Das „Ludwig'sche Gipfelgesetz“ und seine Tragweite.

Von **Paul Vogler** (St. Gallen).

Wenn man die Variation der Anzahl der Blüten in Blütenständen, der Anzahl der Staub-, Frucht- oder Blütenhüllblätter in Blüten, der Anzahl der Blätter an Jahrestrieben usw. statistisch untersucht, so erhält man in der Regel mehrgipflige Kurven als graphischen Ausdruck derselben. Die Gipfelpunkte dieser Kurven liegen aber nicht an beliebigen Stellen der Zahlenreihe, sondern es erscheinen ganz bestimmte Zahlen als bevorzugt.

Den Nachweis dieser Gesetzmäßigkeit der Lage der Kurvengipfel verdanken wir hauptsächlich den sehr zahlreichen Arbeiten Ludwig's (namentlich im botanischen Zentralblatt), der durch lange Jahre hindurch sich auch mit der theoretischen Begründung des Zustandekommens derselben beschäftigte.

Die „bevorzugten Zahlen“ sind die der sogenannten Fibonaccireihe: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 usw., sowie deren Dupla, Tripla und anderen einfachen Multipla. So läßt sich das Gipfelgesetz, dem de Vries den Namen des Ludwig'schen gab, kurz formulieren: „Die Gipfelpunkte der Variationskurven für die Anzahl gleichwertiger Organe an Blüten, Blütenständen usw. liegen auf den Haupt- oder Nebenzahlen der Fibonaccireihe.“

Die Frage lautet nun zunächst: Haben wir es hier wirklich mit einem allgemein gültigen Gesetz zu tun? Ich habe[1]) versucht, wenigstens für die Strahlblüten der Kompositen möglichst vollständig die bisherigen Untersuchungen zusammenzustellen. Das Ergebnis war, daß die Hauptgipfel in ca. 85% der Fälle auf den Hauptzahlen oder deren Dupla liegen; nimmt man auch die Nebengipfel dazu, so sinkt der Prozentsatz auf ca. 65%. Daraus ergibt sich bereits, daß das Gesetz nicht ganz allgemein gültig ist, daß wir daher besser nur von einer Regel sprechen.

Die zweite Frage lautet sodann: Woher kommt es, daß diese Zahlen vor den anderen bevorzugt sind?

---

1) Vogler, Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen. Jahrbuch der St. Gallischen naturwiss. Gesellschaft 1910, pag. 33—71. St. Gallen 1911.

Es ist interessant, die Entwicklung der Anschauung über das Zustandekommen dieser Bevorzugung bei Ludwig selbst zu verfolgen.

1887 sagt er (Deutsche botan. Monatsschr., pag. 52—58): „Offenbar steht diese Tatsache in Beziehung zu der aus der Mechanik des Wachstums seitlicher Organe resultierenden Divergenz."

Aber schon 1888 bringt er die Zahlenreihe (Hoffman's Zeitschr. f. mathem. u. naturw. Unterricht) in Zusammenhang mit dem Vermehrungsgesetz des Fibonacci. Als allgemeinen Satz stellt er auf: Bei dem Wachstum und der Vermehrung des Bildungsherdes für Neubildungen liegt es nahe, anzunehmen, daß sich der eine Teil immer wie das Mutterorgan der andere wie sein Sprößling verhält. „Das Mutterorgan grenzt fortgesetzt in rhythmischer Wiederholung neue Teile ab, der Sproßteil dagegen immer erst in der folgenden Teilungsperiode, nachdem derselbe herangewachsen ist."

Noch 1897 (Bot. Zentralbl., Bd. LXXI, pag. 257—265) heißt es sehr vorsichtig: „Es soll hier nur gesagt sein, daß man sich die Glieder der betreffenden Reihen in ihren charakteristischen Zahlendivergenzen so entstanden denken könnte, bis die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen uns belehrt haben, wie sie wirklich zustande gekommen sind."

Bis dahin nimmt Ludwig immer wirkliche Organanlagen, Zellkomplexe oder wenigstens Zellen an, die sich nach dem Schema des Fibonacci vermehren sollen. Daß aber diese Annahme für höhere Pflanzen nicht zulässig ist, ergaben entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Sodann fand Ludwig auch mehrgipflige Kurven bei der Messung von Blattdimensionen und bei Längenmessungen anderer Organe, bei denen die Nebengipfel die Intervalle der Hauptgipfel ebenfalls in bestimmten Verhältnissen zu teilen schienen.

