dass die Ausbildung derselben entweder von vorn nach hinten oder aber von hinten nach vorn stattfindet. Denn der Unterschied zwischen Rücken- und Bauchseite, obgleich fühlbar, tritt voraussichtlich weniger stark hervor, als derjenige zwischen Vorder- und Hinterkörper. Dürfen wir nun weiter per Analogie nach den wenigen Beobachtungen schliessen, welche auf die vorliegende Frage Bezug haben , so wäre die Entwicklungsfolge eine vom Hals nach dem Schwanze hin fortschreitende.

Bezüglich der Stellungen, welche am Fisch- oder Reptilienkörper zu Stande kommen, ist zu berücksichtigen, dass der ganze Körperbau ein bilateral-symmetrischer ist. Jede Körperhälfte ist daher auch mit Rücksicht auf die Anordnung der Schuppen das Spiegelbild der andern. Es ist dies der einzige hervorstechende Charakterzug, der besondere Erwähnung verdient; die sonstigen Eigenthümlichkeiten der Stellung bieten nichts Neues. Dass die Uebergangsfiguren bei allmäligem Kleinerwerden der Schuppen die nämlichen sind, wie bei der Pflanze, ist selbstverständlich; zum Ueberfluss ist in Fig. 88 Taf. XIV ein spezieller Beleg hiefür, die Schuppenstellung am Schwanzende von Lepidotus notopterus Ag. nach einem Exemplar der Tübinger Sammlung naturgetren wiedergegeben.



<sup>\*)</sup> Nach RATHKE (Entwicklungsgeschichte der Natter) findet die Schuppenbildung bei der Natter zuerst am Halse und zuletzt am Schwanze statt.

Von weitern Objecten mit ähnlich gezeichneter Oberfläche erwähne ich nur noch die Diatomeen. Es ist bekannt, dass hier die Differenzirung der Membran nach einer bestimmten Richtung hin fortschreitet und dass die Zeichnung bald durch grössere Areolen, bald durch punktförmige Flächenelemente, zuweilen auch durch homogene Verdickungsleisten bedingt wird. Mit dieser letztern Form brauchen wir uns indess nicht zu befassen, weil sie mit Blattstellungen keinerlei Aehnlichkeit hat. Dagegen unterliegt jede Art der Areolirung, sie mag nun auf innerer Differenzirung oder auf ungleicher Verdickung beruhen, den Regeln der Juxtaposition. Und zwar ist das Gesetz der Alternation hier noch viel durchgreifender als bei Blattgebilden, einestheils wegen der scharfen Abgrenzung des Gürtelbandes, von wo aus die Neubildungen stattfinden, anderntheils wegen der bewunderungswürdigen Constanz der Grössenverhältnisse. punktförmigen Areolen von Grammatophora, Pleurosigma u. a. stellen gewissermaassen gleichzählige Quirle vor, deren Glieder schon bei der Anlegung alterniren und folglich schiefe Reihen bilden, welche zur Richtung der fortschreitenden Entwicklungsfolge symmetrisch geneigt sind. Der Oeffnungswinkel dieser Reihen richtet sich nach der Form der Areolen; bei isodiametrischen Formen erreicht er genau 90°, bei quer gestellten Ellipsen mit dem Axenverhältniss 100:58 annähernd 60° etc.

Die nämlichen Betrachtungen finden natürlich auf ganz beliebige Objecte Anwendung, welche in fortschreitender Folge aneinander gereiht werden.

3) Zur Terminologie. Die durch Schimper und Braun eingeführte Terminologie mit ihren Prosenthesen und zu Quirlen niedergedrückten Spiralen, mit ihrem langen und kurzen Weg etc. war der Grundvorstellung eines schraubenlinigen Fortschreitens der Wachsthumsvorgänge mit bald grössern, bald kleinern Schritten angepasst und darum durchaus naturgemäss und anschaulich. Auf den Boden der Anschlusstheorie verpflanzt, büsst sie dagegen jede Beziehung zu solchen Grundvorstellungen ein; die üblichen Bezeichnungen haben nur noch einen klaren Sinn in Bezug auf Linien, welche das Product geometrischer Betrachtung und darum entwicklungsgeschichtlich ohne Bedeutung sind. Man kann aber dessenungeachtet nicht sagen, dass die bisherige Terminologie dadurch ihre Berechtigung verliere, da ja die Wissenschaft keine scharfe Grenze zu ziehen pflegt zwischen Ausdrücken, welche bloss die Abstände und die räumliche Anordnung gegebener Punkte bezeichnen, und solchen, welche die Vorstellung der Bewegung vom einen zum andern involviren\*). Andrerseits leuchtet aber doch ein, dass die sogenannte »Prosenthese« bei der topologischen Bestimmung der ersten zwei bis drei Blätter an Axillartrieben ganz und gar überflüssig wird. Die Bezeichnungen adossirt, lateral, nach hinten oder vorn convergirend u. dgl. sind jedenfalls bezüglich der Vorblätter vollständig genügend, um das vorhandene topologische Verhältniss zu charakterisiren, und was das dritte Blatt betrifft, so ist mit rechts-hinten, rechts-vorn etc. die thatsächliche Lage richtiger bezeichnet, als beispielsweise mit Anschluss nach  $\frac{3+\frac{1}{5}}{5}$ , weil diese letztere Bezeichnungsweise eine Genauigkeit der Beobachtung voraussetzt, welche in Wirklichkeit unerreichbar ist '-). Ebenso ist der

<sup>\*)</sup> Man denke z. B. an die gera de Aufsteigung oder Rectascension in der Astronomie.

<sup>\*\*)</sup> Dieser Ausdruck setzt voraus, dass am blattwinkelständigen Blüthenspross Sepalum 2 median nach hinten falle und nach dem langen Weg um 3 von Sepalum 1 divergire, während die Vorblätter genau rechts und links stehen.

»prosenthetische« Anschluss des Kelches bei terminalen Blüthen keine Erscheinung, die einen besondern Namen verdient; er ist gleichbedeutend mit einer kleinen Divergenzänderung, wie sie bei abnehmender Querschnittsgrösse der Organe immer eintritt.

Vergleicht man verschiedene Spiralstellungen der nämlichen Reihe unter sich, so erweisen sich dieselben bezüglich der Anordnung im Raume (man denke z. B. an die Beziehungen zu einem dreiaxigen Coordinatensystem) als homolog oder heterolog. Homologe Stellungen bedingen eine gleichsinnige, heterologe eine gegenläufige Wendung der Grundspirale und somit auch der entsprechenden secundären Spiralen. Da nun gerade diese Spiralen und speziell die Contactlinien die augenfälligsten Kennzeichen bestimmter Stellungen bilden und somit gewissermaassen als das unmittelbar Gegebene zu betrachten sind, so erscheinen die Benennungen rechtsläufig (dextrorsum, dexiotrop) und linksläufig (sinistrorsum, laeotrop), ebenso gleichläufig und gegenläufig (homodrom, antidrom) auch vom Standpunkt der Anschlusstheorie keineswegs unmotivirt. Ueberdies liegt es im Interesse einer einheitlichen Bezeichnung, diese Benenuungen von den direct beobachteten Schrägzeilen, die ja sehr verschiedene Coordinationszahlen haben können, auf die Einerzeile zu übertragen, und ebenso die Divergenzen, sofern nicht das Gegentheil ausdrücklich bemerkt wird, stets nur auf diese zu beziehen. Dagegen wird natürlich die Frage, ob für Divergenzbestimmungen der lange oder kurze Weg der naturgemässe sei, völlig gegenstandslos.

Für Blüthenzweige mit oder ohne Vorblätter eine andere Terminologie anzuwenden, als für Laubtriebe, scheint mir nicht empfehlenswerth. Hier wie dort kommt es in den Fällen, wo eine abweichende Bezeichnung üblich geworden. auf die Stellung der drei ersten Phyllome an, gleichviel, ob 1 oder 2 derselben (oder auch alle drei) Kelchblätter oder aber dem Kelch vorausgehende Hochblätter seien. Die Nummer, welche dem ersten Kelchblatt am Axillartrieb zukommt, ist eine Sache für sich und hat mit den allgemeinen Stellungseigenthümlichkeiten des Zweiges Nichts zu thun.

