



S. Schwendener

Zur Theorie der Blattstellungen

In:

Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. –
Berlin: Verlag der Königlich Akademie der Wissenschaften (in Commission bei Georg
Reimer)

Jahrgang 1901 : Erster Halbband (Januar bis Juni)

S. 556-569

Persistent Identifier: [urn:nbn:de:kobv:b4-opus4-40769](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:kobv:b4-opus4-40769)



Zur Theorie der Blattstellungen.

Von S. SCHWENDENER.

Die »Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen« von HANS WINKLER¹ geben mir jetzt schon, noch bevor der in Aussicht gestellte II. Theil erschienen ist, Veranlassung zu einer kurzen Entgegnung, welche zunächst meine eigene Theorie gegen Entstellungen und einseitige Deutungen schützen, zugleich aber auch zeigen soll, dass die von Tübingen ausgehende Opposition sich ganz vorwiegend auf Vorkommnisse bezieht, die mit den Hauptpunkten meiner Darstellung nur in sehr lockerem oder in gar keinem Zusammenhang stehen. Um diesem doppelten Zweck zu genügen, wähle ich für meine Entgegnung die Form eines gedrängten historischen Rückblickes.

Als ich meine Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen begann, stellte ich mir zunächst die Aufgabe, die weitgehende Annäherung der Divergenzen bei Sonnenblumen, Tannzapfen u. s. w. an die von den Brüdern BRAVAS berechneten Grenzwerte mechanisch zu erklären. Mein Augenmerk war hierbei naturgemäss auf dieselben Objecte gerichtet, die schon meine Vorgänger für ihre Beobachtungen ausgewählt hatten.

Diese Aufgabe betrachte ich als definitiv gelöst. Die fraglichen Annäherungen kommen zu Stande: 1. durch die geschilderten Dachstuhlverschiebungen, die sich für Organe von constanter Form genau berechnen lassen, am leichtesten natürlich für kreisförmige; 2. durch das allmähliche Kleinerwerden der Organe. Jeder dieser Vorgänge würde, in infinitum fortgesetzt, für sich allein den Grenzwert der gegebenen Reihe herbeiführen. In der Natur sind beide vertreten, aber beim Aufbau der Blütenköpfe giebt der zweite Vorgang, das relative Kleinerwerden der Organe, den grösseren Ausschlag.

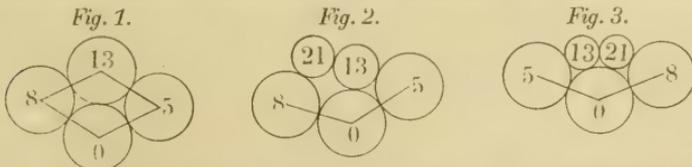
Bezüglich der Dachstuhlverschiebungen ist nun zu bemerken, dass die Frage, wo und wie die jungen Organe angelegt werden, gänzlich ausser Betracht fällt. Wir haben es hier bloss mit gegebenen Organismen zu thun, die in mindestens zwei Richtungen, oft in dreien,

¹ Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. XXXVI.

Contactlinien bilden. Eben diese Contactlinien sind die Sparren des wirksamen Dachstuhls, auf welche die beim Wachsthum entstehenden Druck- oder Zugkräfte übertragen werden. Und dass die einzelnen Organe auf den genannten Linien sich unmittelbar berühren, das lehrt die mikroskopische Beobachtung und geht überdies aus den thatsächlichen Verschiebungen, die durch Messung bestimmt werden können, unwiderleglich hervor.

Mit diesen rein mechanischen Vorgängen, die sich unter ganz bestimmten, deutlich erkennbaren Bedingungen vollziehen, stehen die WINKLER'schen Angaben über Blattbildung bei *Linaria littoralis*, *purpurea*, *repens* u. s. w. — angeblich immer ohne Contact — in keinem Zusammenhang: ebenso wenig die früheren Mittheilungen VÖCHTING's über *Linaria spuria*, bezüglich deren ich übrigens auf meine Erwiderung in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie verweise.¹ Für die in Rede stehenden Dachstuhlverschiebungen sind daher die Beobachtungen an den genannten Laubsprossen und die hieran geknüpften Deutungen vollkommen belanglos.

Etwas anders liegen die Verhältnisse in Bezug auf das Kleinerwerden der Organe. Aber auch dieser Vorgang kann doch nur an Objecten studirt werden, an welchen derselbe zu beobachten ist und wo als resultirende Wirkung eine bemerkenswerthe Annäherung der Divergenzen an den Grenzwertb thatsächlich stattfindet. Das sind also in erster Linie wieder die bekannten Blüthenköpfe mit ihren Übergängen von den Laub- zu den Hüllblättern und von diesen zur Blüthenregion. Hier habe ich denn auch die nahe liegende Frage, wie die neu hinzukommenden Organe sich an die schon vorhandenen anreihen, schon bei meinen ersten Untersuchungen sorgfältig geprüft, und das Ergebniss war, dass die Neubildungen, sobald sie höckerartig vorspringen, mit den nächstgelegenen älteren nach mindestens zwei Richtungen in Contact treten. So entstehen die bekannten Anschlussfiguren, die bei ungefähr gleich grossen Organen gewöhnlich die Gestalt eines Rhombus besitzen (Fig. 1), bei abnehmendem Durchmesser aber etwas complicirter ausfallen (Fig. 2 und 3) und überdies mit der Querschnitts-

