FLORA

71. Jahrgang.

Nro. 28 u. 29. Regensburg, 1. u. 11. October **1888.**

Inhalt. Dr. Paul Teitz: Ueber definitive Fixirung der Blattstellung durch die Torsionswirkung der Leitstränge. (Mit Tafel VIII.) — J. Schrodt: Beiträge zur Oeffnungs-Mechanik der Cycadeen-Antheren. (Mit Tafel IX.) — Einläufe zur Bibliothek und zum Herbar. — Berichtigung.

Beilagen. Tafel VIII und IX.

Ueber definitive Fixirung der Blattstellung durch die Torsionswirkung der Leitstränge.

Von Dr. **Paul Teitz.**

(Mit Tafel VIII.)

Die Gesetze der Blattstellungen im Zusammenhang zu entwickeln und aus der Betrachtung der Natur herzuleiten, dieser Aufgabe haben sich zuerst C. Schimper und nach ihm A. Braun in seiner Abhandlung „Ordnung der Schuppen an Tannenzapfen“ unterzogen. „Es steht jedoch“, wie Professor S. Schwendener in seiner „Theorie der Blattstellungen (Leipzig 1878)“ hervorhebt, die von ihnen ausgebildete sogenannte Spiraltheorie durchaus auf dem Boden idealistischer Naturanschauung, welche die organischen Formen als Nachbilder ewiger Ideen betrachtet und deshalb folgerichtig auf die Herbeiziehung wirkender Ursachen zur Erklärung der pflanzlichen Gestaltungsprozesse verzichtet.“ Nur die einzelnen Stellungsverhältnisse als solche sind Gegenstand der Betrachtung, das „Warum“ derselben ist aus dem Bereiche der Untersuchung vollständig ausgeschlossen. Daher werden auch die aus einander hervorgehenden Stellungsänderungen der seitlichen Organe während der Entwicklung der Pflanze als verwandte Stellungen aufgeführt, aber im Grunde doch nur als das Nebeneinander verschiedener Stellungsverhältnisse aufgefasst. So kommt es, dass Braun im Anschluss an die

Betrachtung der wunderbar regelmässigen Anordnung der in Parastichen stehenden Schuppen an den weiblichen Coniferenzapfen zwar mathematisch zusammenhängende Reihen aufstellt, aber einen wirklichen Causalconnex zwischen den Gliedern einer solchen Reihe nicht nachweist, die arithmetische Beziehung der einzelnen Zahlen zu einander constatirt, aber nicht aus dem Zusammenwirken von Naturkräften erschliesst. Dieser seiner naturphilosophischen Betrachtungsweise entspringt sowohl die Zusammenstellung der bekannten Hauptreihe 1, 2, 3, 5 . . . und der in der Natur zuweilen vorkommenden Nebenreihen (z. B, 1, 3, 4 . . . .), als auch die Entwicklung der Divergenzen, die von ihm durch das Verhältniss der Umläufe zu der Anzahl der zugehörigen Organe ausgedrückt sind (z. B. Divergenzenkette der Hauptreihe: $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$ . . .). All diesen Reihen kommt nach ihm eine gewisse morphologische, massbestimmende Bedeutung zu, sie bilden nach Schwendener's Charakterisirung in der Theorie, „gleichsam eine unabänderliche Claviatur, welche wohl ein Auf- und Niedersteigen auf den vorgezeichneten Stufen, aber keine Zwischentöne gestattet."

Ueber diese rein idealistische Auffassung und Behandlung der Frage, welche auch nach den später von den Gebrüdern L. und A. Bravais streng mathematisch durchgeführten Rechnungen in ihrem Wesen fortbestand, ist Hofmeister hinausgegangen. Er zuerst versuchte es, die Gesetze der Phyllotaxie unter dem Gesichtspunkte des Causalitätsprincips zu erklären, allein die vielen von ihm als wirkende Ursachen herangezogenen Thatsachen, — des ungleichen Wachsthums der Blattränder, der Schwerkraft, der Beleuchtung u. s. w. — sind durchaus nicht im Stande, die Entwicklung gerade jener wunderbaren Gesetzmässigkeit, die uns beim Aufbau der Blattorgane stets in die Augen springt, in ihrem innersten Grunde zum Ausdruck zu bringen.

Erst Schwendener's Verdienst ist es, in den Wirkungen des gegenseitigen Druckes resp. Zuges der in der Knospe in Contact befindlichen ersten Blattanlagen die Hauptursache so verschiedener Erscheinungsformen der Stellungsverhältnisse entdeckt und in der bereits erwähnten „Theorie der Blattstellungen" dargelegt zu haben.

Die Betrachtungsweise dieses Autors rechnet vor Allem mit dem Thatbestande, wie wir ihn bei der ersten Sprossung der Blattorgane am Vegetationskegel der Pflanze beobachten,

wo der ganze Mantel mit Blatthöckern lückenlos besetzt erscheint. Während Braun mit den Blattinsertionen sozusagen als blossen geometrischen Orten operirt, ohne auf Grösse und Form derselben irgendwie Gewicht zu legen, sieht Schwendener, der Natur entsprechend, dieselben als Gebilde von bestimmter Ausdehnung und Gestalt an, die eben dadurch auf einander einzuwirken im Stande sind.

Ausgehend von der einfachen Betrachtung der gegenseitigen Verschiebung, welche kreisförmige Organe von constanter Grösse, die durch Contact der von ihnen gebildeten Parastichen gewissermassen einen Dachstuhl mit ungleichen Sparren (z. B. 3 : 5) herstellen, auf einer durch jeweilig vorwiegendes Dicken- resp. Längenwachsthum grösser resp. kleiner werdenden Basis (also bei longitudinal wirksamem Druck oder Zug) erfahren, erhält der Verfasser als Resultat jene Braun-Schimper'sche Hauptreihe 1, 2, 3, 5 . . . In Folge der wechselnden Combination der jedesmal in Contact tretenden Reihen sehen wir aber jedes einzelne Organ langsam gewissermassen hin- und herschwingen um eine mittlere Lage und zwar so, dass diese Schwingungen von Stufe zu Stufe bis in's Unendliche abnehmen. Ganz dieselben Schwingungen werden durch die der Thatsache entsprechende Voraussetzung hervorgerufen, dass statt des zunehmenden Umfangs des Mutterorganes bei constanter Grösse der Seitenorgane, diese bei gleichem Umfange des Stammes allmählig kleiner und kleiner werden. Die Grösse und successive Aufeinanderfolge dieser Oscillationen sind von dem Autor in dem Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1883 XXXII Tafel VIII graphisch dargestellt. (Siehe Fig. 1.)

Vergleichen wir mit dieser so entstandenen ununterbrochenen Reihe von Divergenzen jene von Braun in der Spiraltheorie aufgestellten Divergenzbrüche $^1/_2 = 180^0$, $^1/_3 = 120^0$, $^2/_5 = 144^0$, $^3/_8 = 135^0$ u. s. f., so sehen wir offenbar, dass diese Brüche wohl demselben Grenzwerth sich nähern, aber erkennen zugleich, dass ihnen eine grössere Bedeutung, als den übrigen zwischen ihnen liegenden eigentlich nicht zukommt, und dass aus ihrer Reihe ein morphologisches Gesetz sich nicht ableiten lässt.

