Statistische Untersuchungen über den Divergenzwinkel bei den schraubigen Organstellungen.

Von

Tetsuo Fujita.

Eingegangen am 13. März 1939.

1. Einleitung.

Wenngleich der Divergenzwinkel bei den schraubigen Organstellungen schon von BRAUN (1831), HOFMEISTER (1868) u. a. statistisch gemessen worden ist, handelte es sich bisher lediglich um den sog. SCHIMPER-BRAUNschen Wert. HIRMER (1922) begründet dann die Limitdivergenztheorie der Organstellungen, die später von ihm und seinen Schülern SCHÖFFEL ('32), BILHUBER ('33), BREINDL ('35) und BARTHELMMESS ('35) noch weiter ausgebaut wurde. Auch der Verfasser hat eine theoretische Betrachtung des Divergenzwinkels bei den Schraubenstellungen veröffentlicht ('37).

Soweit mir bekannt, gibt es aber noch keine statistische Messung des Divergenzwinkels am Vegetationsscheitel, mit Ausnahme der Arbeit von BARTHELMMESS, bei der die Variationskurve der Bündeldivergenzen von *Podocarpus chinensis* und die Mittelwerte der genannten Divergenzen bei einer Anzahl Koniferenarten behandelt wurden. In der vorliegenden Arbeit möchte ich nun die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen bei 30 Arten von Blütenpflanzen mitteilen.

Die Messung der Divergenz wurde hauptsächlich auf den mit dem Zeichenapparat von ABBE gezeichneten Abbildungen, teils aber auf Photographien der gefärbten Mikrotomschnitte mit Hilfe des Gradbogens durchgeführt. Bei den Messungen ist aber eine genaue Bestimmung des Winkels unter 1° technisch unmöglich.

2. Ergebnisse.

Die Ergebnisse meiner Messungen sind in den folgenden Tabellen angeführt. Je ein Beispiel aus den verschiedenen Reihen wurde auch graphisch dargestellt, wobei die gefundenen Winkelwerte auf der Abszisse und die zugehörigen Häufigkeiten auf der Ordinate abgetragen worden sind (Fig. 1–8).

Aus diesen Daten können wir ersehen, dass der Gipfelpunkt der Variationskurve der Divergenz sich dem Grenzwert stark nähert, wenngleich mit grosser Variationsweite. Bei den regelmässigen Schraubenstellungen folgt

Fig. 1-8. Variationskurve der Divergenz bei den Schraubenstellungen mit verschiedenen konjugierten Parastichen.

- (1) *Lysimachia clethroides* 1:2, (2) *Lycium chinense* 2:3, (3) *Lobelia sessilifolia* 3:5,
 (4) *Cephalotaxus drupacea* 5:8, (5) *Senecio vulgaris* 8:13, (6) *Eclipta alba* 13:21,
 (7) *Cephalotaxus drupacea* ○—○ 2:4, ●—● 4:6, □—□ 6:10,
 (8) *Cunninghamia lanceolata* 4:7.

nämlich die Divergenz dem Grenzwert, analog HIRMERS Behauptung, unabhängig von der Zahl der konjugierten Parastichen. Und zwar beträgt bei der Hauptreihe der Wert $137^{\circ}30'28''$, bei der I.1 Nebenreihe $99^{\circ}30'6''$ und bei der Bijugie der Hauptreihe $\frac{1}{2}(137^{\circ}30'28'') = 68^{\circ}45'14''$

TABELLE 1. Veritationsweite der Divergenzwinkel bei den Pflanzen mit verschiedenen konjugierten Parastichen.
D Divergenz, KP konjugierte Parastichen.