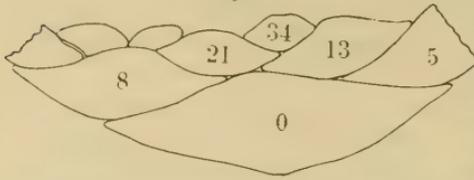


form der betreffenden Contactkörper variiren. Für die Hüllblätter von *Helianthus* ergibt sich z. B. das Bild Fig. 4.

¹ Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1899, S. 94.

Gegen die Annahme eines unmittelbaren Anschlusses der neuen Anlagen an die schon vorhandenen wendet nun WINKLER¹ ein. »es liegen dieser Annahme einige Hülfs-Hypothesen zu Grunde, deren Prüfung uns obliegt, zunächst die, dass zur Neubildung von Organen immer nur eine bestimmte Zone . . . befähigt ist«, ferner »dass auf dieser Zone an und für sich ein jeder Punkt . . . die Fähigkeit hat,

Fig. 4.



zum Bildungscentrum einer Anlage zu werden« und endlich »dass die jungen Anlagen, sowie sie sich durch einige Zelltheilungen als solche zu erkennen gegeben haben, sofort in der ganzen Grösse ihres Entwicklungsfeldes wirksam sind, d. h. in dessen Bereich das Entstehen anderer Neuanlagen verhindern«.

In der Wiedergabe dieser angeblichen Hülfs-Hypothesen habe ich die Worte, die mir überflüssig oder unzutreffend zu sein schienen, weggelassen. Es ist z. B. nicht richtig, dass die zu Neubildungen befähigte Zone bei Spiralstellungen schraubenlinig verläuft: bei den hier in Betracht kommenden Objecten besitzt sie immer Ringform. Auch die Annahme, dass ein jeder Punkt dieser Zone »nicht nur die Fähigkeit, sondern auch das Bestreben hat, zum Bildungscentrum einer Anlage zu werden«, ist keineswegs nothwendig; es genügt, ein solches Bestreben auf die wirklichen, mikroskopisch erkennbaren Bildungscentren einzuschränken, deren jedesmalige Lage durch die Anschlussregeln gegeben ist. Doch das sind untergeordnete Dinge.

Was nun aber die Bezeichnung der erwähnten Annahmen als »Hülfs-Hypothesen« betrifft, so muss ich dagegen Verwahrung einlegen. Es handelt sich hier gar nicht um Hypothesen, sondern um entwicklungsgeschichtliche Thatsachen und um Folgerungen, die sich daraus mit Nothwendigkeit ergeben. Das Vorhandensein einer organbildenden Zone braucht doch nicht erst bewiesen zu werden, ebenso wenig die akropetale Entwicklungsfolge der Neubildungen und das Fehlen von Einschaltungen. In all diesen Dingen liegt absolut nichts Hypothetisches. Aber auch die Annahme, dass jeder Punkt der organbildenden Zone befähigt ist, zur Erzeugung neuer Anlagen angeregt zu werden, stützt sich auf beobachtete Thatsachen. Wenn der nach oben offene Rhombus etwa die Form Fig. 1 aufweist, so wird ein einziges gleich-grosses Organ die Lücke vollständig ausfüllen, und ein solches Organ kommt thatsächlich an der vorgezeichneten Stelle zur Entwicklung.

¹ A. a. O. S. 17.

Erfährt dagegen der Rhombus durch vorwiegendes Tangentialwachstum eine erhebliche Verbreiterung (Fig. 2 und 3), so wird auch die Lücke breiter, und es müssen jetzt zwei Organe angelegt werden, um sie auszufüllen. Die Zahl der Schrägzeilen wird dadurch vergrössert. Kommt hierzu noch eine allmähliche Grössenabnahme der Neubildungen, so wird die Vermehrung der Schrägzeilen beschleunigt und verstärkt. Nicht selten kommen alsdann die zwei neuen Organe paarweise neben einander zu liegen (Fig. 3) oder lassen sogar noch eine Lücke zwischen sich. Es ist klar, dass so verschiedene Gruppierungen nur verständlich sind, wenn beliebige Punkte der Bildungszone zu sprossen vermögen und den offenen Rhombus je nach Lage der Dinge durch 1, 2 oder 3 neue Organe vervollständigen. Mit Anlagen, die man schon vor Beginn des tangentialen Wachstums als vorhanden annimmt, ist in solchen Fällen schlechterdings nicht auszukommen.

Es ist ferner wohl zu beachten, dass die Dachstuhlverschiebungen und das Kleinerwerden der Organe sowohl für die mathematische Betrachtung wie auf Grund der Beobachtung die nämlichen Wirkungen ergeben. Irgend eine störende Beeinflussung durch unbekanntere innere Kräfte kommt also auch beim Kleinerwerden der Organe nicht zur Geltung.