Es ist jedoch selbstverständlich, dass jene von der mechanischen Theorie betonten Druck- und Zugkräfte nicht etwa allein für das Zustandekommen einer bestimmten Stellung

massgebend sind, sondern dass die Art der Verschiebung jedesmal von der relativen Grösse der Organe und der Basis abhängt, auf welcher das System sich aufbaut. Die in der Natur, sei es durch die Grösse und Stellung der Cotyledonen, sei es durch Hauptstamm und Tragblatt jedesmal gegebene Basalstellung bildet das Anfangsglied der Reihe, in welcher die Aenderungen alsdann gesetzmässig verlaufen. Je häufiger die eine oder die andere Stellung an der Basis zu Stande kommt, desto häufiger werden jene mechanischen Kräfte im Verlauf der Entwicklung die eine oder die andere Reihe hervorbringen. Betrachten wir z. B. als Anfangsstellung die *decussirte,* wie sie durch die beiden Cotyledonen dicotyler Keimpflanzen eingeleitet wird. So lange Grösse und Lage der an dem Vegetationskegel nach einander auftretenden Blattpaare sich gleich bleiben, so lange wird auch trotz des longitudinalen Zuges oder Druckes das Gleichgewicht nicht gestört werden, aber in demselben Momente, wo das eine Glied eines Blattpaares erheblich kleiner ausfällt, als das andere, ist die Reihe 1, 2, 3 . . . eingeleitet, die Divergenz von 180° wird bei longitudinalem Druck kleiner und kleiner, sie geht, während die 1er und 2er Zeilen in Contact sind, auf dem ersten Bogen der Zickzacklinie (Fig. 1) bis 128° 34′; ist diese Divergenz erreicht, so treten ausser den 1er und 2er Reihen auch die 3er in Contact, im nächsten Augenblick jedoch wird die Beziehung zwischen den Gliedern der 1er Zeile gelöst und die Divergenz dann wieder grösser. Dieselbe wächst während der Contactbeziehung zwischen 2er und 3er bis 142° 6′ und durchläuft bei fortgesetztem Druck sodann auch alle übrigen Curven der Zickzacklinie bei höheren Contact-Reihen, bis sie sich dem Grenzwerth von 137° 30′ 28″ unendlich nähert.

Das ist nach Schwendener's mechanischer Theorie der wahre Zusammenhang, in welchem die Divergenzen zu einander stehen. Ihre Verkettung ist somit aus dem Zusammenwirken von Kräften der Natur erschlossen und nicht, wie von Braun, durch algebraische Beziehung einzelner Brüche zu einander erwiesen.

Es lässt sich nun aber nicht leugnen, dass die Natur bei Auswahl der Blattstellungen, besonders an Laubsprossen, aus all den möglichen Divergenzen einzelne mit Vorliebe erstrebt. Eine solche Thatsache diente den Gegnern der mechanischen Theorie zum besonderen Angriff. Unter ihnen befinden sich

vorzugsweise C. de Candolle in seinen „considerations sur l'étude de phyllotaxie“ und Federico Delpino in seiner „Teoria generale della fillotassi.“ Sie finden in Schwendener's Theorie keine Erklärung, warum in der Natur manche Stellungen besonders bevorzugt erscheinen und glauben darin einen Grund mehr zu haben, die Theorie selbst als unhaltbar zu bezeichnen. Ihnen gelten die Widerlegungen in dem vorher erwähnten Sitzungsbericht S. 9: „Es erübrigt jetzt“, sagt Schwendener, „noch den Einwand zu berücksichtigen, warum die Divergenzen $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, die nach meiner Darlegung nur unter bestimmten einschränkenden Bedingungen möglich sind, in der Natur so häufig vorkommen. Hierauf ist zunächst zu erwidern, dass Blattstellungen, welche mit ausgeprägter Kantenbildung am Stengel verknüpft sind, einen besonderen Fall bilden, in welchem die Kantenbildung selbst einen unverkennbaren Einfluss übt. Dies gilt besonders von der $^1/_3$ Stellung. Anlangend die $^2/_5$ und $^3/_8$ Stellung, welche ohne Kantenbildung zu Stande kommt, darf nicht übersehen werden, dass sich die aufgeführten Beispiele grösstentheils auf Laubsprosse beziehen, an denen voraussichtlich die Grundspirale und die Zweierzeilen die vor der Streckung wirksam gewesenen Contactlinien darstellen. Unter dieser Voraussetzung fallen beide Stellungen in den obersten Verschiebungsbogen unserer Zickzacklinie und sind daher theoretisch möglich. Dass aber die gegebenen Divergenzen wirklich genau $^2/_5$ und $^3/_8$ betragen, lässt sich in den wenigsten Fällen beweisen. Streng genommen kann nur von einer Annäherung an diese einfachen Brüche durch nachträgliche Drehung die Rede sein; eine solche findet allerdings unzweifelhaft statt, da die Endknospe bekanntlich stets höhere Divergenzen aufweist; mir ist aber nicht bekannt, in welches Stadium der Entwicklung sie fällt. Es wäre ja denkbar, dass dergleichen Drehungen erst ziemlich spät durch die widerstandsfähigen Elemente der Blattspuren und der begleitenden Collenchymstränge bewirkt würden, indem die in der Längsrichtung zusammenhängenden Strangsympodien sich in Folge der Zugspannung, der sie jedenfalls ausgesetzt sind, möglichst longitudinal stellten, in ähnlicher Weise, wie ich es oben für die vorspringenden Rippen angedeutet habe.“

Nachfolgende Untersuchungen sollen nun diese von Schwendener aufgestellten Gedanken und Vermuthungen näher beleuchten und durch diesbezügliche Forschungen erhärten, in wie weit

sie der Wirklichkeit entsprechen. Einer besonders eingehenden Betrachtung ist der Uebergang der Knospenstellung in die $^2/_5$ und $^3/_8$ Divergenz der Hauptreihe und in die $^2/_7$ und $^2/_9$ der Nebenreihe an den Laubsprossen einiger Dicotylen unterzogen worden.

Vor allem muss die Frage zu beantworten gesucht werden, in welchem Stadium der Entwicklung jene Annäherung der Knospendivergenz von circa 137° an die fraglichen Stellungen zu bemerken ist.

Zu diesem Zwecke untersuchte ich verschiedene *Ribes*-Arten, *Salix pentandra* u. a. mit am ausgewachsenen Stengel vorhandener ziemlich genauer $^2/_5$ Blattstellung. Die Querschnitte in der Nähe des obersten Vegetationskegels an Axillarsprossen ergaben zwischen den jüngsten sichtbaren Blättern überall als Winkeldivergenz 137—128°, wie aus der Vergleichung der Stellung von Blatt 1 zu Blatt 6 deutlich erkennbar war (vgl. Fig. 2). Mit Hilfe eines longitudinal geführten Markirschnittes längs des Stengels konnte aus der Vergleichung der successiven Querschnitte in den meisten Fällen sehr bald (z. B. bei *Ribes* gewöhnlich zwischen dem 5. und 6. sichtbaren Blatte) die Auflösung jeder Contactbeziehung beobachtet wernen, ohne dass zugleich die am ausgebildeten Stengel später erscheinende Divergenz annähernd herbeigeführt wurde. Sobald aber dann die erste merkliche Streckung des Stengels erfolgte, ergab sich auch sofort die erste bleibende Zunahme der Divergenz und jede folgende Blattinsertion zeigte die schliessliche Blattdivergenz von 144° immer deutlicher. Bei *Ribes nigrum* und *grossularia* schritt diese Annäherung schneller voran, als bei *Salix pentandra,* wo sie vollständig oft erst bei schon mit blossem Auge wahrnehmbaren Internodien eintrat.

Anlangend die nachträgliche Entstehung der $^3/_8$ Stellung, so fanden sich ähnliche Resultate durch Untersuchungen an *Linum usitatissimum* und *Euphorbia pilosa.* Auch hier zeigte sich die erste Drehung des Stengels bald nach Aufhebung jeglichen Contactes der Blattorgane und bei Beginn der Streckung der Stengelinternodien.