4) Einfluss der Schwerkraft. Betreffend den Einfluss äusserer Kräfte, wie z. B. der Schwerkraft oder der einseitigen Beleuchtung u. dgl. auf die Blattstellung, ist eine approximative Bestimmung desselben nur insoweit möglich, als die genannten Kräfte direct als Zug oder Druck in einer gegebenen Richtung wirken. Soweit sie dagegen bloss indirect durch unbekannte Beeinflussung des Zellenlebens betheiligt sind, fehlt einstweilen für eine mechanische Erörterung ihrer Wirkungen die nöthige Grundlage. Es beruht daher auf Selbsttäuschung, wenn man den Uebergang aus einer spiraligen Blattstellung in die zweizeilige durch den Einfluss der Schwere erklären zu können glaubt\*. Denn offenbar kann die Schwere, wofern sie als Zug auf horizontale Triebe wirkt. nichts Anderes zur Folge haben, als eine Annäherung der Orthostichen auf der untern und ein Auseinanderrücken derselben auf der obern Stammseite. Und zwar hängt die Grösse der Verschiebung einzig und allein vom gegenseitigen Verhältniss der Kräfte ab. Ist z. B. der abwärts gerichtete Zug so gross, dass alle andern Einflüsse dagegen verschwinden, so ordnen sich sämmtliche Blätter in eine einzige Längslinie, welche die tiefsten Punkte der Stengelunterseite verbindet. Aber in keinem Falle entsteht eine bilateral-zweizeilige Blattstellung.

Die directen Wirkungen der Schwere kommen also in dieser Sache nicht in



<sup>\*)</sup> Vgl. Hofmeister, Handb. d. physiol. Bot. I. p. 610.

Betracht. Dagegen ist es eine bekannte Thatsache, dass dieselbe indirect, durch Beeinflussung der Säftebewegung, die Wachsthumsvorgänge mehr oder weniger modificirt. Senkrechte Zweige sind im Allgemeinen kräftiger als horizontale oder schief aufstrebende, und die mikroskopische Untersuchung der Terminalknospen lehrt, dass bei jenen der Stengelumfang nicht bloss absolut, sondern auch im Verhältniss zur Querschnittsfläche der Blattbasen grösser ist. Was ist natürlicher, als dass in Folge dieses Unterschiedes die zweizeilige Stellung am vertical stehenden Triebe in die spiralige nach \( \frac{2}{3} \) oder \( \frac{2}{3} \) etc. \( \text{übergeht} ? \) Gekrenzte Blattpaare setzen sich, wie wir gesehen haben, unter \( \text{ähnlichen Verhältnissen ebenfalls in Spiralen um, oder sie gehen, insbesondere bei verwachsenen Blattbasen, plötzlich in dreizählige Quirle \( \text{über (beobachtet an Phlox paniculata, Deutzia scabra, Dipsacus, Sambucus etc.)}. \)

Ebensowenig, wie die erwähnten Stellungsänderungen, kann die seitliche Verschiebung der Axillarknospen an horizontal gestellten Zweigen verschiedener Holzgewächse dem directen oder indirecten Einfluss der Schwerkraft auf das Dickenwachsthum der obern und untern Stammhälfte zugeschrieben werden\*). Hierüber hat schon Kny\*\*) eine Reihe von Beobachtungen veröffentlicht, welche die Unhaltbarkeit der Hofmeister schen Ansicht überzeugend beweisen.

5) Phylogenetisches. Die. Blattstellungsfrage hat schliesslich auch ihre phylogenetische Seite. Doch ist es nur ein einziger spezieller Punkt, der mir nach dieser Richtung besonders beachtenswerth erscheint und deshalb zu einigen Bemerkungen Veranlassung gibt. Was zunächst die Constanz gewisser Stellungsverhältnisse betrifft, wie z. B. der gekreuzten Blattpaare bei Labiaten, so ist dieselbe nach Früherem zurückführbar auf die Constanz des Grössenverhältnisses zwischen den seitlichen Sprossungen und dem Stengelumfang; gesteigert wird sie zuweilen noch durch frühzeitige Verwachsung der Blattbasen oder ganz allgemein der organbildenden Areale am Mutterspross, sei es in der Querrichtung, wie bei manchen Wirtelgliedern, oder in der Längsrichtung, wie bei den gerippten Cacteen, wo der Contact in jeder andern Richtung als in derjenigen der Orthostichen durch die Rippenbildung unterbrochen wird. Die erwähnten Blattstellungen beruhen also auf Factoren, denen keine höhere morphologische Bedeutung zukommt, als beliebigen andern Erscheinungen von gleicher Constanz, die sich auf Form- und Grössenverhältnisse zurückführen lassen. Daraus erklären sich denn auch die häufigen Uebergänge von der decussirten Blattstellung in die spiralige oder umgekehrt, welche bei manchen Pflanzen ziemlich regelmässig und in nahezu übereinstimmender Höhe wiederkehren (Helianthus); daher kommt ferner der öftere Wechsel zwischen spiraliger und decussirter oder quirliger Stellung an Laubtrieben des nämlichen Individuums (Rhamnus Frangula, Lopezia macrophylla: dreizählige Quirle im Wechsel mit Spiralstellungen der Hauptreihe) oder an Stengeln benachbarter Individuen unter dem Einfluss der Cultur (Exemplare von Acanthus longifolius mit gekreuzten Blattpaaren, mit Spiralstellung nach c. & und mit dreizähligen Wirteln neben einander).

Wenn daher Form- und Grössenverhältnisse der seitlichen Organe im Verlaufe der Generationsreihen ähnliche Umgestaltungen erfahren, wie sie unter Umständen durch äussere Einflüsse herbeigeführt werden, und die Wirkungen sich von Generation zu



<sup>\*)</sup> HOFMEISTER, Allg. Morphol. d. Gew. p. 600.

<sup>\*\*)</sup> Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin vom 16. Juli 1876.

Generation accumuliren, so sind Stellungsänderungen verschiedener Art, darunter speziell auch Uebergänge decussirter Blattpaare in Spiralsysteme, eine mechanisch nothwendige Folge. Aber selbstverständlich ist das Maass der Abänderung, welches eine solche Umsetzung bewirkt, bei verschiedenen Pflanzen eine sehr ungleiche Grösse. Laubtriebe mit an der Basis verwachsenen Blattpaaren, wie wir sie z. B. bei Silphium perfoliatum, Dipsacus, Succisa etc. beobachten, setzen natürlich einen viel höhern Betrag und darum ceteris paribus eine viel längere Reihe von Abstufungen voraus, als solche mit nicht verwachsenem Blattgrunde. Aber die Möglichkeit eines Umschlages lässt sich in keinem Falle in Abrede stellen, da mit Rücksicht hierauf bloss graduelle, keine principiellen Unterschiede bestehen. Es ist überhaupt kein Grund vorhanden, der Metamorphose in Bezug auf Stellungsverhältnisse irgend welche Schranken zu setzen.