Reihe:	Hauptreihe.																									
Pflanze:	D KP	128° 129° 130° 131° 132° 133° 134° 135° 136° 137° 138° 139° 140° 141° 142° 143° 144° 145° 146° 147°																								Total.
<i>Lysimachia clethroides</i>	1:2	1	2	3	5	8	5	6	6	9	18	16	10	7	5	4	4	3	3	3	3	3	3	3	121	
<i>Campanula punctata</i> var. <i>typica</i>	1:2	2	2	2	4	6	3	3	3	5	11	8	5	7	5	3	1	1	2	0	0				73	
<i>Agrimonia Eupatoria</i> var. <i>pilosa</i>	1:2	0	0	3	1	1	3	0	1	6	11	14	4	7	3	5	5	1	1	3	2				72	
<i>Lycium chinense</i>	2:3	0	1	5	6	8	5	9	11	22	46	50	24	22	8	12	9	10	9	4	7				259	
<i>Ruta graveolens</i>	2:3	0	2	3	2	6	4	6	11	10	18	18	15	13	5	6	7	6	5	3	5				145	
<i>Platycodon grandiflorum</i>	2:3	0	1	2	3	3	2	1	4	8	12	14	4	6	2	6	4	4	4	2	0				82	
<i>Impatiens Balsamina</i>	2:3	2	6	2	6	8	5	9	8	6	18	23	12	7	6	2	3	5	6	5	3				142	
<i>Chrysanthemum nipponicum</i>	2:3	1	1	6	11	14	8	15	18	19	38	52	32	19	12	16	16	13	6	5	3				315	
<i>Calystegia Soldanella</i>	2:3	0	0	8	8	11	4	10	13	18	27	36	15	7	7	9	10	5	7	5	8				207	
<i>Caesalpinia japonica</i>	2:3	0	0	1	3	5	3	6	6	9	16	18	10	5	2	5	4	2	5	3	1				104	
<i>Aster ageratoides</i> var. <i>semiamplexicaulis</i>	2:3	3	5	9	6	4	6	11	11	13	22	23	7	5	4	3	1	0	0	1	2				136	
<i>Impatiens Textori</i>	2:3	3	5	12	7	6	7	11	12	18	30	27	17	11	6	8	6	7	2	2	1				208	
<i>Clethra barbinervis</i>	2:3	1	4	5	7	14	9	8	16	25	36	41	31	27	19	15	16	13	17	11	7				322	
<i>Daphne odora</i>	2:3	4	5	7	5	7	8	8	9	12	23	26	16	11	7	11	11	8	5	8	5				196	
<i>Ehretia ovariflora</i> var. <i>hukuensis</i>	2:3	3	1	3	5	2	4	6	5	8	19	25	12	9	7	9	7	6	2	6	3				142	
<i>Helianthus annuus</i>	2:3	1	1	5	3	3	4	12	11	8	18	18	10	7	6	7	7	2	0	0	4				127	
<i>Lobelia sessilifolia</i>	3:5	0	1	1	3	6	8	9	14	18	22	27	17	10	7	9	5	3	1	1	0				162	
<i>Nasturtium sublyratum</i> (Blüte)	3:5	4	4	3	2	3	8	6	10	19	23	24	17	14	7	8	9	10	11	5	6				193	
<i>Cryptomeria japonica</i>	3:5	4	6	17	17	18	25	32	30	42	68	60	39	34	21	16	12	15	9	8					488	
<i>Cedrus Libani</i> var. <i>Deodara</i>	3:5	1	1	5	7	7	13	15	21	27	43	51	30	14	6	9	5	5	6	4	4				274	