Wenn nun die Differenzirung des Gewebes innerhalb des Stengels, wie Schwendener es annimmt, diese Drehung verursacht, so müssen in der bisher untersuchten Strecke des

Sprosses sich widerstandsfähige, mechanisch wirksame Elemente befinden. Bei Betrachtung aller Schnitte des fraglichen Stengeltheiles stellte es sich mit Sicherheit heraus, dass specifisch mechanische Zellelemente noch nicht ausgebildet, auch keine porösen Gefässe sichtbar waren, aber an der Markscheide sich jüngere und ältere Ring- und Spiralgefässe zeigten, was vermuthen liess, diese seien die in der fraglichen Beziehung wirksamen Elemente. Bei Isolirung der Gefässe erwies sich diese Annahme als durchaus richtig. Denn sobald die Leitstränge bei Radiallängsschnitten nach Ablösung der Epidermis mit der Rinde verbunden blieben, das Mark aber getrennt wurde, ergab sich jedesmal eine Krümmung des Schnittes convex nach der Seite der Rinde hin; wenn dagegen Mark und Gefässe verbunden blieben, und die Rinde entfernt wurde, erlitt der Schnitt eine Krümmung convex nach der Seite des Markes hin. So also ist der erste der zur fraglichen Drehung des Stengels erforderlichen Factoren, widerstandsfähige Elemente, schon beim ersten Auftreten von Gefässen gegeben. Diese aber werden schon gleich nach der Hebung der angelegten Blatthügel wahrgenommen. Darüber sagt Hanstein (Jahrb. I S. 245): „Je höher der junge Blatthügel sich hebt, desto mehr differenzirt sich in seiner Axe eine Gruppe feinen cambialen Gewebes von dem übrigen als der beginnende Primordialstrang des Blattes. Dicht unter dem Gipfel selbst beginnt ebenso die Differenzirung im Stengel. Eine Zone bleibt cambial, aussen und innen nimmt das Gewebe parenchymatischen Character an. Die Cambialzone besteht aus den Primordialsträngen aller über ihr deutlich gesonderten Blattanfänge, die ziemlich gedrängt im Kreise herumstehen, durch ihre verschiedene Stärke das verschiedene Alter ihrer Blätter darstellen und von einem gleichmässigen Ringe feinzelligen Fortbildungsgewebes umfasst werden."

Daher bemerkte ich denn auch an den Querschnitten durch die Kuppe der Knospe vorerwähnter Pflanzen schon im dritten oder vierten sichtbaren Blatte deutlich die ersten ausgebildeten Gefässe.

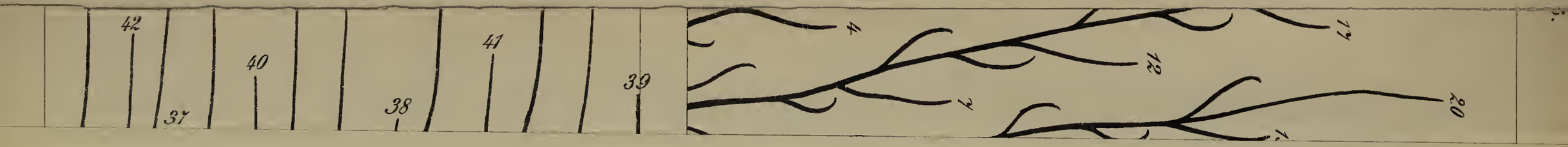
Es ist nunmehr der andere Factor ins Auge zu fassen, der bei der Drehung des Stengels zur Geltung kommt, nämlich die Art und Weise des Verlaufs der Gefässbündel bei ihrer Anlegung, die Richtung der mechanisch wirksamen Elemente. Hierbei muss man aber zugleich auch das Verhältniss von

Anzahl und Lage von Blatt- und Gefässbündelbildung in den einzelnen Stadien der Stengelentwicklung beachten.

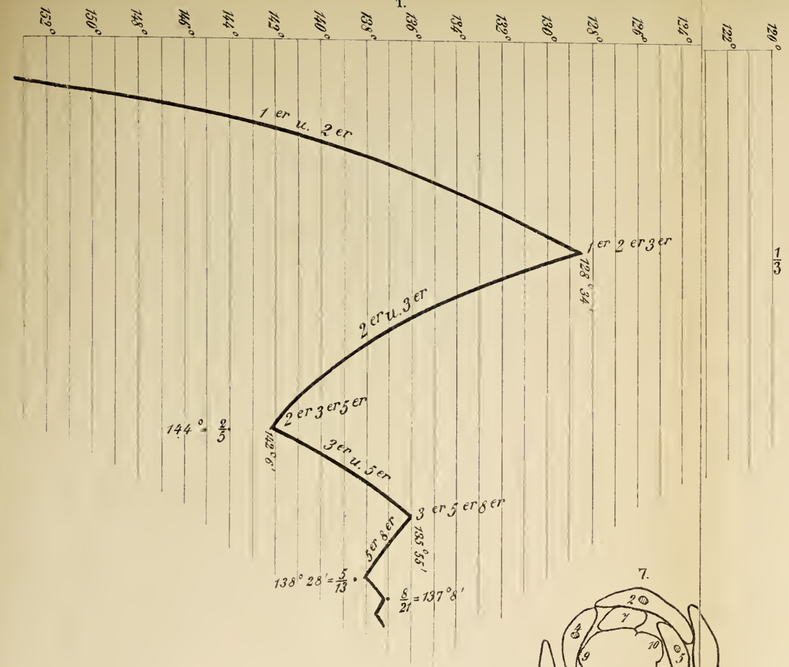
Die Anschauung, welche hierüber Lestiboudois in den „annales des sciences naturelles III ser. p. 81“ niedergelegt hat, dass der Zusammenhang der Stengelgefässbündel mit der Zahl und Ordnung der Blätter in vielen Pflanzen naturgemäss übereinstimmt, dass die Bündel sich im Stengel fortlaufend verzweigen und so bei spiralständiger Stellung der Blätter allmählig höhere Stellungen aus niederen hervorgehen, ist zum Theil schon von Hanstein widerlegt worden. (Jahrb. B. 1, 270 ff.) Auf Grund seiner Untersuchungen glaubte aber auch dieser festhalten zu müssen, dass die Anordnung der Blattspuren das anatomisch fixirte Bild der Blattstellung darstellt, und fügt noch hinzu, dass diese sich, meist zwischen gegebenen Grenzen schwankend, selten an eine einzelne Ziffer bindend erweist und durch die in der Zahl jener Blattspuren liegenden anatomischen Eigenthümlichkeiten beschränkt wird. So muss denn nach seiner Ansicht, sobald es sich z. B. um eine reine $^3/_8$ Stellung handelt, jeder Blattstrang, nachdem er durch 8 Internodien hinabgezogen ist, genau auf einen abwärts neunten Strang treffen. (Ebenda p. 240.)

Dieser Ansicht, es sei die Vertheilung der Stränge auf dem Querschnitt des Stengels stets die Horizontalprojektion der Blattinsertionen, tritt Naegeli entschieden entgegen und kommt auf Grund seiner vielfachen mit grosser Genauigkeit ausgeführten Untersuchungen zu dem Schlusse, dass die Anordnung der Fibrovasalstränge bis auf einen gewissen Grad von jeder Blattstellung unabhängig ist und eigenen Gesetzen folgt (vgl. Beiträge z. wissensch. Botanik I S. 42 ff.).

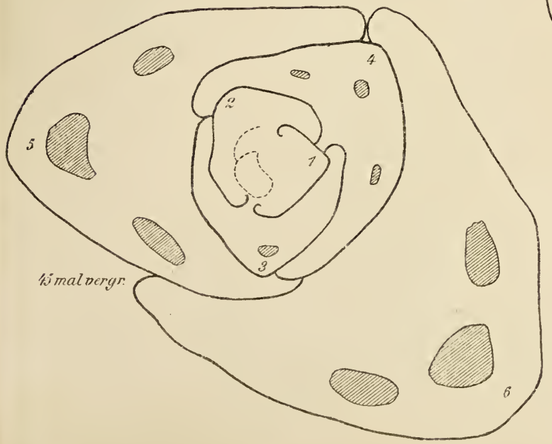
Nach meiner Ansicht ist es allerdings durch die thatsächlichen Beweise Naegeli's evident, dass in der Knospe die Divergenz der Blätter von derjenigen der Gefässbündel nach ihrem Eintritt in den Stengel wesentlich differirt, und so Blattstellung und Blattspurverlauf vorerst von einander unabhängig erscheinen, aber andererseits ist die sich sofort aufdrängende Frage unbeantwortet geblieben, ob etwa die spätere Entwicklung des Stengels irgend einen Einfluss ausübt. Die Untersuchung hierüber lehrt, dass dieses durchaus der Fall sein muss, nämlich dass durch tangentialschiefen Verlauf der Blattspuren in der Knospe bei der Streckung des Stengels eine


42
37
40
38
41
39
4
12
7
17
20

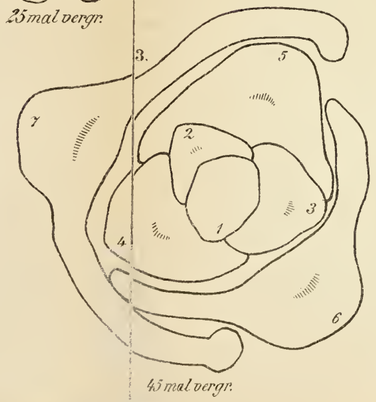
1.