Diese Bemerkungen glaubte ich einschalten zu sollen, um die WINKLER'schen »Hülfshypothesen« in's richtige Licht zu stellen. Ich nehme jetzt den historischen Faden wieder auf. Es war nicht zu verkennen, dass meine Anschluss-theorie mit der Auffassung NÄGEL's, wonach die Spiralstellungen von der Segmentirung der Scheitelzelle abhängig sein sollten, in schroffem Widerspruch stand. Deshalb war ich schon in den »Blattstellungen« bemüht, meine abweichende Ansicht zu rechtfertigen. Es gelang mir aber erst in den achtziger Jahren (1885), definitiv nachzuweisen, dass bei den Gefässkryptogamen irgend eine Beziehung zwischen Blattstellungen und Segmentspirale nicht besteht. Damit war ein wesentliches Bedenken, das ich selbst nicht gering anschlug, aus dem Wege geräumt. Für die Phanerogamen, von denen wir jetzt wissen, dass sie keine Scheitelzelle besitzen, hatten solche Bedenken schon damals wenig Gewicht.

Die Sonderstellung, welche die Laubmoose in gewissem Sinne einnehmen, beruht bloss darauf, dass hier jedes Segment einem Blatte die Entstehung giebt. Damit ist allerdings die Gleichläufigkeit der Segment- und der Blattspirale gegeben; allein die Divergenzen erfahren auch hier nachträgliche Veränderungen, welche eine mehr oder weniger weitgehende Amäherung an den Grenzwert zur Folge haben. In diesem Punkte bieten also die Laubmoose nichts Besonderes.¹

¹ Vergl. HANS SECKT, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Botan. Centralblatt 1901.

Meine Beobachtungen aus dem Jahre 1880 hatten ferner ergeben, dass auch die wenigen Florideen, welche Spiralstellungen aufweisen, diese Eigenthümlichkeit den Contactverhältnissen in der Scheitelregion zu verdanken haben. Dem wurde zwar widersprochen: allein die eben citirte Abhandlung von HANS SECKT enthält neue, gewichtige Belege für die Richtigkeit meiner Auffassung.

Auf die Einwände RACIBORSKI's, welcher das Vorhandensein eines Contactes für die jungen Anlagen von *Nymphaea*, *Nuphar* u. a. einfach in Abrede stellt, brauche ich hier nicht zurückzukommen, da ich dieselben vor wenigen Jahren besprochen und auf Grund eigener Untersuchungen gezeigt habe, dass sie unbegründet sind.¹

Ebenso würde ich mich in unnöthige Wiederholungen verlieren, wenn ich auf die Angriffe von K. SCHUMANN hier nochmals eingehen wollte. Aus meiner Erwiderung² geht für Sachverständige zur Genüge hervor, dass unter Anderem alle auf mechanische Fragen bezüglichen Erörterungen dieses Autors — und dazu gehören in erster Linie die Dachstuhlverschiebungen — gänzlich verfehlt sind. Wenn WINKLER trotzdem die SCHUMANN'sche Kritik meiner Theorie für »einwandfrei« hält³, so verräth er damit nur seine eigene Unkenntniss auf diesem Gebiet. Solchen Opponenten gegenüber verzichte ich gern auf jede weitere Discussion über mechanische Probleme. Die Zukunft mag entscheiden, wer Recht hat. Am Ende werden doch wohl diejenigen Autoren die Oberhand gewinnen, welche die Wirkung von Druck und Zug auf ein geschlossenes Organsystem besser zu beurtheilen im Stande sind als SCHUMANN und WINKLER.

Die Mechanik der Verschiebungsvorgänge ist ohnehin schon in meinen »Blattstellungen« so fest begründet, dass ich seitdem etwas wesentlich Neues nicht hinzuzufügen hatte und darum auch jetzt kein Bedürfniss empfinde, auf Angriffe in dieser Richtung immer wieder zu antworten.

Die Contactfrage habe ich dagegen im Laufe der Jahre wiederholt geprüft, und zwar gerade an denjenigen Objecten, auf welche meine Opponenten ihren Widerspruch gestützt hatten. Das Ergebniss war immer dasselbe: der Contact zwischen den jungen Anlagen war unzweifelhaft vorhanden, aber freilich im Allgemeinen nicht auf den Orthostichen, sondern auf denjenigen Parastichen, welche am Scheitel den wirksamen Dachstuhl bilden. Eine Ausnahme hiervon bilden nur wenige Objecte, die auch sonst mancherlei Abweichungen vom gewöhnlichen Aufbau darbieten, so z. B. die Kolben von Zea-Mais, die dreikantigen

¹ Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1895, S. 645. Ges. bot. Mitth. I, S. 184.

² Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1899, S. 895.

³ A. a. O. S. 1.

Cacteen und dergl. Diese Objecte gebe ich preis. Was verschlägt es, wenn in der Fülle der Gestaltungen bei höheren Pflanzen eine kleine Anzahl nicht in den Rahmen meiner Theorie hineinpasst?