Reihe:	Hauptreihe.																					
Pflanze:	D KP	128°	129°	130°	131°	132°	133°	134°	135°	136°	137°	138°	139°	140°	141°	142°	143°	144°	145°	146°	147°	Total
<i>Actinidia callosa</i> var. <i>arguta</i>	3:5	1	1	6	6	9	6	9	16	15	27	29	19	8	3	4	5	5	6	2	5	182
<i>Cunninghamia lanceolata</i>	3:5	4	5	9	20	26	28	28	42	52	79	87	55	41	29	19	15	16	7	7	4	572
<i>Oenothera biennis</i>	3:5	0	1	2	5	9	9	11	17	24	39	37	20	10	11	9	8	3	2	3	2	219
<i>Larix Kaempferi</i>	3:5	0	0	6	4	3	17	14	13	18	34	46	24	18	4	7	3	2	2	4	0	219
	5:8	1	2	0	1	2	8	10	11	20	40	41	20	10	10	4	1	1	1	1	1	185
<i>Taiwania cryptomerioides</i>	3:5	5	5	5	7	9	17	9	17	18	28	33	26	18	14	10	6	5	9	4	5	245
	5:8	8	12	19	17	13	27	30	33	44	66	72	49	32	26	25	20	13	12	12	8	538
<i>Cephalotaxus drupacea</i>	5:8	1	0	2	4	2	4	7	13	14	27	29	15	9	3	5	4	1	2	0	2	141
<i>Erigeron canadensis</i>	5:8	3	4	9	13	19	21	32	38	38	61	66	39	21	25	25	11	4	9	5	5	448
	8:13	3	1	7	9	12	15	13	15	27	48	43	30	20	15	14	9	4	5	1	1	292
<i>Senecio vulgaris</i> (Blüte)	8:13	0	1	3	1	5	5	8	9	12	23	22	14	8	6	4	3	2	3	0	0	129
<i>Cosmos bipinnatus</i> (Blüte)	8:13	0	0	0	1	4	6	7	12	15	23	21	13	7	7	3	2	0	0	0	0	121
<i>Eclipta alba</i> (Blüte)	13:21	1	1	0	1	2	2	3	3	9	12	16	8	8	4	4	1	1	1	0	0	77
Reihe:	Bijugie der Hauptreihe.																					
Pflanze:	D KP	62°	63°	64°	65°	66°	67°	68°	69°	70°	71°	72°	73°	74°	75°	76°	77°	78°	Total.			
<i>Cephalotaxus drupacea</i>	2:4	3	2	3	6	3	3	6	16	9	3	3	2	1	2	0	0	0	58			
	4:6	0	1	1	4	9	10	16	25	13	12	9	6	4	1	2	0	0	113			
	6:10	2	2	3	6	14	13	21	34	18	16	11	6	7	2	1	1	0	157			
Reihe:	I.1. Nebenreihe.																					
Pflanze:	D KP	90°	91°	92°	93°	94°	95°	96°	97°	98°	99°	100°	101°	102°	103°	104°	105°	106°	107°	Total.		
<i>Cunninghamia lanceolata</i>	4:7	0	0	1	1	1	0	0	4	3	3	8	14	3	4	2	1	0	0	44		

3. Diskussion.

Wie schon bekannt, ist es unbestrittene Tatsache, dass sich die Organe entlang der Grundspirale mit der sog. Limitdivergenz, freilich mit gewissen Schwankungen, anordnen. Um die Frage zu klären, ob bei diesen regelmässigen Schraubenstellungen die Limitdivergenz und die Grundspirale entwicklungsmechanisch das Primäre sind, wie HIRMER dies behauptet, oder aber ob sie das sekundäre Endresultat einer gewissen anderen Entwicklungsmechanik sind, das erfordert noch weitere Untersuchungen, weil die Anlegung neuer Organe am Vegetationsscheitel baumechanisch äusserst kompliziert ist. Der physikalische Zustand des Vegetationsscheitels, mechanisch wie räumlich, und die relative Organgrösse sowie auch die inneren, tiefergreifenden Wirkungen (die hormonalen, u. a.) stellen nämlich wichtige Momente dar. Die Anlegung der Organe schreitet auch nicht immer in regelrechter Ordnung entlang der Grundspirale nacheinander fort, sondern die Bildung wird sogar häufig, wie dies z. B. bei Scheibenblüten von *Helianthus*-Köpfchen nicht selten der Fall ist, einseitig stark

Fig. 9. Schema der Organstellung nach der Limitdivergenz α als 137.5° . Die Winkelabstände der benachbarten Organe sind wie folgt: $\beta = 85^\circ$, $\gamma = 52.5^\circ$, $\delta = 32.5^\circ$. Deshalb gelten die folgenden Verhältnisse: $\frac{\beta}{\alpha} = \frac{\gamma}{\beta} = \frac{\delta}{\gamma} = 0.62 = \chi$.