# Erklärung der Abbildungen.

#### Taf. I.

- Fig. 1. Eben gelegte Cylinderfläche mit den Insertionspunkten seitlicher Organe, welche nach  $\frac{1}{3}$  geordnet sind. Die Dreier- und Fünferzeilen schneiden sich rechtwinklig. Um die gegenseitigen Berührungen der Organe zu veranschaulichen, wurden  $6 \times 6 = 36$  derselben, welche zusammen den Raum eines Quadrates einnehmen, durch kleine Kreise bezeichnet, deren Durchmesser gleich dem Abstande der Insertionspunkte. Diese Kreise entsprechen zugleich der Anordnung und Numerirung der 36 Walzen, welche zu dem im Text erwähnten Verschiebungsapparat gehören (s. pag. 13).
- Fig. 2. Zerlegung der Kraft P, welche auf die Spitze c eines rechtwinkligen Dachstuhls drückt. Die in der Richtung der Dachsparren wirksamen Componenten sind von den Fusspunkten a und b aus in gleicher Richtung nach unten aufgetragen, links a d, rechts b f. Diese Kräfte zerlegen sich weiter in Auflagerdruck und Horizontalschub; der letztere ist beiderseits gleich gross: m a = b n.
- Fig. 3. Dachstuhl der Dreier- und Fünferzeile über der Horizontalebene 12, 12 in Fig. 1. Die Figur soll zugleich veranschaulichen, dass ein in den Winkeln mit Charnieren versehenes Parallelogramm, sofern die Mitte C befestigt ist und die Ecken 12, 12 in der Horizontalebene bleiben, beim Verschieben der Bedingung gleichen Horizontalschubes auf der rechten und linken Seite entspricht.
- Fig. 4. Stellung der Organe, wie sie durch longitudinalen Druck, oder was dasselbe ist, durch einen in der Querrichtung wirksamen Zug aus Fig. 1 entsteht. Der Oeffnungswinkel des Dachstuhles ist hier = 120° und die Organe berühren sich in der Richtung der Dreier-, Fünfer- und Achterzeilen.
- Fig. 5. Stellung der Organe, wie man sie aus Fig. 4 erhält, wenn ein quer gerichteter Zug die Berührung zwischen den Elementen der Dreierzeile (37, 34, 31 . . .) aufhebt und dafür die Achter- mit der Fünferzeile combinirt.
- Fig. 6. Geometrische Construction zur Bestimmung des Organs p, welches mit dem Organ o in der nämlichen Verticale liegt (s. pag. 18).
- Fig. 7. Construction zur Veranschaulichung der Verschiebung durch Zug, wenn die Sparren des Dachstuhls elastisch gedacht werden. Wirken bloss die Sparren ac und cb zusammen, so bewegt sich der Scheitel c etwas nach links; der Dachstuhl acb geht über in ac<sub>1</sub> b. Der dritte Sparren cp ist in der Figur zwar gezeichnet, jedoch für die angedeutete Construction nicht berücksichtigt worden.
- Fig. 8. Eben gelegte Cylinderstäche mit Organen nach 3. Hier bildet die Grundspirale mit der Dreierzeile den Dachstuhl.

### Taf. II.

- Fig. 9. Construction zur genauen Bestimmung der Divergenz für den Fall, dass kreisförmige Organe sich in der Richtung der Zweier-, Dreier- und Fünferzeilen berühren. Es lässt sich zeigen, dass Organ 38 genau über 0 steht; Divergenz = 13 (s. pag. 17).
- Fig. 10. Stellung elliptischer Organe, wenn die Grundspirale mit der Zweierzeile einen rechtwinkligen Dachstuhl bildet. Durch longitudinalen Druck geht diese Stellung über in die der Fig. 11.
- Fig. 11. Elliptische Organe in § Stellung. Die Ellipsen müssen etwas schief stehen, wenn der Contact nach 3 Richtungen möglich sein soll.
- Fig. 12. Längsschnitt durch eine männliche Blüthe (Kätzchen) von Pinus Pinsapo. Die Berührungslinien der Staubgefässe erinnern an die Fugen eines Gewölbes.
- Fig. 13. Stellungsverhältniss kreisförmiger Organe mit Contact in der Richtung der Grundspirale, der Zweier- und Dreierzeilen. Zu vergleichen mit Fig. 15, Taf. III, wo die Verschiebungen des Dachstuhls a c b (= 060" in Fig. 13) bei zunehmender Querschnittsgrösse der Organe dargestellt sind.
- Fig. 11. Scheitelregion eines jungen Blüthenkopfs von Dipsacus sylvestris in der Längsansicht, 40mal vergr. A bei mittlerer Einstellung, B von der Oberfläche gesehen. Die kleinen Kreise in B entsprechen den beleuchteten Scheiteln der Blüthenanlagen.

#### Taf. III.

- Fig. 15. Verschiebung des Dachstuhls a c b (= 0 6 0" in Fig. 13) bei vorwiegendem Dickenwachsthum und zunehmender Querschnittsgrösse der Organe. Der Punkt a ist als Fixpunkt gewählt; die Bewegung des Scheitels c findet in der Curve c c<sub>1</sub>" c<sub>2</sub>"c<sub>3</sub>" c<sub>4</sub>" statt. Der Oeffnungswinkel des Dachstuhls vergrössert sich, bis er das Maximum von 120° erreicht hat.
- Fig. 16. Construction zur Veranschaulichung der Verschiebungen, welche der longitudinale Zug bei constantem Umfang des Stammes bewirkt. Der Scheitel c beschreibt die Curve c  $c_1$   $c_2$  . . .  $c_6$ .
- Fig. 17. Construction zur Veranschaulichung der Stellungsänderungen, welche der Uebergang von der Kreisform der Organe zur elliptischen Querschnittsform mit sich bringt.
- Fig. 18. Verdeutlichung der analogen Stellungsänderung bei schiefer Stellung der Ellipsen.
- Fig. 19. Umgekehrter Dachstuhl mit 3 elastisch gedachten Sparren, welche durch das Gewicht P in Anspruch genommen werden.
- Fig. 20. Dieselbe Figur bezogen auf ein rechtwinkliges Coordinatensystem, dessen Ursprung in c. Die Längen der Sparren, ebenso diejenigen der Abscissen und Ordinaten für die Fusspunkte a, p und b sind in ( ) beigesetzt. Wirken alle drei Sparren zusammen, so verschiebt sich der Scheitel c in der mit 1, 2 und 3 bezeichneten Richtung; fällt dagegen der mittlere Sparren weg, so geschieht die Verschiebung in der Richtung 1 und 3.

# Taf. IV.

- Fig. 21. Verschiebung kreisförmiger Organe bei vorwiegendem Längenwachsthum und etwelcher Vergrößerung des Umfanges (durch diesen letztern Umstand von Fig. 16 abweichend). Die Oeffnung des Dachstuhls nimmt allmälig ab und der Scheitel c bewegt sich über  $c_1$   $c_2$   $c_3$  . . . nach  $c_6$ .
- Fig. 22. Terminalknospe eines Zweiges von Pinus Pinsapo nach Entfernung der Knospenschuppen. Divergenz der Blattanlagen annähernd  $\frac{1}{3}$ ?
- Fig. 23. Laubknospe von Pinus Pinsapo während der Entfaltung. Die Blätter wurden ringsherum abgeschnitten, so dass bloss ihre Insertionsflächen gesehen werden. Länge der Knospenaxe 8 mm; Vergrösserung Smal.



- Fig. 24. Eine etwas stärkere und weiter entwickelte Knospe, ebenso präparirt. Länge der Knospenaxe 25 mm; Vergr. 8mal.
- Fig. 25. Stellung elliptischer Organe bei rechtwinkliger Kreuzung der Zweier- und Dreierzeilen. Ausgehend von der Stellung Fig. 11 erhält man die hier abgebildete durch longitudinalen Druck (vorwiegendes Dickenwachsthum), während der longitudinale Zug die Stellung Fig. 10 herbeiführt.
- Fig. 26. Construction zur Veranschaulichung der Kräfte, welche durch den longitudinalen Druck der seitlichen Organe wirksam werden, sobald die Aussenfläche des Systems eine schwache Wölbung zeigt (s. pag. 42).
- Fig. 27. Darstellung der polygonalen Querschnittsflächen, welche durch den gegenseitigen Druck elliptischer Organe entstehen. Die Ellipsen sind genau quer gestellt, die resultirenden Polygone dagegen schwach geneigt.
- Fig. 28. Laubknospe von Abies excelsa nach Entfernung der Knospenschuppen.