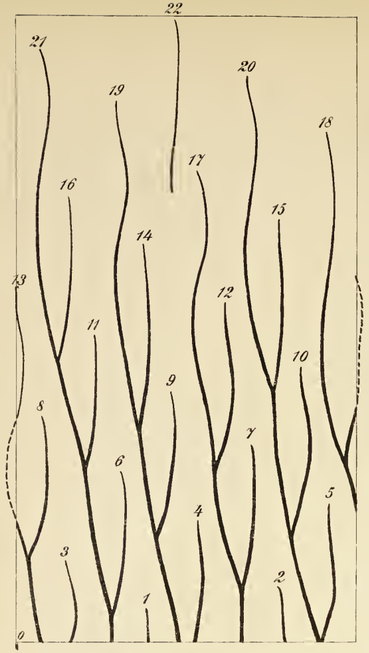
2.



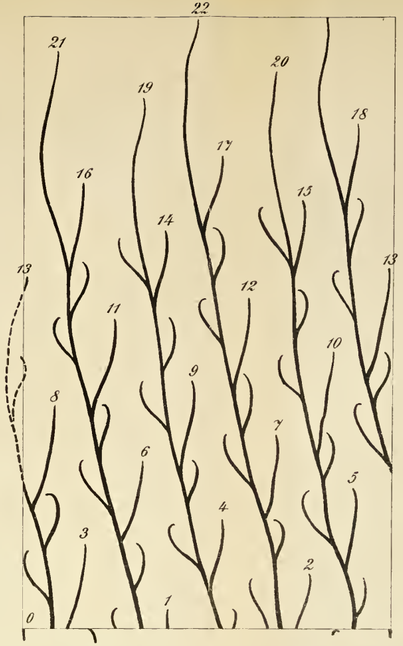
3.



5.

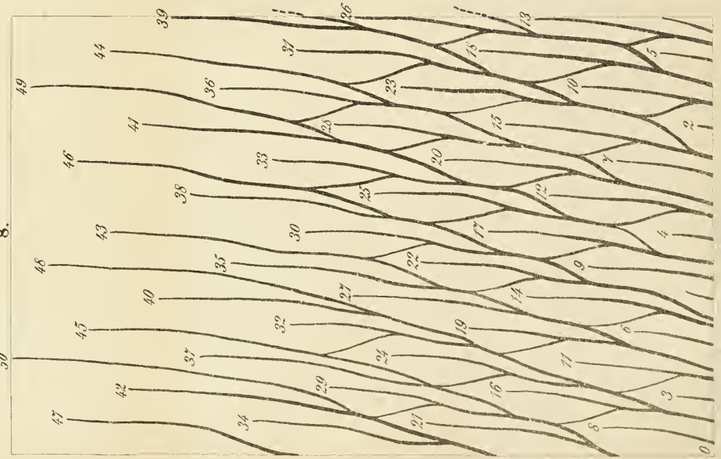


6.

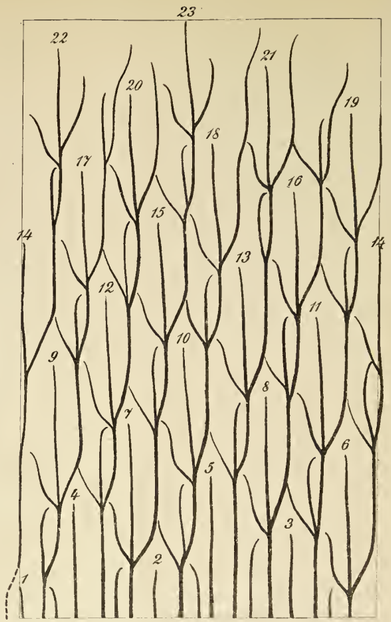


7.

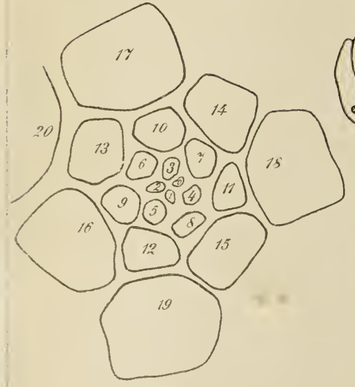
8.



10.



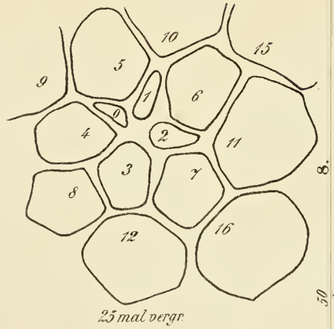
11.



12.



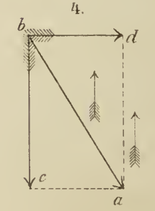
13.



9.



4.



Lith v. C. Matthes, Regensburg.

Drehung desselben, somit eine Stellungsänderung der Blätter verursacht wird und zwar, wenn keine anderen Factoren entgegengesetzt wirksam sind, bis zum senkrechten Verlauf des durch den Anschluss der einzelnen Blattspuren an einander gebildeten gemeinsamen Fibrovasalstranges. Dieser Längsverlauf ist bei der Anlage aber thatsächlich sehr häufig ein in tangentialer Richtung schiefer, wie Naegeli des Oefteren nachweist (z. B. in den Beitr. zur wiss. Bot. I S. 43), und zwar so, dass die Abweichungen in den successiven Knoten gewöhnlich in der nämlichen Richtung stattfinden, und ein spiraliger Verlauf erreicht wird. Die unter diesen Umständen hervorgerufene Drehung während der Entwicklung des Sprosses führt uns folgende theoretische Betrachtung vor Augen.

Die schematische Figur 4 stelle uns einen Tangentiallängsschnitt durch den obersten Theil eines Stengels an einer Stelle dar, wo das tangentialschief verlaufende Gefäss resp. Gefässbündel *b a* sichtbar ist. Sobald Längenwachsthum statthat, resultirt ein Zug im Gewebe longitudinal nach der Spitze des Stengels, wird also auf unserm dargestellten Schnitt in der Richtung der Pfeile auf alle Theile des Gefässes wirken. Diese Kraft ist um so grösser, je intensiver die Streckung des Stengels vor sich geht. Setzen wir nun den unteren Theil des Gefässes in der Nähe des Punktes *a* als relativ festgelegt voraus (was bei dem Festigkeitsunterschied des Gewebes im oberen und unteren Stengel thatsächlich der Fall ist), so wird dadurch das Gefässbündel eine Spannung in seiner Längsrichtung erfahren, also eine Kraft in der Richtung des Pfeiles *a* erzeugt. Diese kann man als die Resultante zweier Componenten ansehen, und zwar einer longitudinal- und einer tangentialgerichteten, *b c* und *b d*. Erstere paralysirt zum Theil die Streckung des Stengels, letztere jedoch muss nothwendig eine Tangentialverschiebung des ganzen Gewebes bis zur Geradestreckung des Gefässbündels bewirken. Auf dem Querschnitt eines von mehreren in gleichem Sinne tangential schief verlaufenden Gefässbündeln durchzogenen Stengels werden sich daher alle in tangentialer Richtung wirkenden Componenten zu einer um den Mittelpunkt des Schnittes drehenden Kraft summiren, die direct auf die Gefässbündel und indirect auf das übrige Gewebe des Stengels wirkt. Die Schnelligkeit der so erzeugten Stengeldrehung hängt natürlich ab, ausser von der zu bewegenden Stengelmasse und der Anzahl und Stärke der Gefässe, auch

von der Lage der letzteren. Denn wir haben es sozusagen mit einem einarmigen Hebel zu thun, dessen Stütz- resp. Drehpunkt in dem Centrum der jeweiligen Stengelquerschnittsfläche liegt und dessen Armlänge gleich dem jeweiligen Abstand des Gefässbündeltheiles vom centralen Drehpunkt ist. Je peripherischer mithin die Gefässbündel vertheilt sind, d. h. je dünner die Rindenschicht bei dem jungen Stengel ist, desto schneller wird unter sonst gleichen Umständen die Drehung erfolgen, und je näher dem Centrum sie sich befinden, d. h. je dicker die Rinde ist, desto langsamer wird sich der Einfluss des Verlaufs der Stränge geltend machen.

