

DAS GESETZ DER ALTERSVERÄNDERUNGEN
DER BLATTFORM BEI TROPAEOLUM MAJUS L.
UNTER VERSCHIEDENEN BELEUCHTUNGSBEDINGUNGEN.
(EIN BEITRAG ZUR FELDTHEORIE.)

Von

EUGEN SMIRNOV und A. N. ZHELOCHOVTSEV
(Moskau).

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Juli 1931.)

Die Aufgabe, welche sich Verfasser bei den vorliegenden Studien stellen, besteht im Auffinden der geometrischen Gesetzmäßigkeiten der Morphogenese unter verschiedenen ökologischen Bedingungen. Dieses Problem brachte uns seinerseits zu einer Frage, welche den Biologen zur Zeit lebhaft interessiert, nämlich zur Frage über die Wechselbeziehungen zwischen dem Ganzen und seinen Komponenten.

Die allbekannte Kapuzinerkresse, *Tropaeolum majus* L., ist das Objekt unseres Studiums. Dank der geometrischen Eigenschaften ihrer Blätter eignet sie sich sehr vorteilhaft für derartige Untersuchungen.

Zahlreiche Tier- und Pflanzenformen setzen uns durch die geometrische Regelmäßigkeit ihrer Gestalten in Erstaunen. Es genügt, an die Blätter verschiedener Pflanzen oder an die Form der Molluskenschalen zu denken. Es ist verständlich, daß schon in frühen Zeiten Forscher versuchten, diese Formen mathematisch zu studieren und zu charakterisieren. Derartige Versuche litten jedoch oft an übermäßiger Abstraktheit. Es ist möglich, einen mathematisch exakten Ausdruck für eine Kontur oder Fläche mittels der Interpolierung durch diese oder jene Funktion zu finden. Dabei ist es jedoch wichtig im Auge zu behalten, daß die Wahl der Funktion auf den organischen Eigenschaften des Objekts basiert. Im entgegengesetzten Fall wäre unsere Beschreibung bei all ihrer Exaktheit eine künstliche. Folglich muß die Interpretation mehr als eine formelle Beschreibung sein: sie soll außerdem biologisch begründet sein.

Geometrisch regelmäßige Formen besitzen in der Regel einfache analytische Ausdrücke. Dabei entsteht ihre äußere Mannigfaltigkeit oft als Folge des einfachen Variierens eines von den Parametern der Funktion, wobei der Gleichungstypus unverändert bleibt. Eine Schar der Konchoidenkurven (von denen weiter unten noch mehrmals die Rede sein wird) enthält sehr verschiedenartige Formen, die wir alle durch Variieren des Parameters der gemeinsamen Gleichung erhalten können. Wir können

hoffen, ähnliche Verhältnisse auch unter organischen Formen anzutreffen. In letzterem Fall wäre die Aufgabe der exakten Morphologie außerordentlich erleichtert. Man kann schon jetzt sagen, daß dabei vieles wird schematisiert werden müssen, was den Forscher jedoch durchaus nicht abzuschrecken braucht. In der Tat ist die Exaktheit an und für sich nicht das Ziel der Forschung; ihr Grad soll vielmehr bestimmten konkreten Aufgaben der Forschung koordiniert werden. Sonst könnte die einfachste organische Form einen äußerst komplizierten mathematischen Apparat und ungeheuer umfangreiche Berechnungen für ihre Charakteristik erfordern.

Das Endziel der mathematischen Morphologie ist das Auffinden der Einheitlichkeit in der Mannigfaltigkeit organischer Formen. Dieses Ziel wird erreicht werden, wenn wir die Möglichkeit erlangen, auf Grund des allgemeinen morphologischen Gesetzes die Besonderheiten der einzelnen Formen abzuleiten. Der Organismus steht jedoch keineswegs isoliert da, er befindet sich vielmehr in beständiger Wechselbeziehung zu dem ihn umgebenden Milieu. Es ist allbekannt, daß der Einfluß des Milieus stark seine Form verändert. Ebenso steht zweifellos fest, daß bei all diesen Änderungen der Form (wenigstens in gewissen Intensitätsgrenzen der äußeren Agentien) ihr architektonischer Grundtypus erhalten bleibt. Hier stoßen wir auf das äußerst interessante Problem der experimentellen Ökologie: auf welche Art und Weise verändert der äußere Faktor die Form, und was bleibt bei allen ihren Variationen konstant? Es scheint, daß auch hier die mathematische Interpretation uns der Lösung der Aufgabe näher bringen kann.