# Taf. V.

- Fig. 29. Graphische Darstellung der Umrisslinie eines Organsystems, z. B. eines Tannzapfens, nach den für Gewölbelinien gültigen Regeln. Die Querschnittsgrössen der Organe sind auf der Horizontalen AB, die dem radialen Zug entgegen wirkenden Kräfte auf der Verticalen MN aufgetragen. Die zwischen den Senkrechten 0, 1, 2, 3... (links) liegenden Stücke der Gewölbelinie sind der Reihe nach parallel mit den von P ausgehenden Strahlen des Fächers auf der rechten Seite der Figur. AC ist die Verbindungslinie der Endpunkte oder die Axe des Organsystems.
- Fig. 30. Stellung der ersten Blätter einer Keimpflanze von Abies Douglasii mit 8 Cotyledonen (1, 2, 3 . . . 8); K Axillarknospen.
- Fig. 31. Stellungsänderungen in Folge der Grössenabnahme der Organe. Divergenz zunächst der Basis = \frac{1}{3}, weiter oben c. \frac{2}{3} oder \frac{3}{1}.
- Fig. 32. Schematische Darstellung der Randpartie einer Sonnenblume (Helianthus); unten die Hüllblätter, oben die kleineren Blüthen.
- Fig. 33. Uebergang gekreuzter Blattpaare in gedrehte. Die beiden Blätter eines Paares sind gleich beziffert.

### Taf. VI.

- Fig. 34. Wechsel der Contactlinien in Folge der Grössenabnahme der Organe; unten Fünfer- und Achterzeilen, oben Achter und Dreizehner.
- Fig. 35. Uebergang dreizähliger alternirender Quirle in gedrehte (système trijugué).
- Fig. 36. Uebergang alternirender vierzähliger Quirle in die Spiralstellung nach 3. Nach Beobachtungen an Aroideenkolben schematisirt.
- Fig. 37. Stellungsänderungen beim Kleinerwerden der Organe. Unten Contact zwischen den Organen der 1er, 2er und 3er Zeile; Divergenz = 128°35'. Oben rechtwinklige Kreuzung der 3er und 5er Zeilen; Divergenz annähernd  $\frac{3}{13}$  = 138°28'.
- Fig. 38. Ein weiteres Beispiel analoger Stellungsänderungen. Unten Fünfer und Achter als Contactlinien, oben Achter und Dreizehner oder Dreizehner und Einundzwanziger. Denkt man sich die Unregelmässigkeiten dieser obern Partie durch den gegenseitigen Druck ausgeglichen, so kann der Contact auf den Achterzeilen nicht fortbestehen.

# Taf. VII.

- Fig. 39. Uebergang fünfzähliger Quirle in die Spiralstellung nach 3, nach Beobachtungen an Aroideenkolben geometrisch construirt.
- Fig. 40. Ein analoger Uebergang fünfzähliger Quirle in die Spiralstellung nach 13.

Fig. 41 u. 42. Zwei Querzonen der abgerollten Oberfläche eines Blüthenkolbens von Pothos spec., mit der Cam. Jucida aufgenommen, 3mal vergrössert. Fig. 42 stellt die Basis des Kolbens dar, auf welcher die Organe offenbar in der durch die Ziffern 1—14 bezeichneten Reihenfolge angelegt wurden. Es folgt sodann ein Sgliedriger Quirl (a, b, c, d. . . h, welcher über der Mediane der Spatha noch unterbrochen ist, hierauf ein durch eine ausgezogene Linie bezeichneter 9gliedriger, welchem sich ein 10gliedriger anschliesst. — In Fig. 41 ist eine etwas höher gelegene Zone abgebildet. Die 10gliedrigen Quirle sind noch deutlich erkennbar, nur etwas verschoben (s. die Verbindungslinien. Bei näherer Betrachtung ordnen sich jedoch die Organe viel augenfälliger in linksläufige 10er und rechtsläufige 7er Linien, wie aus der beigesetzten Numerirung zu ersehen. Der Uebergang aus der Quirlstellung in die spiralige hat also ganz allmälig stattgefunden. — Dass die Abstände auf der rechten und linken Randlinie nicht genau übereinstimmen, rührt von der Verkleinerung der Originalzeichnung mittelst der Camera lucida her.

### Taf. VIII.

- Fig. 43. Schematische Darstellung der Stellungsänderungen beim Uebergang von den Hüllblättern zu den Blüthenanlagen einer Sonneublume oder eines Dipsacuskopfes etc. Von den drei auf Taf. XIV Fig. 83—85 angedeuteten Uebergangsfiguren sind hier bloss die beiden ersten zur Anwendung gekommen. Als Contactlinien figuriren unten 5er und 8er, oben 13er und 21er, stellenweise auch 34er Zeilen.
- Fig. 44. Schematische Darstellung abnormaler Uebergänge in der Basalregion eines Dipsacuskopfes. Nach der genauen Aufnahme Taf. XV, Fig. 91 schematisirt. Die Organe sind in beiden Figuren gleich beziffert.
- Fig. 45. Stellung der Fruchtknoten am Kolben von Arum maculatum; a b die Insertionslinie der Spatha.
- Fig. 46. Stellung der sämmtlichen Fruchtknoten eines zweiten Kolbens von der nämlichen Pflanze; die obersten Fruchtknoten stellenweise » dedoublirt «.
- Fig. 47. Ein drittes Beispiel der Fruchtknotenstellung bei Arum maculatum. Nach der gewählten Numerirung fehlen über der Mediane der Spatha die Organe 1, 4 und 6.
- Fig. 48 u. 49. Inflorescenz von Hedychium Gardnerianum. Fig. 48 gibt die beobachtete Stellung im entwickelten Zustande (\frac{3}{4}\) natürlicher Grösse), Fig. 49 die wahrscheinliche Auschlussweise in der Knospe. Der untere Theil der Inflorescenz zeigt Spiralstellung nach \frac{3}{6}\, der obere eine gegenläufige Spirale nach \frac{3}{7}\. Die Umsetzung kommt dadurch zu Stande, dass die Organe 15 und 16 in Folge irgend einer Anomalie nicht im richtigen Niveauverhältniss zu einander stehen.

### Taf. IX.

- Fig. 50. Perspectivische Ansicht eines einjährigen Zapfens von Pinus Pinus (3mal vergr.). Am Stiel kreuzen sich die 2er und 3er Zeilen nahezu rechtwinklig, indess die Schuppen des Zapfens sich in Ser und 13er ordnen. Die untersten Schuppen stehen zum Theil in der Achsel gleichbezifferter Bracteen (so z. B. die Nummern 18, 19, 21).
- Fig. 51. Narben der Kelch-, Kron- und Staubblätter am Fruchtstand von Magnolia grandiflora. Kelch- und Kronblätter in 4—5zähligen Quirlen, die Staubgefässe ziemlich regellos.
- Fig. 52. Querschnitt durch einen jungen Blüthenkopf von Helianthus annuus, im Niveau der ersten Blüthenanlagen geführt. Mit der Cam. lucida aufgenommen und genau controlirt. Vergr. 50mal.

#### Taf. X.

- Fig. 53. Fruchtstand von Magnolia Yulan mit den Narben der Staubgefässe und der Blumenhülle. Letztere besteht aus 3 dreigliedrigen Quirlen, indess die Staubgefässe sich in rechtwinklig gekreuzte Ser und 13er Zeilen ordnen. Beachtenswerth ist, dass auf der Grundspirale die Nummern 62 und 63 auf Carpiden tallen, Nr. 64 aber wieder auf ein Staubgefäss. Die Carpiden stehen in rechtwinkligen Dreier- und Fünferzeilen.
- Fig. 54. Anordnung der untersten Blüthen am Kolben von Anthurium Scherzerianum. Die mit 4 bezeichnete Blüthe steht über der Mediane der Spatha und darum etwas höher.