Man wird es bei dieser Sachlage begreiflich finden, wenn ich in dieser vielumstrittenen Frage das Meine gethan zu haben glaube, um den Vorgang der Neubildungen in der Scheitelregion, soweit möglich, zu ergründen, und es nunmehr ablehne, auf jeden neuen Angriff immer wieder eine Entgegnung folgen zu lassen. Die Einwände VÖCHTING'S, die sich auf die Blattbildung bei *Linaria spuria* bezogen, habe ich noch geprüft und beantwortet; die Angaben WINKLER'S, die sich in ähnlicher Richtung bewegen, werde ich einstweilen unerwidert lassen.

Es erscheint mir indessen nicht ganz überflüssig, noch einen Blick auf die Methode zu werfen, welche meine Tübinger Fachcollegen in ihrer Kritik befolgen. Wie schon oben erwähnt, hatte ich mir die Aufgabe gestellt, eine mechanische Erklärung zu finden für die in vielen Fällen so auffällende Annäherung der Divergenzen an den Grenzwert der gegebenen Reihe. Es ergab sich, dass bald die seitliche Verschiebung nach dem Dachstuhlprincip, bald die relative Grössenabnahme der Organe, bald auch das Zusammenwirken beider Vorgänge die fraglichen Stellungsänderungen herbeiführt. In welchem Maasse der eine oder der andere Factor in einem bestimmten Falle betheilig ist, konnte nur durch Beobachtung entschieden werden. Und selbstverständlich war ich hierbei auf solche Organsysteme angewiesen, bei denen entweder die Dachstuhlverschiebung oder das Kleinerwerden der Organe oder Beides zu beobachten war.

Man sollte nun meinen, es wäre für meine Kritiker angezeigt gewesen, für die Nachprüfung dieselben oder doch ähnliche Objecte zu wählen. Das geschah aber nicht. Sie berichten bloss über Beobachtungen an Laubsprossen von *Linaria*, *Anagallis*, *Antirrhinum* u. s. w., bei welchen Stellungsänderungen durch Dachstuhlverschiebung oder durch Kleinerwerden der Organe gar nicht vorkommen. Die Hauptfrage blieb also ausser Betracht. Das ist eine eigenthümliche Methode, die im Wesentlichen darauf hinausläuft, Vorkommnisse zu bestreiten, die man nicht selbst gesehen hat und auch nicht sehen wollte. Überdies sind manche der von WINKLER aufgeführten Pflanzen durch notorische Unregelmässigkeiten in der Blattstellung ausgezeichnet, die nach meiner Auffassung durch die veränderliche Grösse der Blattanlagen verursacht werden. So z. B. *Linaria purpurea*.¹ Es leuchtet ein, dass die Inconstanz der Grössenverhältnisse auch Störungen in den Anschluss-

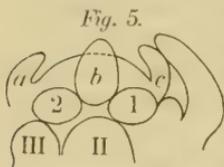
¹ Vergl. WINKLER, a. a. O. S. 24.

formen mit sich bringt. Beobachtungen an solchen Laubspossen sind jedenfalls gänzlich ungeeignet, über das Vorrücken der Contactzellen durch Sparrwechsel oder durch Kleinerwerden der Organe irgend welche Aufschlüsse zu gewähren.

Von einem solchen Vorrücken ist nun allerdings bei WINKLER nicht die Rede; er legt das Hauptgewicht darauf, dass bei den untersuchten Laubtrieben die Stellungsänderungen sich ohne Contact vollziehen. Das ist der Kernpunkt seiner Beobachtungen. Diese Annahme ist bekanntlich schon öfter gemacht worden: sie hat sich aber in allen Fällen, die ich nachuntersuchen konnte, als unrichtig erwiesen. Ich habe auch nicht den Eindruck gewonnen, dass die WINKLER'schen Belege beweiskräftiger seien als die der früheren Opponenten. Da jedoch ein Eingehen auf Einzelheiten hier zu weit führen würde, so beschränke ich mich darauf, meine eigene Auffassung durch Wiedergabe einer Scheitelansicht von *Linaria purpurea*, welche im Jahre 1898 aufgenommen wurde (Fig. 5), zu rechtfertigen. Die Figur zeigt, dass die zu drei successiven Wirteln gehörigen Blattanlagen II, III, 1, 2

und *a, b, c* in den Richtungen III, 2*b* und 1*b* Contactlinien bilden, während die WINKLER'schen Abbildungen für dieselbe Pflanze das Fehlen des Contactes beweisen sollen. Voraussichtlich würde sich im Falle der Nachuntersuchung auch bei anderen Pflanzen derselbe Gegensatz in den Befunden herausstellen. Eine Verständigung wäre also doch nicht zu erwarten.