Die Ontogenie der organischen Form ist ein besonders dankbarer Gegenstand für mathematische Studien. Hier entsteht eine Form aus der anderen, und wir können dabei leichter denn je ein gewisses einfaches Prinzip feststellen, dem die Formen in dieser Reihenfolge untergeordnet sind. Indem wir den Gang der Morphogenese unter verschiedenen ökologischen Verhältnissen erforschen, gewinnen wir die Möglichkeit, auch den ökologischen Teil der Aufgabe zu lösen. Alle diese Erwägungen veranlassen die vorliegende Arbeit.

I.

Den gründlichsten Versuch einer mathematischen Interpretation der Morphogenese finden wir in der Serie der Untersuchungen von GURWITSCH (und teilweise seiner Schule), die den „embryonalen Feldern“ gewidmet ist¹.

¹ GURWITSCH, A.: 1. Vererbung als Verwirklichungsvorgang. *Biol. Zbl.* **32** (1912). 2. Vererbungsmechanismus der Form. *Arch. Entw.mechan.* **39** (1914). 3. Versuch einer synthetischen Biologie. *SCHAXELS Abh. theoret. Biol.* **17** (1923). 4. Über den Begriff des embryonalen Feldes. *Arch. Entw.mechan.* **51** (1922). 5. Weiterbildung und Verallgemeinerung des Feldbegriffes. *Ebenda* **112** (1927). 6. Die histologischen Grundlagen der Biologie. Jena 1930.

Diese grundlegenden Schriften haben sonderbarerweise bis jetzt keinen bemerkbaren Einfluß auf die Entwicklungsmechanik, die sie unmittelbar berühren, ausgeübt. Möglicherweise läßt sich diese Tatsache durch die Neuheit und Originalität der Ideen, sowie durch gewisse Schwierigkeiten der Darlegung erklären. Indem wir die genauere Analyse der Ideen und Ergebnisse von GURWITSCH, die mit unserer Arbeit in Verbindung stehen, vorläufig beiseite lassen, müssen wir mit der Betrachtung eines Satzes beginnen, den GURWITSCH als Postulat ansieht: die Abhängigkeitsverhältnisse, die sich in der Ontogenese zeigen, müssen durch einfache analytische Formeln ausgedrückt werden, die als einzige unabhängige Variable

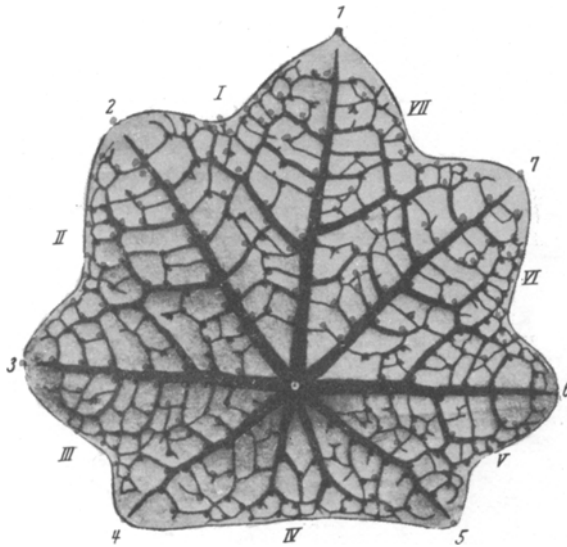


Abb. 1. Ein junges Blatt der Kontrollserie, $\times 7,62$. Photographie, die stärkeren Nerven geschwärzt. Die kleinen roten Kreise markieren die Punkte, welche zur Konstruktion des Feldes der Wachstumsgeschwindigkeit dienen (Abb. 20).

die Zeit enthalten. Im Falle der Morphogenese haben wir es mit räumlichen Abhängigkeiten zu tun: deshalb müssen die Parameter der Formeln auch einen räumlichen Charakter haben. Dieses Postulat veranlaßt GURWITSCH zur Einführung des Begriffes des *Feldes* (siehe unten). Für uns ist es wichtig, zu betonen, daß ein Verwerfen des erwähnten Postulats die Möglichkeit eines rationellen Studiums der Morphogenese überhaupt in Frage stellt. Wenn es sich tatsächlich herausstellen würde, daß die Stadien der Morphogenese einander chaotisch ablösen, und daß es kein invariantes Gesetz der Entwicklung gibt, welches wir finden und unserer Deutung zugrundelegen könnten, so könnte auch von einer mathematischen Auslegung der Morphogenese keine Rede sein. Daraus folgt jedoch nicht, daß die Invariante in vollem Sinne des Wortes konstant

sein muß. Es ist im Gegenteil nicht schwer zuzulassen, daß sie sich selbst verändert, diese Veränderung jedoch in einem anderen Niveau vor sich geht. Eine Analogie besteht im Kreisen eines Planeten um die Sonne, wobei sich um ihn ebenso gesetzmäßig der Trabant dreht (GURWITSCH).