### Taf. XI.

- Fig. 55. Construction der eigenthumlichen Decussation bei den Caryophylleen. Es sind zweigliedrige Quirle, aber die Blattreihe 2, 5, 10 ist gegen die Reihe 1, 6, 9 etwas verschoben.
- Fig. 56. Analoge Darstellung dreigliedriger Quirle, Organ 3 liegt etwas höher als 2, dieses höher als 1. Diese Stellung ist identisch mit einer nicht ganz regelmässigen Spiralstellung, wie sie durch die punktirten Linien angedeutet ist.
- Fig. 57. Construction der regelmässigen Spiralstellung, wie sie aus der in Fig. 56 dargestellten durch den gegenseitigen Druck der Organe hervorgeht. Die in Parenthesen stehenden Ziffern bezeichnen die Reihenfolge auf der Grundspirale.
- Fig. 58. Querschnittsansicht einer Fraxineen-Knospe. Die Figur soll das Zustandekommen der eigenthümlichen Decussationserscheinungen veranschaulichen (vergl. den Text p. 85).
- Fig. 59. Schematisirte Längsansicht eines Selaginella-Scheitels. O die Anlagen der Oberblätter, U diejenigen der Unterblätter.
- Fig. 60. Stellung der Ober- und Unterblätter des nämlichen Scheitels auf der eben gelegten Cylinderfläche.
- Fig. 61. Normalstellung der Blattpaare bei Selaginella. Die Oberblätter sind mit O, die Unterblätter mit U bezeichnet.
- Fig. 62. Darstellung der Verschiebungen, durch welche die in Fig. 61 abgebildete Normalstellung in die sogenannte aufgelöste Stellung übergeführt wird. Die Organe sind gleich bezeichnet, wie in Fig. 61; die den Buchstaben beigesetzten Ziffern entsprechen hier genau der Reihenfolge von unten nach oben.

# Taf. XII.

- Fig. 63. Audere Art der Auflösung, ebenfalls durch Verschiebung aus Fig. 61 ableitbar.
- Fig. 64. Eine Auflösungserscheinung, welche im ausgebildeten Zustande nicht ohne Lücken construirbar ist.
- Fig. 65. Querschnitt durch eine gegabelte Stammspitze von Lycopodium Selago, nach CRAMER.
- Fig. 66. Eben gelegte Oberfläche eines verbänderten Stengels von Fritillaria imperialis. Die Stellung der Blätter ist eine unregelmässige; Abstände und Deckungen sind naturgetreu wiedergegeben. A und B die beiden Gabelzweige.
- Fig. 67. Horizontalprojection der Stellungen in Fig. 66. Die Organe sind gleich beziffert.

  A und B die beiden Gabelzweige.
- Fig. 68. Stellung der Blätter in Fig. 65 auf der abgerollten Oberfläche, nach den Principien der Anschlusstheorie construirt.



Fig. 69. Axillarknospe von Abies excelsa, von oben gesehen. Das dritte Blatt ist dem Stamm zugewendet. T das Tragblatt, b und b' zwei benachbarte Blätter.

### Taf. XIII.

- Fig. 70. Querschnitt durch eine Axillarknospe von Solidago canadensis nebst Tragblatt, 45mal vergr. Das dritte Blatt der Knospe ist dem Tragblatt zugewendet und liegt rechts von der senkrechten Linie. welche durch den Mittelpunkt des Stammes geht.
- Fig. 71. Axillarknospe von Baccharis halimifolia, 40mal vergr. Wegen der symmetrischen Lage der Knospe zu Stamm und Tragblatt stehen die Blätter 2 und 3 in der Mediane.
- Fig. 72. Axillarknospe von Chrysocoma coma aurea, 50 mal vergr. Knospe und Tragblatt zeigen mit Rücksicht auf die durch das Centrum des Stammes gehende Mediane eine ähnliche Asymmetrie wie in Fig. 70.
- Fig. 73. Axillarknospe von Vitis vinifera, 15mal vergr. Der Stamm ist mit I, die Axe zweiter Ordnung mit II, ihr Vorblatt mit v, ihr erstes Laubblatt mit b bezeichnet. In der Achsel des Vorblattes steht die Knospe III, in derjenigen des Laubblattes b die Knospe III.
- Fig. 74. Axillarknospe von Ampelopsis hederacea, 15mal vergr. Die Axen sind wie in vorhergehender Figur mit *I*, *II* und *III*, die Nebenblätter des Tragblattes *T* mit st bezeichnet; aa das Vorblatt der Axe *II*.
- Fig. 75. Eine zweite Axillarknospe von Vitis vinifera, 15mal vergr. Bezeichnung wie in Fig. 73; v' das Vorblatt der Axe III.
- Fig. 76. Stellung der Vorblätter am Blüthenspross mancher Solaneen. I der Blüthenstiel,  $\beta$  das Tragblatt,  $\alpha'$  und  $\beta'$  die beiden Vorblätter, von denen das letztere zugleich Tragblatt der Axe II ist. Der Pfeil deutet die schiefe Stellung der Carpiden an.
- Fig. 77. Blattbasis nebst Stammanschnitt von Aristolochia Sipho, mit 4 über einander liegenden Axillarknospen.
- Fig. 78. Construction zur Verdeutlichung der Verschiebungen in der Scheitelregion der Moosstämmchen. Vgl. p. 89.

#### Taf. XIV.

- Fig. 79. Anschluss einer vierzähligen Blumenkrone an den aus zwei decussirten Blattpaaren bestehenden Kelch, wie z. B. bei den Cruciferen.
- Fig. 80. Anschluss einer dimeren Krone an den aus zwei Blattpaaren bestehenden Kelch (wie z. B. bei Fraxinus dipetala. Die Niveaudifferenz zwischen den Blattpaaren des Kelches ist hier grösser als in Fig. 79.
- Fig. 81. Zwei Staubgefässhöcker von Mesembryanthemum, nach den Abbildungen PAYER's schematisirt. Bezifferung nach der Entstehungsfolge.
- Fig. 82. Anschluss eines fünfgliedrigen Kronwirtels an den spiralig gebauten fünfzähligen Kelch. Die Kelchblätter sind mit 1—5, die Kronblätter mit w bezeichnet; br Bracteen, durch Streckung der Axe ausser Contact.
- Fig. 83—85. Die drei Uebergangsfiguren, welche beim raschen Kleinerwerden der Organe zu Stande kommen. Alle drei bedingen ein regelmässiges Vorrücken der Contactlinien in der gegebenen recurrenten Reihe.
- Fig. 86. Schematisirte Darstellung der Störungen, welche in Fig. 92 nach Beobachtungen an Dipsacus abgebildet sind. Unsere Figur entspricht dem linken Rand der abgerollten Oberfläche. Die Organe sind in beiden Figuren gleich beziffert. Die Störung erstreckte sich bloss auf die Nummern links von der Linie x z.



- Fig. 87. Querschnitt durch einen jungen Blüthenkopf von Zinnia elegans; a a' und b b' die obersten Paare der Laubblätter, 1 bis 14 die spiralig gestellten Hüllblätter. Zeigt den Uebergang der decussirten Stellung in die spiralige.
- Fig. 88. Stellung der Schuppen eines fossilen Fisches (Lepidotus notopterus) am hinteren Ende des Körpers. Die Numerirung ist willkürlich nach Analogie der Blattstellungen durchgeführt. Man sieht, dass die Fünferzeilen nach oben steiler werden und dass der Contact auf der Dreizehnerlinie zuletzt fast unterbrochen ist.
- Fig. 89. Construction zur Bestimmung der Neigungsänderungen der Schrägzeilen beim Uebergang von der Wirtelstellung zur spiraligen nach 3, 3, 11 etc. Vgl. p. 68.

# Taf. XV.

- Fig. 90. Basaltheil eines jungen Dipsacuskopfes mit den Insertionsflächen der Hüllblätter und der untern Blüthen, beide in normaler Doppelspirale. Alle seitlichen Organe wurden unmittelbar über der Anheftungsstelle abgeschnitten und die Schnittflächen mittelst der Camera lucida aufgenommen. Vergrösserung 10mal.
- Fig. 91. Ein zweiter Dipsacuskopf, in ähnlicher Weise aufgenommen, 7mal vergrössert. Hüllblätter in normaler Doppelspirale, obere Blüthen in 26 linksläufigen und 38 rechtsläufigen Zeilen. Eine der 38er Zeilen hört oberhalb 1 auf (links oben).
- Fig. 92. Ein dritter Dipsacuskopf, ebenso aufgenommen. Hüllblätter in normaler Spirale mit Divergenzen aus der Hauptreihe, anschliessende Blüthen in 12er, 21er und 33er Zeilen, also in dreizähligen gedrehten Wirteln. Diese Störung rührt daher, dass die Organe links von der Linie x z nach Anlegung der Nummer 17 gewaltsam gehoben wurden, wodurch der Raum für die Fortsetzung der 13er Zeile 12, 25 verloren ging. Vgl. die schematische Darstellung dieser gestörten Partie in Fig. 86. Taf. XIV.