Wie übrigens nach WINKLER, der den Contact leugnet, die Annäherung der Divergenzen an den Grenzwert, der bei Sonnenblumen oft bis auf die Minute erreicht wird, zu Stande kommen soll, ist mir nicht ganz klar geworden. Nach dem Eifer zu schliessen, mit dem er gegen die Annahme von Druckwirkungen zu Felde zieht (S. 47–57), scheint er in keinem Stadium der Entwicklung irgend eine mechanische Beeinflussung anzuerkennen. Wir hätten es also stets nur mit inneren unbekanntem Kräften oder, wenn ich die Bezeichnung NÄGELI's gebrauche, mit idioplasmatischen Anlagen zu thun. Allein die Vorstellung, dass das Idioplasma befähigt sei, bei der Neubildung von Organen die Divergenzen genau nach der Regel des goldenen Schnittes abzumessen, muss von vorn herein als unstatthaft bezeichnet werden. Solche Leistungen in der Präcisionsmechanik dürfen wir dem Plasma nicht zumuthen. NÄGELI selbst war auch weit davon entfernt, an seine idioplasmatischen Anlagen so weitgehende Anforderungen zu stellen. Er hat gegen nachträgliche Verschiebungen gedrängt stehender Blätter nichts einzuwenden, sondern vertheidigt seine bekannte Auffassung nur bezüglich der »an den Caulospitzen primär auftretenden Stel-



lungen«. ¹ WINKLER vertritt also, wenn er mechanische Divergenzänderungen durchaus verwirft, eine ganz extreme Ansicht, welche mit unzweifelhaften Thatsachen im Widerspruch steht. Über diesen Punkt habe ich mich indessen schon früheren Opponenten gegenüber geäußert: es hätte keinen Zweck, hier nochmals darauf einzugehen. Ich bleibe dabei, dass meine Angaben über Stellungenänderungen in Folge von Stauchung oder Streckung der untersuchten Organsysteme auf zuverlässiger Beobachtung beruhen und dass die Theorie dieser Vorgänge auf sicherer Grundlage aufgebaut ist.

Auf die bisher erwähnten Einwände WINKLER's, die sich wenigstens an Beobachtungen, wenn auch nach meinem Dafürhalten an unzutreffende oder belanglose Beobachtungen, anlehnen, folgen andere, welche einzig und allein durch Missverständnisse hervorgerufen sind. Dahin gehören z. B. die Erörterungen über den Abortus (S. 27), die an meine hierauf bezüglichen Betrachtungen in den »Blattstellungen« anknüpfen. Der Autor glaubt »nachgewiesen zu haben, dass die SCHWENDENER'sche Abortustheorie mit den Principien der mechanischen Theorie unvereinbar ist«. Diese irrthümliche Behauptung wird einigermaßen begrifflich, wenn man sich an den Stufengang in meiner Theorie der Blattstellungen erinnert. Es ist hier zunächst nur von Organsystemen die Rede, welche radiär gebaut sind, deren Tragaxe folglich weder Punkte noch Zonen aufweist, die zu Neubildungen unfähig sind. Das war der einfachste Fall, von dem ich ausgehen wollte. Im vierten Abschnitt habe ich dann den Versuch gemacht, die erhaltenen Resultate, soweit möglich, auf die Blüthe der Angiospermen zu übertragen, beispielsweise auch auf solche, bei denen wir Abortus annehmen müssen. Selbstverständlich musste hier die Voraussetzung, dass alle Punkte des Blütenbodens für die Organbildung gleichwerthig seien, fallen gelassen werden: denn es gehört ja doch zum Begriff des Abortus, dass gewisse Stellen, die früher Kelchblättern oder Staubgefäßen u. s. w. die Entstehung gaben, in der zygomorph gewordenen Blüthe die Befähigung zu Neubildungen heute nicht mehr besitzen. Für die Anschlussstheorie sind jedoch derartige kleine Änderungen in den Prämissen ohne alle Bedeutung. Man kann z. B. ebenso gut annehmen, dass statt der ganzen nur die halbe Oberfläche der Tragaxe bei der Organbildung betheilig sei; die gesetzmässigen Anschlüsse und die Dachstuhlverschiebungen werden dadurch nicht gestört. Sterile Punkte oder Zonen sind also wohl vereinbar mit meiner Theorie, die sich überhaupt den verschiedensten Verhältnissen leicht anpassen lässt.

¹ Vergl. NÄGELI, Abstammungslehre S. 494.

Auf einem Missverständniss, das freilich ein recht mangelhaftes Studium meiner »Blattstellungen« verräth, beruht ferner der angebliche Gegensatz zwischen den beiderseitigen Anschauungen betreffend die relative Grösse der Anlagen (S. 41). Diese ist nämlich nach Beobachtungen WINKLER's nicht constant, und das soll ein Ergebniss sein, welches mit den Voraussetzungen der mechanischen Theorie im Widerspruch steht: denn »für diese ist die relative Grösse der Anlagen constant«. Wie kann man nur so etwas behaupten? Meine Dachstuhlverschiebungen kommen ja gerade dadurch zu Stande, dass das Verhältniss der Organe zum Umfang des Systems, d. h. die relative Grösse derselben, sich allmählich ändert. Dasselbe gilt von den Stellungsänderungen durch Kleinerwerden der Organe, welche z. B. in der Hüllblattregion der Compositenköpfe, also bei gleichnamigen Gebilden, sehr leicht zu beobachten sind. Auch der Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellung bei den Aroideen ist auf Änderungen im relativen Grössenverhältniss zurückzuführen. All das ist schon in meinen »Blattstellungen« nicht bloss angedeutet, sondern ausführlich dargelegt.