Dieses Postulat bildete auch den Ausgangspunkt unserer Arbeit, zu deren Darlegung wir nun übergehen. Die gewonnenen Ergebnisse rechtefertigen es bei Anwendung auf unseren speziellen Fall der Entwick-

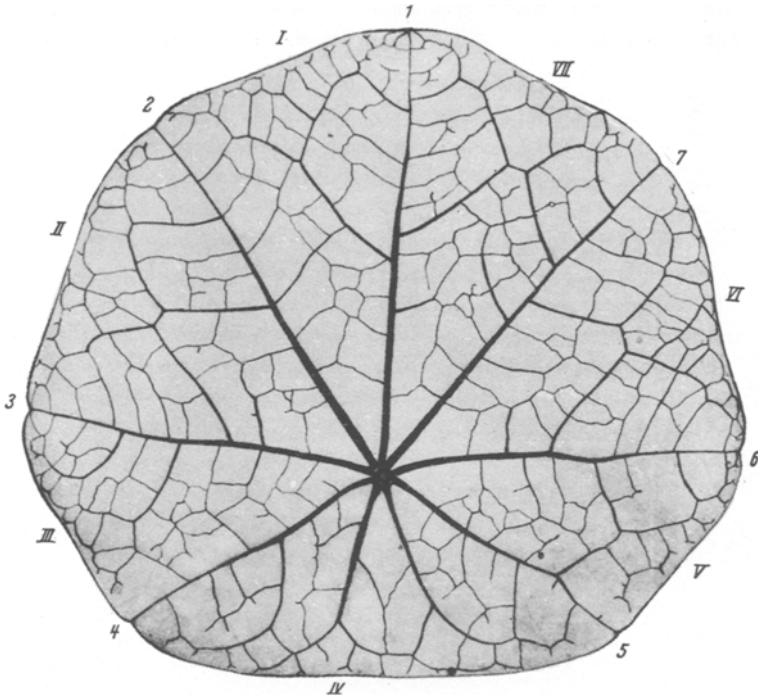


Abb. 2. Dasselbe Blatt wie Abb. 1, ausgewachsen. Photographie, $\times 1,89$.

lung der Blattform von *Tropaeolum majus* L. vollkommen. Das Blatt dieser Pflanze lenkte durch die beträchtlichen Altersveränderungen seiner Form unsere Aufmerksamkeit auf sich. Beim Vergleich eines jungen Blattes, welches vor kurzem der Knospe entsprossen ist (Abb. 1), mit einem ausgewachsenen, dem Verwelken nahen Blatte (Abb. 2) finden wir, daß ersteres durch deutlich vortretende Lappen gekennzeichnet ist (es sind ihrer sieben: drei paarige und ein unpaariger); beim ausgewachsenen sind die Vorsprünge stark abgerundet, die konkaven Teile der Kontur liegen der Ansatzstelle des Blattstieles nur wenig näher als die vortretenden. Im Laufe des Wachstums des Blattes wird seine Kontur immer glatter, die Krümmungen des Umrisses werden im-

mer weiter ausgeglichen. Auf Abb. 3 kann man die Reihe der Altersveränderungen der Blattform sehen. Hier sind die photographisch genauen Konturen ein und desselben Blattes auf verschiedenen Altersstufen so zusammengestellt, daß die Anheftungsstellen des Blattstiels (Pole, wie wir sie ferner nennen werden) zusammenfallen, und die unpaarigen Hauptgipfel auf einer Geraden liegen, die den Pol schneidet. Mit anderen Worten, es fallen die Symmetrieachsen der Konturen zusammen, die durch den Pol und den Hauptgipfel bestimmt werden.