# Taf. XVI.

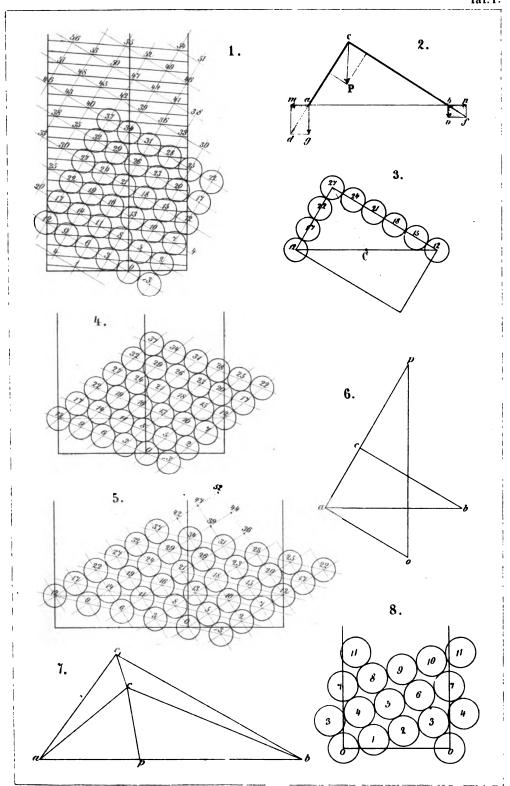
Fig. 93 u. 94. Ein vierter Dipsacuskopf, ebenso aufgenommen, wie die auf Taf. XV dargestellten. Hüllblätter bei oberflächlicher Betrachtung in 5er, 7er und 12er Zeilen und deshalb in Fig. 94 entsprechend beziffert. Blüthen normal, in 16 und 26 Schrägzeilen. Genauer betrachtet, erscheint jedoch die Basalregion bloss an einzelnen Punkten gestört und kann nach den durch punktirte Umrisse angedeuteten Veränderungen so beziffert werden, wie an normalen Köpfen. Dies ist in Fig. 93, die im Uebrigen eine Copie der Fig. 94 darstellt, geschehen.

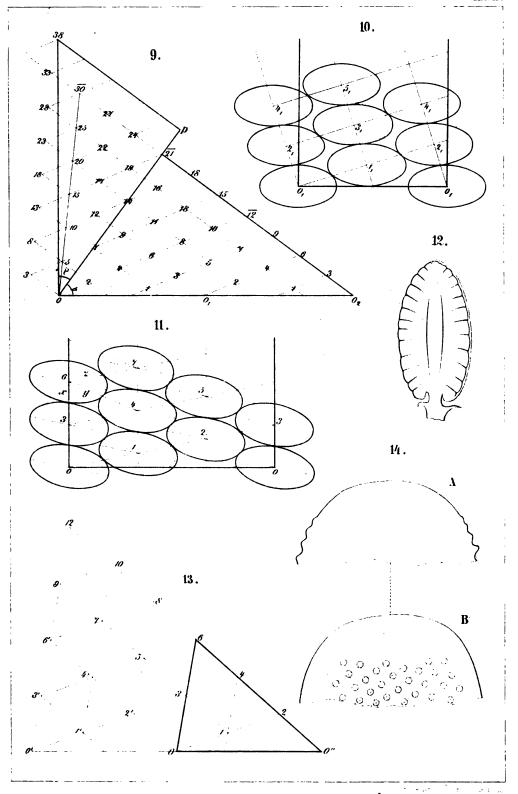
# Taf. XVII.

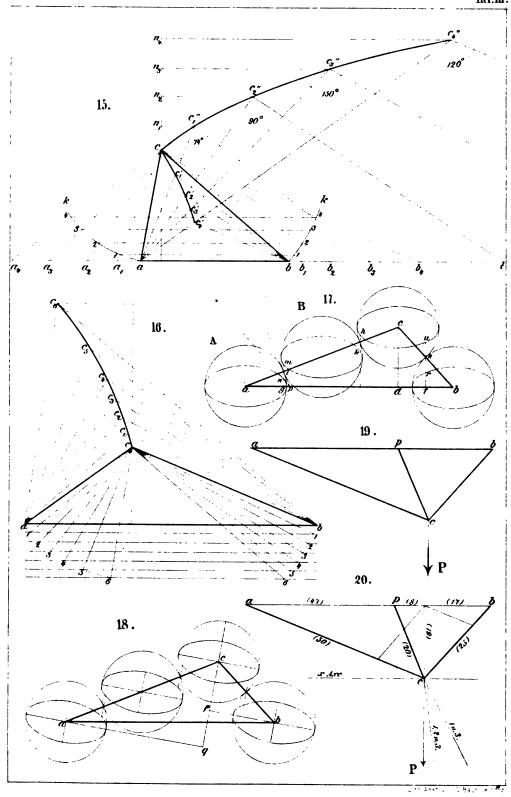
Fig. 95. Graphische Darstellung der Verschiebungen, welche bei Entfaltung der Laubknospen von Pinus Pinsapo stattfinden müssten, wenn die Organe kreisförmig und starr wären. Das schräffirte Dreieck stellt den ursprünglichen Dachstuhl in der Knospe dar; Blatt 104 bildet den Scheitel desselben. In Folge vorwiegenden Längenwachsthums nimmt die Oeffnung dieses Dachstuhls während der Entfaltung ab bis zum Grenzwerth von 60°; der Scheitel 104 rückt inzwischen nach 1041, indess die Fusspunkte 0 sich nach rechts und links um die Grösse 001 verschieben. Nach stattgefundenem Wechsel der Contactlinien wird das Organ 104 in entgegengesetzter Richtung von 1041 bis 1042 in die Höhe gehoben, um endlich von hier nach abermaligem Wechsel in die Stellung 1043 zu gelangen, welche es fortan beibehält. Das Nähere auf p. 26.

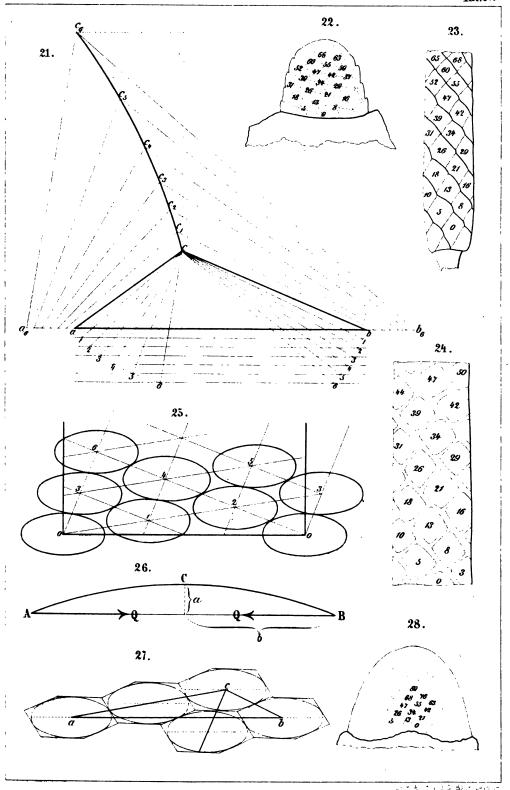


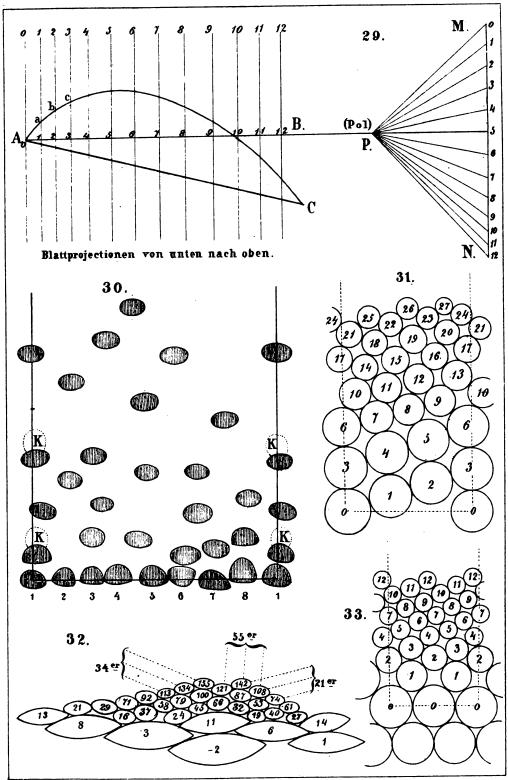
Druck von Breitkopf und Hartel in Leipzig.