So kam er 1898 (Bot. Zentralbl., Bd. LXXV, pag. 107) dazu, das Gesetz zu verallgemeinern und ihm schließlich folgende Formulierung zu geben:

„Die Vermehrung der niedersten Formelemente, welche ein Organ aufbauen (und die, wo es sich um Längendimensionen handelt, in Längsreihen liegen), der „Biophoren", erfolgt schubweise, so zwar, daß das Urelement anfänglich ein neues Element abgliedert, daß aber in den nächsten Etappen der schubweisen Vervielfältigung nur die älteren Elemente sich vermehren, die jüngeren eine Reifeperiode überspringen."

Damit ist der Vorgang der Anlagenvermehrung aus dem Gebiet des durch direkte Beobachtung nachzuweisenden in das des nur noch indirekt zu erschließenden verrückt.

Zugleich aber wird das Gesetz nun auch viel umfassender, zu einem Gesetz der diskontinuierlichen Entwicklung des pflanzlichen Organismus überhaupt. In dieser Form hat es etwas Großzügiges und auch etwas Bestechendes, so daß es eine verlockende Aufgabe ist, es einmal auf seine Richtigkeit zu prüfen.

An der durch so vielfältige Beobachtung festgestellten Tatsache der Bevorzugung der Fibonaccizahlen als Gipfelpunkte der Variationskurven der Anzahl gleichwertiger Organe läßt sich nicht rütteln.

Doch gibt es eben eine große Anzahl von Ausnahmen von der Regel, die Ludwig auf verschiedenen Wegen (Annahme von Summationsgipfeln, Hinzutreten einer einzelnen Gipfelblüte, andere Vermehrungsgesetze) zu erklären versucht, wobei es freilich bisweilen nicht ganz ohne Künstelei abgeht. Ein unlösbarer Widerspruch mit der Ludwig'schen Anschauung liegt aber doch nicht in diesen Ausnahmen.

Immerhin regten sie immer wieder zur Kritik und zu neuer Nachprüfung an, und so häufte sich das statistische Beobachtungsmaterial immer mehr, ohne daß aber je von seiten eines Variationsstatistikers eine durchgreifende Widerlegung der Ludwig'schen Auffassung versucht wurde.

Die einzige schärfere Kritik kam von seiten der Entwicklungsmechanik, die bei der Anschauung blieb, daß diese Bevorzugung bestimmter Zahlen bedingt sei durch die Gesetze, die die Blattstellung überhaupt beherrschen. A. Weisse's Untersuchungen an den Blütenköpfchen von Helianthus annuus (Jahrb. f. wissensch. Botanik, XXVI u. XXX) sind in dieser Richtung wohl die wichtigsten Arbeiten. Doch widerlegen sie Ludwig deswegen nicht unbedingt, weil ja schließlich schon die Blattspiralen durch ein Anlagevermehrungsgesetz bedingt sein könnten, so daß also die Braun-Schimper'sche Reihe und die Fibonaccireihe der Ausdruck ein und derselben tiefer liegenden Gesetzmäßigkeit wären.

Was mich nun dazu führte, als Variationsstatistiker die Ludwig'sche Anschauung zunächst für die Anzahl der Blüten in Blütenständen definitiv als unhaltbar aufzugeben, waren zwei Beobachtungsreihen, die nicht mehr nur einzelne, sondern „gesetzmäßig“ wiederkehrende Ausnahmen ergaben.

1897 habe ich (Beih. z. bot. Zentralbl. 1898, XXIV, pag. 1—19) gezeigt, daß bei Astrantia major für die Anzahl der Hüllblätter, Zwitterblüten und Blüten überhaupt die Kurvengipfel der Enddolden auf den Zahlen der Fibonaccireihe, die der Seitendolden dagegen auf denen der Trientalisreihe liegen; und das gleiche Resultat ergaben Zählungen an den Strahlblüten von Arnica montana (Jahrbuch der naturw. Gesellsch.