Die weiteren Angaben WINKLER's über relative Grössenverhältnisse scheinen mir zum Theil ebenfalls auf missverständlicher Auffassung zu beruhen. Er citirt z. B. eine Stelle aus der Abhandlung von JULIUS KLEIN¹ über Bildungsabweichungen an Blättern, in welcher betont wird, dass besonders kräftige Sprosse keineswegs immer Stellungsänderungen zeigen. Von der relativen Grösse der Organe ist indess in der citirten Stelle nicht die Rede. Der Verfasser beschäftigt sich überhaupt vorwiegend mit ganz anderen Fragen. Wozu also das Citat?

Dass im Übrigen die Grössenverhältnisse bei Stellungsänderungen den Ausschlag geben, betrachte ich im Gegensatz zu WINKLER als festgestellt. Ich habe diese Dinge im Laufe der Jahre oft genug untersucht, um darüber ein auf Thatsachen basirtes Urtheil fällen zu können. Auch meine letzten Untersuchungen über Divergenzänderungen an den Blütenköpfen der Sonnenblumen² haben unzweifelhaft ergeben: 1. dass schon die ursprünglichen Stellungen der peripherischen Blütenanlagen von dem Verhältniss ihres tangentialen Durchmessers zum Umfang des Systems abhängig sind; 2. dass dieses Verhältniss im Verlaufe des Wachstums der Köpfe sich ändert und im Jugendstadium beispielsweise durch 1 : 80, zuletzt durch etwa 1 : 115 ausgedrückt werden kann; 3. dass die Divergenzen in Folge dieser Veränderungen sich mehr und mehr dem Grenzwerth nähern. Ebenso ist das fragliche Verhältniss bei den sogenannten Wassersachsen nach meinen Beobachtungen unverkennbar der entscheidende Factor für die hier vorkommenden Stellungs-

¹ Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. XXIV, S. 493.

² Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1900, S. 1042.

änderungen. Um diese letzteren richtig darstellen zu können, muss freilich auch das Flächenbild mit seinen Schrägzeilen, d. h. die Anordnung der Organe auf der abgerollten Cylinderfläche, bekannt sein: Querschnittsansichten, wie sie uns WINKLER vorführt, genügen nicht (man vergleiche z. B. seine Figuren 27–32 auf Taf. III).

Zu Missverständnissen kann auch der Umstand führen, dass WINKLER¹ unter dem Titel »Die Drucktheorie« nur die Erscheinungen bespricht, welche bei Axillarknospen und einigen anderen Objecten zu beobachten sind, wo bereits vorhandene Organe einen Druck auf neu entstandene Scheitel ausüben. Es ist zwar Sache des Autors, seine Überschriften nach Gutfinden zu wählen: ich möchte aber doch betonen, dass meine Dachstuhlverschiebungen ebenfalls durch Druckwirkungen zu Stande kommen und dass auch die Querschnittsformen der Organe häufig mehr oder weniger davon abhängig sind, in sehr augenfälligem Maasse z. B. bei den Pinuszapfen, deren Apophysen in jedem Stadium ein geschlossenes Netz von Polygonen bilden. Wo immer Stauchung oder Streckung eines Organ-systems bei gegebenem Contact stattfindet, sind Druckwirkungen unvermeidlich. Meine mechanische Theorie ist also gerade in den wichtigsten Fragen eine »Drucktheorie«. Und dass in den hierher gehörigen Fällen das Vorhandensein eines Druckes »erst zu beweisen« sei, wie WINKLER² meint, das kann ich nur als haltlosen Einfall bezeichnen.

Die einzelnen Beobachtungen meines Opponenten an Axillarsprossen durch Nachuntersuchung zu prüfen, muss ich Anderen überlassen. In Bezug auf die S. 51 erwähnten Achselknospen von *Linaria spuria* glaube ich aber doch auf meine frühere Mittheilung³ hinweisen zu sollen, wonach die citirte VÖCHTING'sche Angabe einige Bedenken erregt. Die Figuren 2 und 7 der zur Mittheilung gehörigen Tafel lassen sich mit »ringsum freistehenden« Knospen schwer vereinbaren. Ebenso sind in Betreff der eigenartigen Vorkommnisse bei *Victoria regia* die bisherigen Untersuchungen kaum als endgültig abschliessende zu erachten.⁴ Hat SCHUMANN richtig beobachtet, so liegt hier wieder eine jener seltenen Besonderheiten vor, die für die allgemeinenstellungsfragen nur wenig Interesse gewähren. Ich habe deshalb meine Aufgaben, so oft ich eigenem Antrieb frei folgen konnte, stets mit Vorliebe aus der reichen Fülle normaler Gestaltungen geschöpft, ohne mich viel um Abnormitäten zu kümmern, die zu allgemein gültigen Schlüssen ja doch nicht führen können.

¹ A. a. O. S. 43.

² A. a. O. S. 49.

³ Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1899, S. 94.