Zum Schluss dieser theoretischen Betrachtung sei noch erwähnt: Nur der tangentialschiefe Verlauf der gemeinsamen Fibrovasalstränge kann derartige Drehungen verursachen; radialschief verlaufende Theile von Strängen können wohl eine Biegung, aber nie eine Drehung des Stengels hervorrufen, also bei unserer Betrachtung ausser Acht gelassen werden. Ausserdem muss man bei der Massbestimmung der Drehung durch die wegen der passiven Streckungs- und Wachsthumsfähigkeit der in Frage stehenden Gefässe zu Stande kommende Abnahme des Winkels, der von der Gefässspirale und einer Senkrechten gebildet wird, sich nicht beeinflussen lassen, denn die Abnahme dieses Winkels erscheint auch ohne Drehung des Stengels bei blossem Längenwachsthum eines Stengelstückes. Das Vorhandensein einer thatsächlichen Drehung des Stengels kann nur geschlossen werden aus der Aenderung des Verhältnisses zwischen Grösse der Tangentialverschiebung, (d. h. der auf einer Horizontalebene sich als Kreisbogen darstellenden Projection des betreffenden Gefässbündelstückes) und Anzahl der Internodien.

Betrachten wir nun unter dem Gesichtspunkte der aus der dargelegten Untersuchung hervorgehenden Resultate zuerst die von Naegeli an den Laubsprossen von *Iberis amara* constatirte Verschiedenheit zwischen Stellung der Blätter und Verlauf der zugehörigen Blattspuren.

Die von dem Autor in den Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik I, S. 44 (Leipzig 1858) bezüglich dieser Pflanze niedergelegten Data sind folgende: Die Divergenz der Blätter in der Terminalknospe beträgt $138^2/_5{}^0$, was ziemlich genau $^5/_{13}$ des Umfangs ausmacht. In jedes Blatt geht ein gemeinsamer Fibrovasalstrang, welcher durch 10—11 Internodien hinabsteigt. Jeder Strang vereinigt sich dann, ganz

ohne Ausnahme mit dem des 5. unteren Blattes (siehe Fig. 5). Dadurch entsteht ein spiraliger Verlauf von fünf gemeinsamen Strängen, und zwar so, dass die Abweichung beinahe 28° von der senkrechten Richtung ausmacht, welche sich auf 10—11 Internodien vertheilt und für jedes im Mittel beinahe 3° beträgt. Zugleich wird durchaus betont, dass die $^2/_5$ Blattstellung nicht vorhanden ist, auch nicht für den zunächst unterhalb der Contactzone der Blätter gelegenen Stengeltheil.

Lassen wir bei dieser Differenzirung der Pflanze die Streckung des Stengels und die durch den spiraligen Verlauf der Gefässbündel hervortretende Drehung desselben bis zum longitudinalen Verlauf der Stränge vor sich gehen, so erhalten wir genau Blatt 1 über 6, 11, 16 u. s. w., d. h. $^2/_5$ Blattstellung. Diese habe ich an den älteren Stengeltheilen der Pflanze thatsächlich überall bemerkt. Wenn Naegeli dieses schliessliche Zustandekommen der $^2/_5$ Stellung nicht erwähnt, so geschieht es nach meiner Ansicht deshalb, weil seine ganze Argumentation darauf hinzielt, die Verschiedenheit von Blattstellung und Gefässbündelverlauf entgegen der Ansicht Hanstein's darzuthun, und nicht die schliessliche Uebereinstimmung beider nachzuweisen.

Zugleich wird aus dem Verlaufe der Gefässbündel an diesem Beispiele sofort klar, dass, wenn durch ihn eine Vergrösserung der Divergenz, wie es bei der Erreichung der $^2/_5$ Blattstellung aus der Divergenz 138—139° jedesmal der Fall ist, erzielt werden soll, die Gefässspiralen antidrom zur betreffenden Blattspirale angelegt sein müssen, und andererseits homodrom, sobald aus der Grenzwerthdivergenz eine kleinere z. B. die $^3/_8$ Stellung zu Stande kommen soll.

Um den ganzen Verlauf der durch die Richtung der Gefässbündel hergestellten Drehung des Stengels und der damit zusammenhängenden nachträglichen Divergenzänderung zur $^2/_5$ Blattstellung in seinen einzelnen Theilen zu beobachten, wählte ich Axillarsprosse von *Salix pentandra*.

Salix pentandra.

Der junge schon zum Theil gestreckte Trieb zeigte an Internodien, die $^1/_2$ cm. und darüber massen, die ausgeprägte $^2/_5$ Stellung der Blattinsertionen. Der oberste Knospenschnitt, unterhalb der Kuppe geführt, ergab, mit der camera lucida

aufgenommen, das Bild Figur 3. Die Stellung der jüngsten auf diesem Querschnitt sichtbaren Blätter 1, 2, 3 zu einander entspricht einem Winkel von 137—138°. Diese Divergenz bewegt sich bei einem Contact von 2er und 3er Zeilen, mithin auf der zweiten der Schwendener'chen Oscillationscurven. Bei Blatt 5, dessen Stellung zu Blatt 4 einen Winkel von 128° repräsentirt, treten die 3er Zeilen ausser Beziehung und die oberste Schwingungscurve zwischen Grundspirale und 2er Reihen wird für die Divergenzen massbestimmend. Alles dieses ergab sich mit hinlänglich grosser Sicherheit aus der genauen Vergleichung der successiven Querschnitte. Die Aufhebung jeglichen Contactes konnte bei Blatt 7, 8 u. s. w. wahrgenommen werden. Der Winkel zwischen Blattinsertion 7 und 8 ging nicht über 140° hinaus. Bei der Vergleichung von Blatt 8 mit Blatt 13 zeigte sich als Stellungsverhältniss indess fast regelmässig schon die $^2/_5$ Divergenz vollständig ausgebildet. Die Fixirung dieser Stellung kann somit durchaus nicht als Resultat einer durch Contact der Blätter hervorgerufenen Aenderung angenommen werden. Das ganze Gewebe des Stengels zeigte in der Region bis zu circa 1 cm. langen Internodien keine specifisch mechanischen Elemente, sondern nur Ring- und Spiralgefässe nebst den begleitenden festeren Holzparenchymzellen. Die jüngste als ein einziges Spiralgefäss erscheinende Blattspur fand ich in Blatt 2, dagegen besassen Blatt 3 und 4 schon Stränge aus mehreren mit einander zu einem Bündel vereinigten Gefässen, die sich in den Stengel hinein deutlich verfolgen liessen. Während die jüngsten Blätter nur einen Medianstrang in den Stengel entsenden, treten aus den älteren links und rechts noch ein Lateralstrang in denselben. Sie erscheinen, wie der Medianstrang am ersten und deutlichsten in der Nähe der Insertionsstelle des Blattes. Der gesammte Gefässbündelverlauf des Stengels zeigte nach den successiven Querschnitten construirt, in die der Trieb nach Ausführung eines möglichst longitudinalen Markirschnittes zerlegt wurde, das Bild Figur 6: Jedes Blatt schickt mit Ausnahme der jüngsten einen starken Median- und zu beiden Seiten desselben in einem Abstande von circa 60° je einen schwächeren Lateralstrang in den Stengel. Die mediane Blattspur verläuft isolirt in 2—3 Stengelinternodien ziemlich longitudinal, alsdann schliesst sich an sie der nach der kathodischen Seite hin gelegene Lateralstrang an. Beide vereintläufig durch-