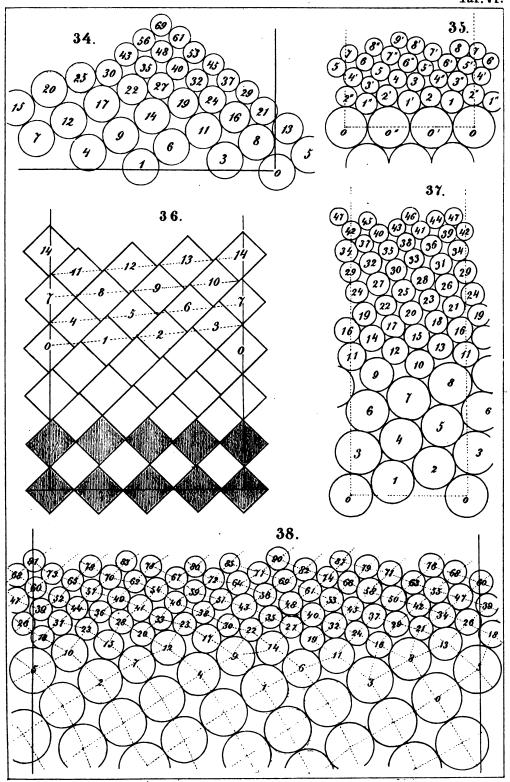


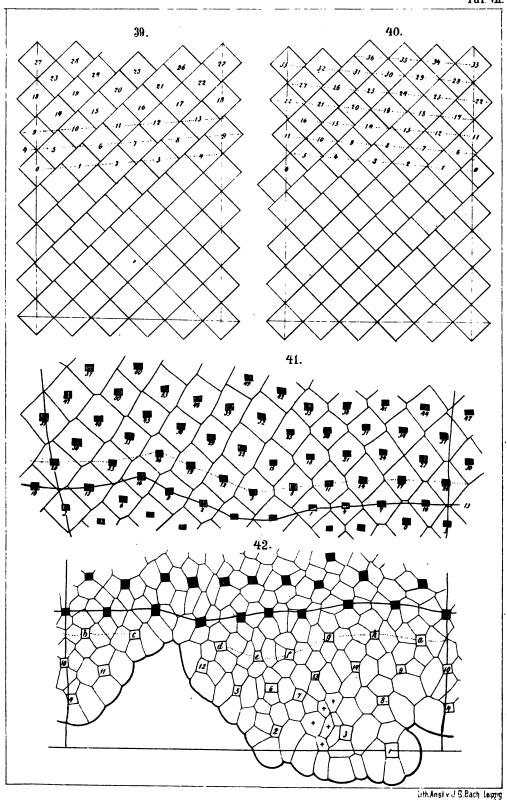


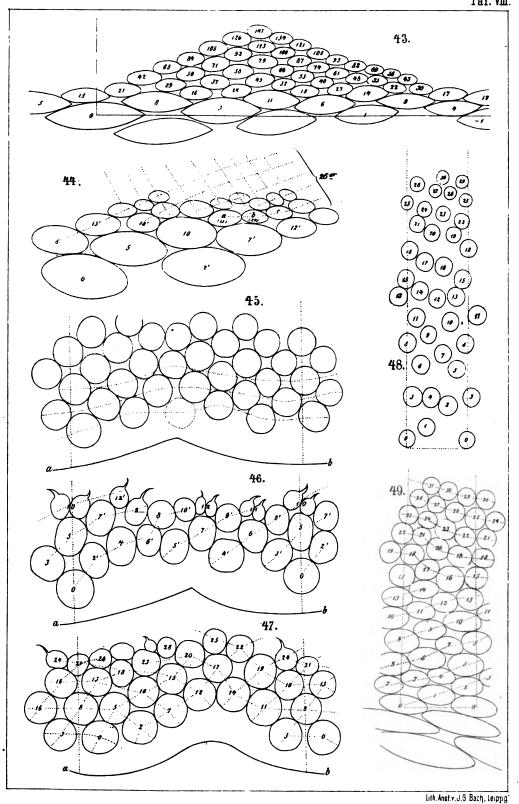


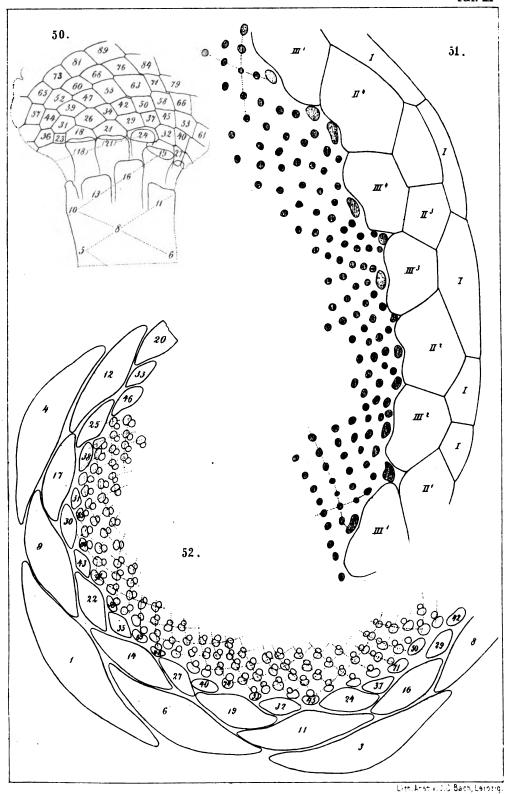


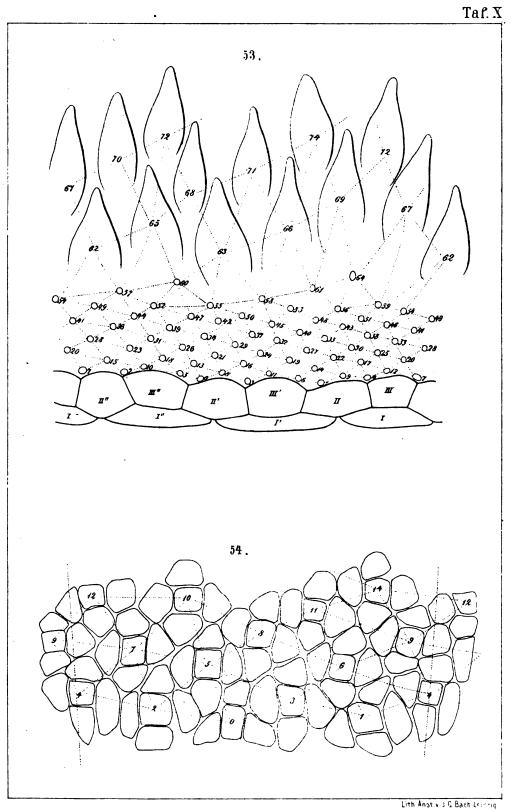
Lith w J G.Bach, Leip 21 g.