⁴ Bezüglich der Blattanlagen verhalten sich junge Exemplare von *Victoria regia* nach eigenen Untersuchungen vollkommen normal. Vergl. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1895, S. 645; Ges. bot. Mith., Bd. I. S. 184 und Taf. X.

Ähnliche Erwägungen haben mich auch beim Studium der Blattstellungen geleitet. Es schien mir geboten, mit Laubtrieben und Inflorescenzen zu beginnen und erst nach Erledigung der hier vorliegenden Fragen einen vergleichenden Blick auf die Blüten zu werfen, wo bekanntlich die Verhältnisse in Folge von Zygomorphie, Verbreiterung des Blütenbodens, intercalaren Einschaltungen u. s. w. sehr viel verwickelter sind als bei Laubsprossen und Inflorescenzen. Der Versuch, einige der erhaltenen Resultate auf die Blütenphyllome zu übertragen, war auch nicht ohne Erfolg. Aber immerhin kommen bei complicirteren Blüten so mancherlei Besonderheiten vor, dass ich es nicht für zulässig halten kann, daraus Schlüsse zu ziehen, welche für die Stellungsverhältnisse im Allgemeinen maassgebend sein sollen. Darum lege ich auf die von WINKLER¹ erwähnten Angaben über die Blüten der Loasaceen kein Gewicht.

Die von Tübingen ausgehende Opposition zieht überhaupt die heterogensten Thatsachen herbei, um die eine These zu vertheidigen, dass der morphologische Ort der Neubildungen durch innere Kräfte, nicht durch Anschlussfiguren und Druckverhältnisse bestimmt sei. Das Hauptthema meiner Abhandlung wird kaum berührt.

Gegen die Annahme innerer Kräfte ist nun meinerseits auch nicht das Geringste einzuwenden: sie ist in meinen Augen selbstverständlich, weil Neubildungen ohne solche Kräfte undenkbar wären. Ich stimme auch darin mit WINKLER überein, dass wir »über diese inneren Kräfte noch herzlich wenig aussagen können«. Wenn er aber trotzdem weit davon entfernt sein will, sich ihre Wirkungsweise als »geheimnissvoll« vorzustellen, so ist mir das unverständlich. Ich möchte indessen nicht um Worte streiten.

Eines aber glaube ich in Betreff der inneren Kräfte noch hervorheben zu sollen. Bei den Objecten, die für mich vorzugsweise in Betracht kamen, ist das Zusammenwirken dieser Kräfte stets derartig, dass die neuen Anlagen gerade da sichtbar hervortreten, wo sie nach den Anschlussregeln zu erwarten sind. So viel weiss ich, und an dieser Beobachtungsthatfache wird auch die weitere Erforschung der inneren Kräfte, auch wenn sie recht erfolgreich sein sollte, nichts ändern können. Die Resultate mögen ausfallen, wie sie wollen, meine Theorie der seitlichen Verschiebungen ist davon unabhängig.

Es hat deshalb keinen Sinn, wenn RACIBORSKI und WINKLER² »jede Theorie der Blattstellungen für verfehlt halten, welche die Vorgänge im Innern der wachsenden Sprossspitze nicht in Betracht zieht«.

¹ A. a. O. S. 30.

² WINKLER, a. a. O. S. 72.

Das sind stimmungsvolle, aber ungerechtfertigte Worte, welche auf dieselbe Unkenntniss der theoretischen Grundlagen hinweisen, die ja auch sonst bei meinen Opponenten hier und da zu Tage tritt. Nach solchen Grundsätzen beurtheilt, müsste die bekannte Abhandlung der Brüder BRAVAIS gleichfalls als »verfehlt« bezeichnet werden; denn von inneren Kräften ist darin nicht die Rede.

Aber auch die Entschiedenheit, mit welcher derselben These zu Liebe Druckwirkungen bei Axillarknospen bestritten werden, erscheint mir so wenig gerechtfertigt, dass ich keine Veranlassung habe, hierüber neue Untersuchungen anzustellen. Es ist doch nicht zu bezweifeln, dass turgescente und im Wachsthum begriffene Zellen, Gewebe oder Organe, wenn sie einander berühren, sich immer auch wechselseitig drücken. Das Holzparenchym drückt z. B. auf die todten Spiral- und Ringgefässe und bewirkt deren Abplattung, wenn die Spiralwindungen oder Ringe zu weit von einander abstehen, um die nöthige Versteifung herzustellen. Der Cambiumring drückt die Rinde in radialer Richtung nach aussen, wobei ihm das Holz als Widerlager dient. Junge seitliche Organe verbreitern in Folge von Druckwirkungen ihre Berührungsflächen u. s. w. Der VÖCHTING'sche Satz, »dass auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefert«, auf den WINKLER¹ mit besonderem Nachdruck hinweist, hat für turgescente wachsende Organe keine Geltung. Diese drücken sich zum mindesten mit ihrer Turgorkraft, die beispielsweise bei einer mittleren Höhe von 5 Atmosphären 50^{er} pro Quadratmillimeter beträgt. Schon auf Grund dieser allgemeinen Erwägungen geht es schlechterdings nicht an, Druckwirkungen bei Axillarknospen von vorn herein zu verwerfen. Wo Contact vorhanden, kann bei wachsenden Organen oder Geweben der Druck nicht ausbleiben.