ziehen den Stengel circa zwei Internodien, bis sie sich mit dem aus dem drittunteren Blatt herausgetretenen anodischen Lateralstrang vereinigen. Dieser so entstandene gemeinsame Fibrovasalstrang nimmt schliesslich 1—2 Internodien unterhalb, den kathodischen Lateral- und nach zwei weiteren Stengelabschnitten auch den Medianstrang des fünftunteren Blattes auf. Wie man aus der Figur deutlich ersieht, kommt auf diese Weise eine Verbindung zu Stande zwischen den Mediansträngen des ersten, sechsten, elften u. s. w. Blattes, so zwar, dass fünf in sich anscheinend abgeschlossene Blattspurencomplexe den Stengel durchziehen. In den jüngeren Regionen des Triebes beschreibt ein jeder dieser fünf Complexe mit seinem gemeinsamen Strang eine Schraubenlinie, die beim Verlauf, durch je fünf Internodien, in tangentialer Richtung mit einem Winkel von circa 30° abweicht. Dieser Winkel wird jedoch, je weiter man in den Stengel hinabsteigt und untersucht, immer kleiner, bis er zuletzt 0° sich nähert, und die gemeinsamen Verbindungsstränge mit geringen Abweichungen longitudinal verlaufen. Die Beobachtung wurde ermöglicht durch fortgesetzte Vergleichung des Winkelabstandes einer jeden auf den einzelnen Querschnitten verfolgten Spur von dem longitudinalen Markirschnitt. Natürlich ist eine solche Untersuchung nur so lange von Erfolg, wie die einzelnen Spuren sich mit Sicherheit erkennen lassen und noch nicht durch zu grosse Mächtigkeit einen mehr oder weniger zusammenhängenden Hohlcylinder zu Stande kommen lassen. Fasste man während einer Beobachtung der Abnahme des erwähnten Abweichungswinkels der Blattspuren zugleich die bezügliche Blattdivergenz ins Auge, so ergab sich, dass, sobald die Longitudinalstreckung der fünf gemeinsamen Fibrovasalstränge zu Stande gekommen, auch die $^2/_5$ Stellung der Blätter vorhanden war, ja, dass die Identität der Geradestreckung jener und die Divergenzvergrösserung dieser vollständig harmonirte. Durch diesen wahren Zusammenhang zwischen Blattspurenverlauf und Blattstellung erklärt es sich, warum Naegeli's Untersuchungen gerade zu den entgegengesetzten Resultaten führten, als Hanstein's Beobachtungen. Denn ersterer betonte vorwiegend die Verschiedenheit von Blattstellung und Blattspurenverlauf im ersten Stadium, letzterer sah vorzugsweise die endgiltige Uebereinstimmung nach erfolgter vollständiger Entwicklung.

Es könnte indess behauptet werden, dass der soeben betonte

regelmässige Verlauf der Gefässbündel nicht immer statthat, sondern dass Naegeli u. A. Unregelmässigkeiten aller Art bei vielen Pflanzen nachgewiesen haben.

Darauf ist zu erwidern, dass es für das Zustandekommen der fraglichen Stengeldrehung durchaus ohne Belang ist, ob der Anschluss eines Gefässbündels an den sympodialen Strang später oder früher erfolgt, für unsere Theorie ist allein massgebend, an welchen Fibrovasalstrang dasselbe sich anlegt. In Bezug darauf muss allerdings zugegeben werden, dass zuweilen auch eine in diesem Sinne unregelmässige Vereinigung der Stränge sich vorfindet, aber dann wird auch die Drehung ganz oder zum Theil verhindert und wir bemerken in der That auch bei den in Frage kommenden Blattdivergenzen entsprechende Ungenauigkeiten.

Die nachträgliche Stengeldrehung zur Herstellung resp. Fixirung der $^3/_8$ Stellung, also einer Blattdivergenz von 135° wurde an Laubsprossen von *Linum usitatissimum* und *Euphorbia pilosa* genauer nachgewiesen.

Linum usitatissimum.

Das junge Stämmchen, das eine sehr genau ausgebildete $^3/_8$ Stellung der Blätter längs des ganzen Sprosses zeigte, wurde der Beobachtung unterworfen, bevor die Inflorescenz angelegt war. Der in Figur 7 dargestellte Querschnitt durch den jüngsten mit kleinen Blattanlagen ausserordentlich reich besetzten Vegetationskegel weist, wie *Salix pentandra,* im Innern annähernd die Blattdivergenz des Grenzwerthes der Hauptreihe auf. Der Contact der jüngeren Blatthügel findet auf den 3er und 5er Zeilen statt. Letztere sind vielleicht schon bei Blatt 3 aufgelöst und die 2er und 3er Reihen bilden zuletzt vor der Streckung des Stengels den Schwendener'schen Dachstuhl. Von Blatt 1 oder 0 an hört jeglicher Contact auf. Wir finden dementsprechend in der Figur zwischen Blatt 3 und 11, 2 und 10, einen Abweichungswinkel von circa 20—25° und somit im Durchschnitt die Blattdivergenz von 138°. Um jedoch zur $^3/_8$ Stellung zu gelangen, muss diese Abweichung gleich 0 werden, d. h. das $n$te Blatt genau über dem $(n + 8)$ten bei einer Divergenz von 135° zu stehen kommen. Bei der

Untersuchung nun wurde dieses erst in der Periode des Stengels zwischen Blatt 0 der Figur und dem acht-älteren Blatte wahrgenommen, also zu einer Zeit der Entwicklung, in der eine Divergenzverminderung durch Contact der Blätter durchaus nicht mehr möglich ist. Der Stengel zeigte bis dahin keine wahrnehmbaren specifisch mechanischen Zellen, wie Collenchym und dgl., dagegen waren Ring- und Spiralgefässe in der Höhe des Blattes 6, 5 u. s. w. schon deutlich ausgebildet. Der Verlauf der aus den Blättern in den Stengel tretenden Gefässbündel gewährt auf abgerollter Cylinderfläche dargestellt das Bild Fig. 8: Jedes Blättchen entsendet einen einzigen Fibrovasalstrang, der ziemlich longitudinal durch 18—20 Stengelinternodien isolirt verläuft, jedoch so, dass er deutlich den aus dem 13. und 22. unteren Blatte kommenden Spuren nach der kathodischen Seite der Blattspirale hin ausbiegt. Alsdann vereinigt er sich, 6—8 Internodien tiefer, mit dem aus dem neuntunteren Blatte (in Bezug auf Blatt 1) herausgetretenen Strang. An der resp. Ausbiegungsstelle wird, wie dies von Naegeli bei vielen Dicotylen beobachtet wurde, auch hier oft ein nachträglich auftretender Strang sichtbar, der sich an das aus dem in Bezug auf Blatt 1 dreizehntälteren Blatt kommenden Gefässbündel anlegt. Jedoch ist derselbe stets sehr schwach (aus 1—2 Gefässen bestehend), so dass er in allen Perioden der Stengelentwicklung an Stärke hinter den primären Strängen weit zurückbleibt. Durch die Vereinigung der aus dem je 1ten, 9ten, 17ten u. s. w. Blatte kommenden Gefässbündel entstehen, wie aus der Figur ersichtlich ist, 8 unter einer Tangentialabweichung von circa 60° auf 20—22 Internodien schraubenlinig mit der Blattspirale homodrom verlaufende gemeinsame Stränge. In der Folge suchen sich nun diese 8 Spiralen, wie die jeweilige Abweichung derselben von dem Markirschnitt ergab, wegen der durch das Längenwachsthum, resp. die Streckung des Stengels hervorgerufenen longitudinal wirksamen Kräfte und ihrer eigenen Widerstandskraft in ebensoviele Orthogonalen aufzurichten. Dadurch aber zwingen sie wieder, wie früher ausführlich gezeigt wurde, den Stengel zu einer Drehung, und zwar in dem Sinne, dass daraus zugleich die $^3/_8$ Blattstellung resultirt. Auch bei dieser Untersuchung war genau zu verfolgen, wie die Geradestreckung der Spiralen stets mit der Blattdivergenzänderung correspondirte.

Euphorbia pilosa.