gefördert; dennoch werden die konjugierten Parastichen regelrecht angeordnet. Jedenfalls entsteht die neue Anlage, wie Fig. 9 zeigt, immer in der Lage zwischen zwei bereits vorhandenen, die die letzteren mit göttlicher Proportion schneidet, falls die relative Organgrösse unverändert ist. In dieser Hinsicht scheint die Bildung der Parastichen den wirklichen Entwicklungsvorgang am Vegetationsscheitel darzustellen. Aus alldem geht hervor, dass die Grundspirale, wie SACHS ('87, s. 500 ff.) schon hervorgehoben hat, überhaupt nicht immer vorhanden ist, wenngleich die Divergenz entlang dieser Spirale einen Limitwert aufweist.

Dass die Limitdivergenz mit der göttlichen Proportion χ in engerem Zusammenhang steht, ist vielleicht das wahrscheinlichste Resultat des Zusammenwirkens verschiedener innerer Faktoren am Vegetationspunkt. Wir betonen daher mit Recht, dass die Tendenz χ bei der Anlagestellung einer der wichtigsten Faktoren bei den schraubigen Organstellungen ist. Es ist also auch zu verstehen, dass im allgemeinen die Divergenzbestimmung nach der SCHIMPER-BRAUN'schen Methode nur imaginär und nicht natürlich ist.

4. Zusammenfassung.

Es wurden bei 30 Arten von Blütenpflanzen die Divergenzwinkel der schraubigen Organstellungen am Vegetationsscheitel statistisch gemessen.

Die Divergenz erreicht am häufigsten den Grenzwert $137^{\circ}30'28''$, $68^{\circ}45'14''$ oder $99^{\circ}30'6''$, je nach den Zahlenreihen, wenngleich stets mit ziemlich grosser Variation. Ob aber bei den regelmässigen Schraubenstellungen die Limitdivergenz wirklich der primäre Faktor ist oder nicht, bedarf noch weiterer Untersuchungen.

Herrn Prof. Dr. K. KORIBA möchte ich an dieser Stelle für seine freundlichen Ratschläge und das meiner Arbeit stets entgegengebrachte Interesse herzlichst danken.

Botanisches Institut,
wissenschaftliche Fakultät der Kaiserl. Universität, Kyoto.

Literatur.

- BARTHELMESS, A., Über den Zusammenhang zwischen Blättstellung und Stellenbau unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. *Bot. Archiv*, **37**, 1935.
- BILHUBER, E., Beiträge zur Kenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich. *Bot. Archiv*, **35**, 1933.
- BRAUN, A., Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung überhaupt. *Nova. Acta. Leop. Carol.* **15**, 1831.
- BREINDL, M., Zur Kenntnis der Baumechanik des Blütenkelches der Dicotylen. *Bot. Archiv* **36**, 1934.
- FUJITA, T., Über die Reihe 2,5,7,12..... in der schraubigen Blattstellung und die mathematische Betrachtung verschiedener Zahlenreihensysteme. *Bot. Mag. Tokyo* **51**, 1937.
- , Statistische Untersuchung über die Zahl der konjugierten Parastichen bei den schraubigen Organstellungen. *Bot. Mag. Tokyo* **52**, 1938.
- HIRMER, M., Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Jena, 1922.
- , Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. *Planta* **14**, 1931.
- , Neue Untersuchungen auf dem Gebiet der Organstellungen. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.* **52**, 1934.
- HOFMEISTER, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig, 1868.
- KORIBA, K., Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der *Spiranthes*-Ähre. *J. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo* **36**, 1914.
- KORIBA, K., Entwicklung, Wachstum und Organbildung der Pflanzen. (Japanisch). Iwanami-Koza 1931.
- SACHS, J., Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig, 1887.
- SCHÖFFEL, K., Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. *Planta* **17**, 1932.