St. Gallen 1910, pag. 1—32. St. Gallen 1911). Als Gipfelzahlen für Enddolden und -Köpfchen treten auf 8 (10), 13 (16), 21 usw., für die Nebendolden und -Köpfchen 7, 11 (14), 18 usw. Nun ist es ohne Künstelei, bei der man jeden sicheren Boden verliert, absolut unmöglich, die zweite Reihe auf das gleiche Anlagenvermehrungsschema zurückzuführen, wie die erste. Mit anderen Worten: wir müßten also für ein und dieselbe Spezies, ja sogar für ein und dasselbe Individuum, zwei verschiedene Gesetze der Anlagenvermehrung annehmen. Das tun wir aber nur, wenn absolut kein anderer Ausweg mehr bleibt.

Dieser andere Ausweg ist aber gegeben in der Anschlußtheorie von A. Weissé. Die Zahlen der Fibonaccireihe erhalten wir als Anschluß an die Spirale der Braun-Schimper'schen Hauptreihe, die der Trientalisreihe als Anschluß an die Braun-Schimper'sche Nebenreihe.

„Zur Einleitung von Stellungen mit Divergenzen der Nebenreihe sind nur besondere und darum seltenere Kombinationen in der Anordnung der Blätter erforderlich." Und was liegt nun näher, als die Annahme, durch die Art der Abzweigung der Seitenäste vom Hauptstamm bei Arnica und Astrantia seien die Bedingungen gegeben, daß die Stellung der ersten Blätter die Nebenreihe begünstige?

Wenn aber eine regelmäßig wiederkehrende Ausnahme durch die Theorie der Anlagenvermehrung nach Fibonacci nicht erklärt werden kann, dagegen eine andere Theorie alle scheinbaren Widersprüche glatt löst, so müssen wir somit die erste zugunsten der zweiten vollständig fallen lassen.

Es ist wohl kaum nötig, noch hinzuzufügen, daß durch diesen Schluß den Verdiensten Ludwig's an die Erforschung dieser Verhältnisse nicht der geringste Abbruch getan wird. Ohne seine bahnbrechenden Untersuchungen und ohne die starken Anregungen, die namentlich auch von seinen theoretischen Spekulationen ausgegangen sind, hätten wir heute kaum das Material zur Verfügung, auf das gestützt wir heute die Alternative zwischen der Anschlußtheorie und der Theorie der Anlagenvermehrung nach Fibonacci entscheiden könnten.

Nachdem wir gezeigt, daß für die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe die Theorie der Anlagenvermehrung nach Fibonacci zur Erklärung der Bevorzugung bestimmter Gipfelzahlen nicht haltbar ist, dürfte von vornherein die Übertragung dieser Theorie auf andere Erscheinungen im Pflanzenreich großer Skepsis begegnen.

Diese Übertragung, den Nachweis, daß es sich hier um ein allgemeines Entwicklungsgesetz im Pflanzenreich handle, aus dem sich alle diskontinuierliche Variation erkläre, hat vor allem Ritter versucht, in drei größere

Arbeiten in den Beiheften zum botan. Zentralbl. (Bd. XXII, Abt. II, Bd. XXIII, Abt. I, Bd. XXV, Abt. I 1907—1909). Sein wichtigster Schlußsatz ist folgender:

„Um das Zustandekommen der gesetzmäßigen Variation zu verstehen, ergibt sich die Notwendigkeit der Annahme kleinster lebender Individualitäten, die die gesamte lebende Substanz aufbauen. Auf deren gesetzmäßigen, einfachen, im Zahlenverhältnis des Fibonacci geschehenden Vermehrung würde dann das organische Wachstum beruhen.“

„Zur Erklärung der Wertigkeit der Klassenzahlen bei Längen-, Flächen- und Körperwachstum ist dann weiter einfachst anzunehmen, daß stets die Verteilung der „Einheiten“ im Laufe der Teilungen je eine gleiche, einheitliche bei den einzelnen Organen bleibt, wenn einmal erst die Anordnung in der Organanlage durch organische Kräfte geschehen ist. So ergeben sich ja die direkten Fibonaccizahlen, so auch ihre Quadratwurzeln und Kubikwurzeln, infolge des dadurch bedingten, je nach ein, resp. zwei und drei Dimensionen in gleichem Rhythmus statthabenden Wachstums.“ (Ritter 1908).