Die Laubsprosse von *Euphorbia pilosa* zeigen am ausgebildeten Stengel gewöhnlich die $^3/_8$ Blattstellung. Zur Untersuchung wählte ich einen Axillarspross. Derselbe ergab auf dem Querschnitt durch die oberste Knospe die vierzehn jüngsten Blattanlagen (siehe Fig. 9). In Rücksicht auf die Contactbeziehungen der letzteren ist dasselbe zu sagen, wie bei *Linum*. Im Innern der Knospe finden wir 5er und 3er Zeilen, dann 2er und 3er Zeilen als Dachstuhlsparren (siehe S. 421) bis zur Aufhebung jeglichen Contactes. Die Divergenzen oscilliren währenddessen, wie aus der Figur ersichtlich, mit einer Abweichung von 1—2° um den Grenzwerth in den entsprechenden Curven der Zickzacklinie. Von einer Erreichung der $^3/_8$ Stellung war innerhalb der ganzen Blattcontactzone bei der Vergleichung der Blattinsertionen nichts zu bemerken. Erst innerhalb der zehn älteren nach Blatt 0 auf den successiven Querschnitten auftretenden Blätter vollzog sich die Verminderung der Divergenz bis zu 135°, so dass je das neunte Blatt genau über dem ersten zu stehen kam.

Die Untersuchung des Gewebes innerhalb des bezüglichen Stengeltheiles führte in Betreff der mechanischen Elemente zu durchaus negativen Resultaten. Nur die Gefässbündel hoben sich auf den einzelnen Querschnitten deutlich ab. Das Bild der mit einander verbundenen Blattspuren in ihrem ganzen Verlauf durch den Stengel stellt auf abgerollter Cylinderfläche Fig. 10 dar (vgl. „Mikroskop“ von Schwendener und Naegeli S. 635 ff.): Aus einem jeden Blatte treten mit Ausnahme der jüngsten, die nur einen Gefässstrang entsenden, drei Blattspuren in den Stengel ein. Der jedesmalige Medianstrang (z. B. aus Blatt 15) steigt regelmässig durch fünf Internodien fast longitudinal hinab. Hier vereinigt sich mit ihm der nach der anodischen Seite hin gelegene aus dem achtunteren Blatte (23) kommende Medianstrang, nachdem er sich ihm kurz vorher mit scharfem Bogen genähert hat, um dem dreizehntunteren Blatte (10) auszuweichen. Fast gleichzeitig schliesst sich an diese vereinigte Spur der anodische Lateralstrang des (in Bezug auf das Anfangsblatt unserer Betrachtung) drittälteren Blattes (12) an. Dieser Bündelcomplex durchzieht dann wiederum longitudinal drei Internodien, nähert sich in scharfem Bogen dem kathodischen Lateralstrang des fünftunteren Blattes (10),

weicht nach weiteren fünf Internodien dem Medianstrang des dreizehntunteren Blattes (2) kathodisch aus und legt sich dann an den Medianstrang des achtunteren Blattes (7) an. Ausser diesen Gefässbündeln treten nachträglich anastomosirende Bündel auf, die schwächer erscheinen und darnach in der Figur markirt sind. Die acht parallel den Stengel ununterbrochen durchziehenden Gefässcomplexe bilden durch die stets in demselben Sinne stattfindenden Ausbiegungen acht mit der Blattspirale homodrom verlaufende Schraubenlinien, die in der obersten Knospe auf je 10 Internodien circa 20—25° tangentiale Abweichung zeigen. Dieser Winkel verschwindet da, wo die $^3/_8$ Stellung der Blätter ausgebildet erscheint, und die Spiralen sind zu Orthogonalen geworden, ein untrügliches Zeichen, dass sie bei der eingetretenen Stengelstreckung durch ihre Widerstandsfähigkeit eine Drehung des Sprosses bewirkt haben. (Die Winkelmessungen der Tangentialverschiebung der Gefässe wurden wiederum mit Zuhilfenahme eines longitudinalen Markirschnittes gemacht.)

Die dargelegten Untersuchungen mögen als thatsächlicher Belag, dass und wie die Annäherung an die $^2/_5$ und $^3/_8$ Blattstellung nach den im ersten Theile der Abhandlung entwickelten Gesetzen wirklich vor sich geht, genügen.

Anlangend die sogenannten Nebenreihen 1, 3, 4 . . . ., 1, 4, 5 . . . ., die in der Natur zuweilen vorkommen, so lässt sich das Zustandekommen der niederen Blattdivergenzen von $^2/_7$ und $^2/_9$ ebenfalls als durch den tangentialschiefen Verlauf der Blattspuren bei der Anlage und die Geradestreckung im Verlauf der Stengelentwicklung verursacht zur Genüge nachweisen. Construiren wir uns vorerst, analog der Zickzacklinie für die Divergenzen der Hauptreihe, auch für die Reihe 1, 3, 4 . . . . die Oscillationsweiten, so ergiebt sich, dass die erste Curve mit 120° beginnt und bei dem Contact von 1er und 3er Zeilen bis 96° 53′ abweicht. Hier treten an die Stelle der 1er Reihen die 4er auf und die Divergenz nimmt zu bis 102° 10′; es kommt sodann der Contact zwischen den Gliedern der 7er Zeile zu Stande, die 3er Zeile tritt ausser Contact, die Divergenz geht bis 98° 43′ zurück. Die folgenden Curven oscilliren in immer kleineren Weiten um den schliesslichen Grenzwerth von 99° 30′ 66″. — Ueber die Art und Weise, wie die Reihe

1, 3, 4 . . . überhaupt zu Stande kommt, resp. eingeleitet wird, sagt Schwendener in dem mehrfach erwähnten Sitzungsbericht S. 14: „Zunächst ist klar, dass jede Ausgangsstellung mit $^1/_3$ Divergenz ebenso leicht in dieses Geleise, wie in das der Hauptreihe gebracht werden kann, sofern der Ausschlag gebende Anstoss eine Verkleinerung der Divergenz (also eine Annäherung an $^1/_4$) bewirkt.“ „Eine zweite Ausgangsstellung, die unter Umständen zu den nämlichen Divergenzen führt, bilden die 3- und 4zähligen Quirle.“ (Vergl. Schwendener's Blattstellungen Tafel V Fig. 31 und Tafel VI Fig. 36.) Ist auf diese oder jene Weise durch die Basalstellung diese Reihe einmal eingeleitet, dann müssen die Blattdivergenzänderungen — starre Organe vorausgesetzt — innerhalb der Contactzone den vorgeschriebenen Weg durch die eben entwickelte Zickzacklinie einhalten. Vergleichen wir aber mit dieser natürlichen ununterbrochenen Divergenzenkette jene künstliche Braun'sche Reihe $^1/_3$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$ . . ., so finden wir, dass diese Näherungsbrüche, wie die der Divergenzen der Hauptreihe, zum Theil ausserhalb der Maximal- und Minimalwerthe der Oscillationscurven fallen. So ergeben sich für die Erklärung des thatsächlichen Zustandekommens namentlich der $^2/_7$ Stellung allein durch Contactbeeinflussung der Blattanlagen auf einander in der Knospe dieselben, wenn nicht noch grössere Einschränkungen und Schwierigkeiten, wie bei der $^2/_5$ und $^3/_8$ Stellung innerhalb der Hauptreihe. Daher ist der Nachweis einer nach Aufhebung des Contactes der jungen Blattorgane stattfindenden Stengeldrehung und Divergenzänderung auch für die Reihe 1, 3, 4 . . . unerlässlich. Zu diesem Behufe untersuchte ich Laubsprosse von *Sedum reflexum*.

Sedum reflexum.