Mit Rücksicht auf die Vorliebe meiner Opponenten für »innere Kräfte« sei zum Schlusse noch erwähnt, dass ich meinerseits niemals behauptet habe, derartige Voraussetzungen seien a priori widersinnig. Ich habe nur betont, dass meine Untersuchungen keinerlei Anhaltspunkte zu Gunsten vorgezeichneter Bildungscentren geliefert haben, und noch neuerdings auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die sich für die nachträglichen Verschiebungen aus einer solchen Annahme ergeben.² Die Beobachtung hat mich immer wieder, so oft ich geeignete Objecte einer Prüfung unterzog, in der Ansicht bestärkt, dass jedesmal, wenn gesetzmässige Anschlüsse wegen sprungweiser Grössen-

¹ A. a. O. S. 48.

² SCHWENDENER, Divergenzänderungen an den Blüthenköpfen der Sonnenblumen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1900, S. 1059.

abnahme der Organe oder aus anderen Gründen nicht mehr möglich sind, beliebig abweichende Stellungen zu Stande kommen. Schon eine aussergewöhnliche relative Kleinheit der Neubildungen hat häufige Störungen im Gefolge, so z. B. im Fruchtstand von *Philodendron giganteum*, *Anemone pedata* u. a. Mit vorgezeichneten Anlagen sind solche Vorkommnisse nicht wohl vereinbar. Auch für *Polysiphonia* ist als festgestellt zu erachten, dass 2–3 sterile Gliederzellen, die zwischen die blattbildenden sich einschalten, gesetzmässige Anschlüsse verhindern und dadurch Unregelmässigkeiten in den Stellungsverhältnissen verursachen.¹ Ich kann also nur wiederholen, dass ich bis dahin bei normalen Gewächsen nicht einen einzigen Fall kennen gelernt habe, wo eine regelmässige Spiralstellung auf die alleinige Wirksamkeit innerer Kräfte zurückgeführt werden müsste. Die WINKLER'schen Querschnittsansichten, welche das Gegentheil veranschaulichen sollen, können in dieser Frage keineswegs als beweiskräftige Belege gelten. Insbesondere ist Fig. 39 (Taf. IV) nicht geeignet, die Natur der Anschlüsse beim Übergang zur Spiralstellung irgendwie aufzuklären. Mit so ungenügenden Daten ist in der Stellungsfrage überhaupt nichts anzufangen.²

Derartigen Einwänden gegenüber, die sich nur auf ganz unzureichende Gelegenheitsbeobachtungen stützen, darf ich mir wohl eine Ruhepause in der Bekämpfung derselben schon gestatten. So eilig ist ja die Sache nicht. Es wäre überdies zwecklos, alle die angeblichen Thatsachen nachzuprüfen, welche in der WINKLER'schen Kritik einen so breiten Raum einnehmen und zuweilen den Eindruck einer förmlichen Raritätensammlung hervorrufen. Es handelt sich hier oft um »complicirtere Gestaltungsvorgänge«, die schwer zu beurtheilen und zur Zeit offenbar ungenügend bekannt sind. Für die Theorie der Blattstellungen bieten natürlich solche Objecte keine sichere Grundlage. Und selbst angenommen, die betreffenden Beobachtungen erweisen sich im einen oder anderen Falle als zweifellos richtig, so könnte ich darauf doch kein Gewicht legen, weil ich weiss, dass die von mir untersuchten Blütenköpfe, Tannzapfen u. s. w. sich anders verhalten. Auf Organsysteme der letzteren Art, nicht auf allerlei Seltenheiten, war ich aber bei meiner Fragestellung in erster Linie angewiesen.

Damit glaube ich meinen Standpunkt hinlänglich gewahrt zu haben. Weitere Angriffe, die ja bereits angekündigt sind, immer wieder zu berücksichtigen, liegt nicht in meiner Absicht. Es mag genügen, gelegentlich diejenigen Punkte in den Veröffentlichungen meiner Gegner

¹ Vergl. HANS SECKT, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Inauguraldissertation 1901, S. 19 ff. Bot. Centralb. 1901.

² Auch die citirte Originalmittheilung von G. BALICKA-IWANOWSKA (Flora 1897, Bd. LXXXIII) füllt die hier angedeutete Lücke nicht aus.

zu beleuchten, die mir etwas mehr Interesse einflößen als dieser unerquickliche Streit um die »inneren Kräfte«, von denen wir so gut wie nichts wissen.

Den Opponenten aber, welche die nachträglichen Verschiebungen leugnen und von Zeit zu Zeit die Behauptung wiederholen, dass bei einem gegebenen Organsystem Bewegungen, wie ich sie geschildert habe, niemals zu beobachten seien, habe ich nichts Neues zu sagen. Auf Angriffe dieser Art kann ich nur mit dem bekannten Aussprüche GALILEI's antworten: *E pur si muove.*