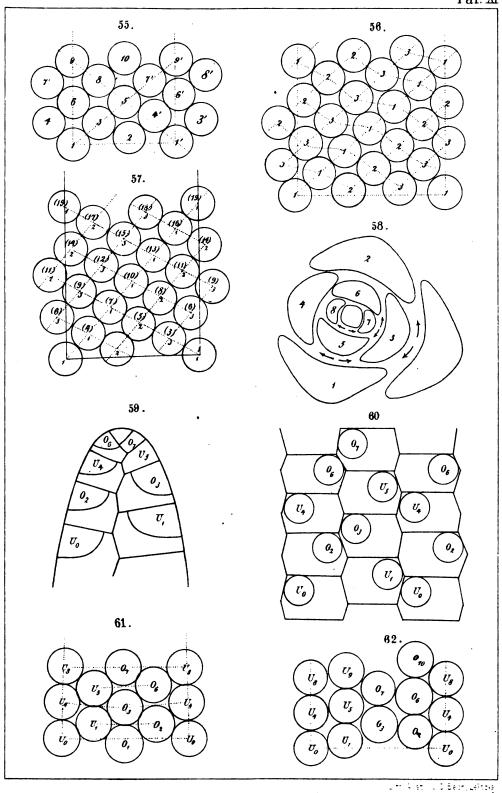


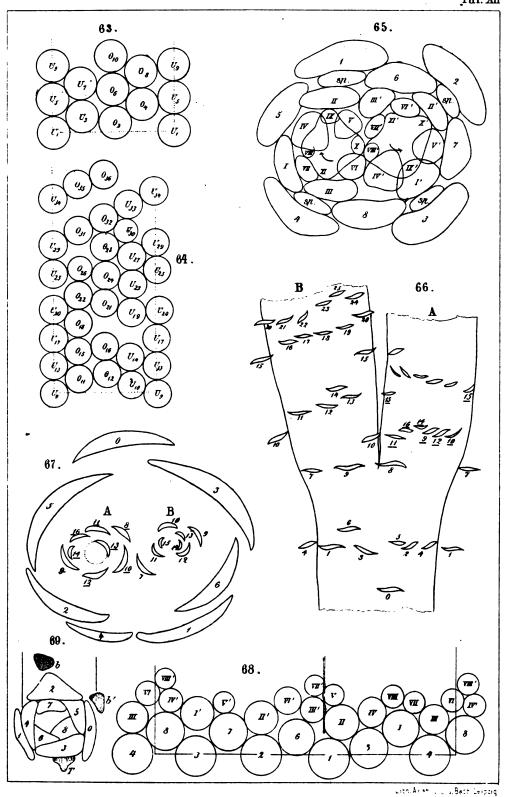


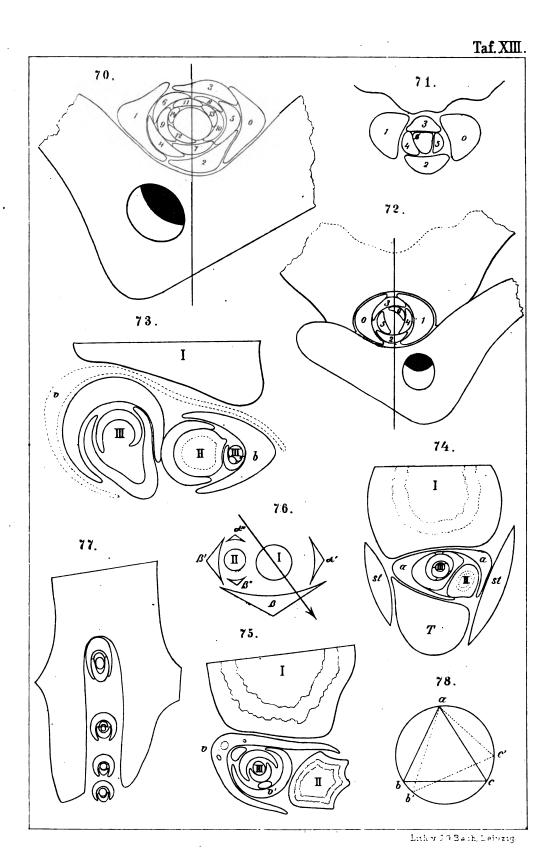


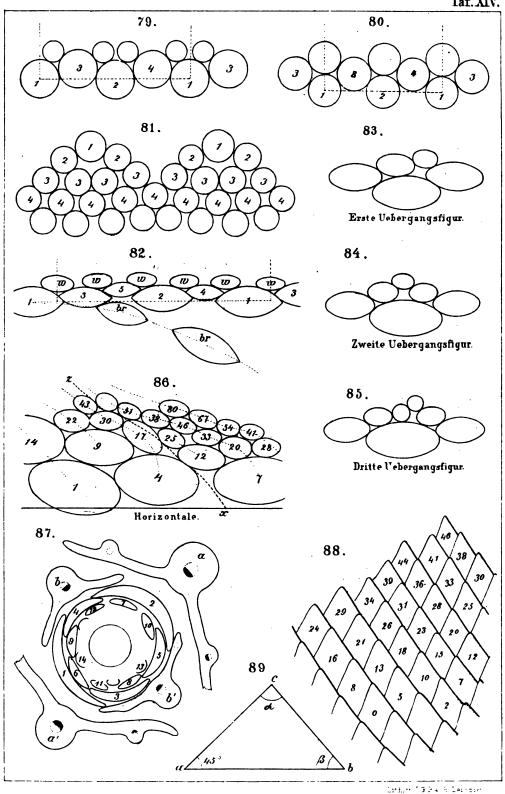


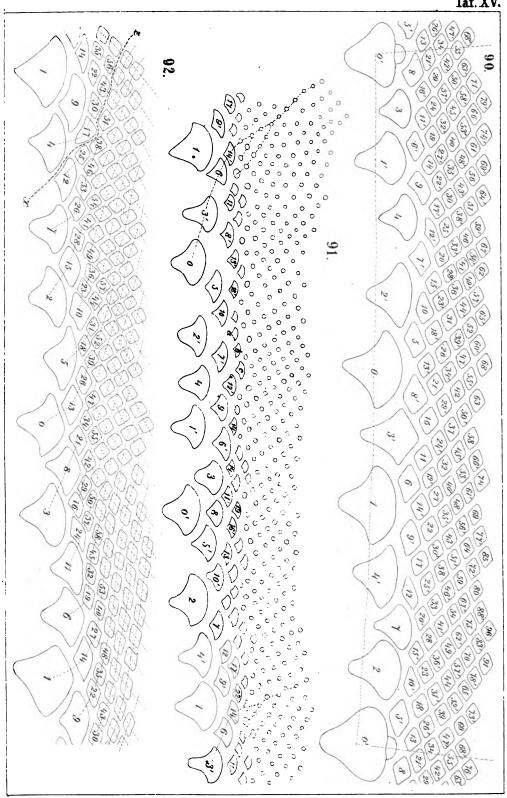




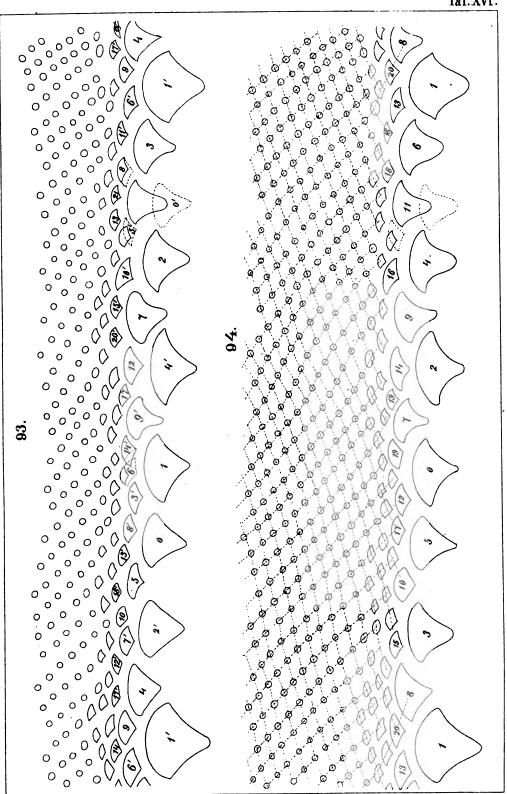








Lith.v. J. G. Beich, Leipzig



Digitized by Google



Digitized by Google