Die ausgewachsenen Stengel zeigten bis zu 2—3 cm. von der Spitze noch nicht die vollkommene $^2/_7$ Blattstellung, vielmehr erschienen die 7er Reihen als sieben den Stengel umlaufende Spiralen, aber diese gingen doch schliesslich immer mehr in ebensoviele Orthogonale über. Der Spross mit einer solchen nachträglichen $^2/_7$ Stellung gab in der obersten Knospe das Bild Fig. 11. Das Streben nach dem Grenzwerth von 99° 30′ 6″ innerhalb der jüngsten Blattanlagen ist unverkennbar. In Contact befinden sich im Innern der Knospe die 3er, 4er und

7er Zeilen. Letztere lösen alsbald in Folge des vorwiegenden Längenwachsthums des Stengels ihre Berührung und es bleiben nun bis zum allgemeinen Aufhören des Contactes 3er und 4er Zeilen als Dachstuhlsparren thätig. Die Blattdivergenz bildet alsdann einen Winkel bis zu 100°, so dass, auch auf weitere Strecken des Stengels hin, Blatt (n) in Bezug auf Blatt ($n+7$) eine Tangentialabweichung von circa 20° ergibt. Die Differenzirung des Gewebes innerhalb der in Betracht kommenden Region des Stengels zeigte auch nicht die geringste Spur von specifisch mechanischen Zellelementen. Die Stengelquerschnitte liessen innerhalb der den *Crassulaceen* eigenen verhältnissmässig dicken feinzelligen Rinde die deshalb sehr central gelegenen Gefässbündel an der Markscheide im Cambiumring erkennen. Diese als 13—14 einzelne Fibrovasalstränge erscheinenden Blattspuren blieben bis tief in den Stengel hinab isolirt, so dass der von ihnen gebildete Hohlcylinder erst in den älteren Theilen des Stengels lückenlos wurde. Der Verlauf der einzelnen Blattspuren und ihr gegenseitiger Anschluss ist auf abgerollter Cylinderfläche in Fig. 12 dargestellt: Aus jedem der fleischigen Blätter tritt ein gemeinsamer Strang in den Stengel und zwar durch die Rinde hindurch fast horizontal. Jede Blattspur durchläuft ziemlich longitudinal sieben Internodien, schliesst sich dann, dem aus dem siebent-älteren Blatte kommenden Strang nach der kathodischen Seite der Blattspirale hin ausweichend, an den zunächst liegenden innerhalb des folgenden Internodiums an. So entstehen sieben in sich abgeschlossene Gefässbündelgruppen. Dieselben bilden mit ihren gemeinsamen Strängen in den oberen Theilen der untersuchten Stengelstrecke sieben Spiralen, die innerhalb sieben Internodien einen Tangentialabweichungswinkel von circa 20° aufweisen. Dieser Winkel nimmt zugleich mit der Annäherung der Blattdivergenz an die $^2/_7$ Stellung immer mehr ab, bis bei der erreichten Divergenz von circa 103° der Verlauf der sympodialen Stränge vollständig longitudinal wird. Damit aber ist zugleich erwiesen, dass eine Stengeldrehung in dieser Zone vor sich gegangen sein muss und zwar, da jede andere mechanische Kraft ausgeschlossen ist, einzig und allein durch den Gefässbündelverlauf. Die Beobachtungen an dieser Pflanze sind noch in sofern von besonderem Werth, weil sie zur Evidenz darthun, wie sehr die Intensität der Stengeldrehung von den im ersten Theile der Abhandlung aufgeführten Factoren abhängt.

Die Drehung an unserm Untersuchungsobject ist nämlich eine so langsame,

1. weil die Gefässbündel gegenüber dem dicken Stengel mit den fleischigen Blättern, der bewegt werden muss, sehr schwach und dabei bis in tiefe Regionen des Sprosses wegen ihres isolirten Verlaufes mehr streckungsfähig bleiben,

2. weil dieselben wegen ihrer centralen Lage nur mit einem verhältnissmässig kurzen Hebelarm wirksam sind.

Da ich bei einigen, und zwar den am üppigsten entwickelten Sprossen dieser Pflanze statt der sieben um den Stengel laufenden Blattspiralen deren neun bemerkte, so untersuchte ich diese Sprosse in Bezug auf die Reihe 1, 4, 5, 9 . . . und fand in der Knospe das Bild Fig. 13. Die hier zuletzt wirksamen die Divergenz bestimmenden Zeilen kurz vor der Aufhebung jeglichen Contactes waren die 4er und 5er. Nach den von Schwendener („Mechanische Theorie der Blattstellungen“ S. 16) für diese Reihe 1, 4, 5 . . . angegebenen Maximal- und Minimaldivergenzen ist die $^2/_9$ Stellung = 80° Blattdivergenz, durch Contact der Organe hervorgerufen, nur zwischen 1er und 4er Zeilen möglich. Daher erscheint denn auch diese Stellung bei Aufhebung des Contactes in der Knospe, wo zuletzt 4er und 5er Zeilen wirksam sind, und in den jüngeren Theilen des Sprosses lange nicht erreicht, sondern erst die älteren Stengeltheile, auf die der Gefässbündelverlauf schon einwirkt, zeigen Blatt 1 genau über 10, über 19 u. s. w. In Bezug auf den Verlauf der Blattspuren innerhalb des Stengels kann erwähnt werden, dass derselbe analog dem in den Sprossen mit $^2/_7$ Blattstellung ist, so zwar dass auf den Stengelquerschnitten statt 13—14 Bündel hier 17—18 erscheinen, und nicht die Blattspuren 1, 8, 15 u. s. w. sympodial verbunden sind, sondern 1, 10, 19 u. s. w. Die resp. neun Strangspiralen, die in den obersten Regionen des Sprosses sich hinziehen und auf je neun Internodien 15—20° Tangential- abweichung zeigen, gestalten sich auch hier bis zur Herstellung der $^2/_9$ Blattdivergenz zu ebensovielen longitudinal verlaufenden Strängen.

So erlangt man auch für diese 1, 4, 5 . . . Nebenreihe dasselbe Resultat in Bezug auf die nachträgliche Stengeldrehung, wie für die früher ins Auge gefassten Reihen.

Durch die auf den vorliegenden Blättern niedergelegten Ergebnisse meiner Untersuchungen hat sich nach meiner Ansicht zur Evidenz herausgestellt, dass die Gedanken und Ver-

muthungen, welche Schwendener in dem XXXII. Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1883 bezüglich der nachträglichen Entstehung einiger niederer Blattdivergenzen ausgesprochen hat, durchaus mit dem natürlichen Thatbestand übereinstimmen. So zeigt sich uns denn, ähnlich wie von Schwendener das für die Blattstellung bei Anlage der Blätter in der Knospe zur Geltung kommende Gesetz aus dem Zusammenwirken ganz bestimmter Druck- und Zugkräfte erschlossen wurde, auch die in ihrem Endresultat so regelmässige nachträgliche Stellungsänderung als die Summe ganz bestimmter mechanischer Wirkungen.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Oscillationscurven für die Divergenzen der Hauptreihe 1, 2, 3, 5, 8 . . . (nach Schwendener Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1883 XXXII Tafel VIII Fig. 1).

Fig. 2. Querschnitt durch die Axillarlaubknospe von *Ribes nigrum* (45mal vergr.).

Fig. 3. Querschnitt durch die Axillarlaubknospe von *Salix pentandra* (45mal vergr.).

Fig. 4. Graphische Darstellung der bei der Stengeldrehung zur Geltung kommenden Kräfte.

Fig. 5. Blattspurenverlauf im jungen Stengel von *Iberis amara* (dargestellt auf ebengelegter Cylinderfläche). (Nach Naegeli Beiträge z. wiss. Bot. I. Tafel III Fig. 5.)

Fig. 6. Blattspurenverlauf im jungen Stengel von *Salix pentandra*.

Fig. 7. Querschnitt durch die oberste Kuppe der Laubknospe von *Linum usitatissimum* (25mal vergr.).

Fig. 8. Blattspurenverlauf im jungen Stengel derselben Pflanze.

Fig. 9. Querschnitt durch die jüngste Axillarlaubknospe von *Euphorbia pilosa* (25mal vergr.).

Fig. 10. Blattspurenverlauf im jungen Stengel derselben Pflanze.

Fig. 11. Querschnitt durch die Laubknospe von *Sedum reflexum* mit nachträglicher $^2/_7$ Blattstellung (25mal vergr.).

Fig. 12. Blattspurenverlauf im jungen Stengel derselben Pflanze.

Fig. 13. Querschnitt durch die Laubknospe von *Sedum reflexum* mit nachträglicher $^2/_9$ Blattstellung (25mal vergr.).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 71

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

Artikel/Article: Ueber definitive Fixierung der Blattstellung durch die Torsionswirkung der Leitstränge 419-439