Ist diese Anschauung richtig, so müßten also die Gipfelzahlen bei eindimensionalen Organen sich verhalten wie die Fibonaccizahlen, bei zweidimensionalen wie deren Quadratwurzeln und bei dreidimensionalen wie deren Kubikwurzeln. Und diesen Nachweis glaubt nun Ritter führen zu können, zunächst 1907 für Blätter, wo er zum Schlusse kommt, daß die Gipfel stets auf dem 10fachen Werte der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen liegen.

Ich habe 1908 (Jahrbuch der naturw. Gesellsch. St. Gallen pro 1907, St. Gallen 1908) geglaubt, mit einigen Modifikationen bei den Blättern von Vinca minor eine Bestätigung der Ritter'schen Anschauungen zu finden; doch halte ich heute dafür, daß auch jene Resultate gar nichts beweisen. Heute liegt mir ein sehr umfangreiches Material (mehr als 12 000 Messungen) an Blättern von Cytisus laburnum vor, das sich in keiner Weise zur Stütze der Ritter'schen Anschauung verwerten läßt.

Gewiß, auch da ergeben sich immer noch mehrgipflige Kurven; aber irgend eine Gesetzmäßigkeit der Lage der Kurvengipfel läßt sich nicht konstatieren.

Und wenn man die Arbeiten Ritter's genauer sich ansieht, so ergibt sich übrigens sofort, daß auch sein Material absolut nichts beweist. Nicht nur begnügt er sich meist mit einer sehr geringen Anzahl von Messungen, er berücksichtigt ferner auch nicht, daß überhaupt sein „Gesetz“ nur stimmen kann für Blätter, deren Längenbreitenindex konstant bleibt. (Siehe meine Arbeit über Vinca minor, St. Gallen, Jahrb. pro 1907). Sodann berück-

sichtigt er nicht, daß wenn sich die Kurve für die Länge der Blätter entwickelt nach dem 10fachen der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen, das gleiche nicht der Fall sein kann für die Breite, ohne daß man mit der eigenen Theorie in Widerspruch gerät. Und endlich verlieren seine Zahlen ihre Beweiskraft auch dadurch, daß in dem Intervall, in dem seine meisten Gipfel liegen, sozusagen jede Zahl Gipfelzahl sein kann, und dann doch sich zugunsten seiner Theorie deuten läßt. (Siehe meine weiteren Ausführungen in: Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. XXVII, Abt. I, pag. 432 u. ff.).

So stehen wir heute vor der Tatsache, daß wir auch nicht den geringsten Grund haben, anzunehmen, das diskontinuierliche Längen-, Flächen- oder Körperwachstum im Pflanzenreiche lasse sich erklären unter Annahme von „Biophoren“ oder „Anlagen“, die sich nach dem Schema des Fibonacci vermehren.

Wir kommen also zu folgenden Schlüssen:

1. Das Ludwig'sche Gipfelgesetz ist kein allgemeingültiges Gesetz, sondern nur eine ziemlich weite Tatsachengebiete umfassende Regel, die etwa so zu formulieren ist: Die Gipfel der Kurven für die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe (Blüten in Köpfchen, Dolden; Blütenblätter, Blätter an Jahrestrieben usw.) liegen in der Regel auf dem Haupt- und Nebenzahlen der Fibonaccireihe (richtiger der Braun-Schimper'schen Reihe).

2. Diese Bevorzugung bestimmter Zahlen ist nicht die Folge einer Vermehrung der Anlagen nach dem Schema des Fibonacci, sondern ergibt sich aus dem gesetzmäßigen Anschluß an die Spiralstellung der Blätter.

3. Eine Übertragung der Ludwig'schen Hypothese auf das Längen-, Flächen- und Körperwachstum im Pflanzenreich, wie sie von Ritter versucht wurde, ist nicht gestattet; zum mindesten ist für das Zustandekommen der mehrgipfligen Kurven bei der Variation der Dimensionen bestimmter Organe als Folge einer Vermehrung hypothetischer „Biophoren“ nach dem Schema des Fibonacci nicht der geringste Beweis erbracht.

St. Gallen, im August 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 104

Autor(en)/Author(s): Vogler Paul

Artikel/Article: Das „Ludwig'sche Gipfelgesetz“ und seine Tragweite 123-128