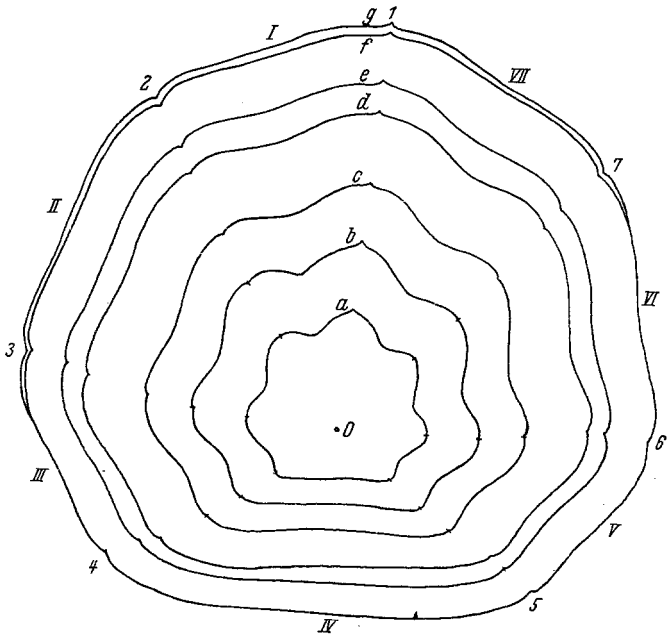


Abb. 3. Konturen der aufeinanderfolgenden Altersstadien des Blattes der Kontrollserie, nach Photographien, $\times 1,67$. Die innere Kontur entspricht der Abb. 1, die äußere der Abb. 2. Die Ziffern 1–7 gehören den Gipfeln (auch den ganzen Lappen und entsprechenden Radialnerven) an, I–VII den Einkerbungen (gleichzeitig auch den ganzen Sektoren). Diese Bezeichnungen bleiben auch auf den folgenden Abbildungen dieselben.

Zur Charakteristik des Wachstumstempos unseres Blattes geben wir Abb. 4; hier sehen wir die Abhängigkeit der Größe dreier Merkmale des Blattes vom Alter. Das Blatt wurde vom Augenblick des Heraustretens aus der Knospe an gemessen. Da die erhaltene Funktion zum gewöhnlichen Typus der Wachstumskurven gehört, finden wir ihre genauere Besprechung überflüssig.

Zu den Altersveränderungen der Kontur des Blattes zurückkehrend, müssen wir eine Grundfrage aufstellen: worin besteht das geometrische Gesetz der Morphogenese eines Blattes, und was ist eigentlich invariant im Prozeß ihrer Verwirklichung? Um diese Frage zu beantworten, müssen

wir die Beschaffenheit einer geometrischen Kurve, der sogenannten Konchoide, näher analysieren.

Die Gleichung der klassischen Konchoide von NIKOMEDES in Polarkoordinaten ist folgende: $r = \frac{a}{\sin \varphi} \pm b$. Auf Abb. 5 ist die Konstruktion dieser Kurve wiedergegeben. Der Polarachse OX parallel verläuft die Gerade AB , welche die Leitlinie der Konchoide genannt wird. Die Radien-Vektoren, die vom Pole O entspringen, schneiden die Leitlinie in den Punkten $\dots M_{-3}, M_{-2}, M_{-1}, M_0, M_1, M_2, M_3 \dots$. Die Kurve selbst wird

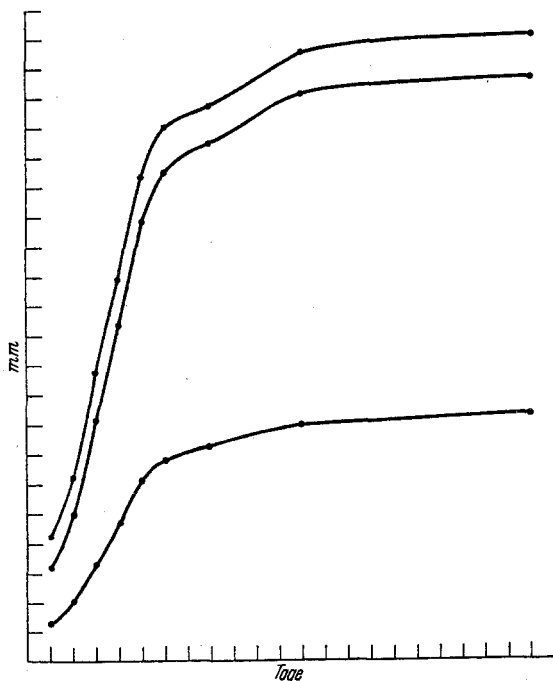


Abb. 4. Wachstumskurve dreier Merkmale des Blattes der Kontrollserie. Als Merkmale dienen die Abstände bestimmter Punkte des I. Sektors vom Pole.

wie folgt gefunden: von den genannten Punkten werden längs der entsprechenden Radien zu beiden Seiten von AB gleiche Abschnitte b abgetragen, die in der Richtung der Strahlen positiv und in entgegengesetzter Richtung negativ sind. Der geometrische Ort der Enden positiver Abschnitte ergibt eine der beiden Konchoiden ($r = \frac{a}{\sin \varphi} + b$), und der negativen — die andere, deren Gleichung $r = \frac{a}{\sin \varphi} - b$ ist. Infolgendem werden wir vorläufig nur diese zweite Kurve betrachten. Was geschieht mit der Kurve, falls wir in ihrer Gleichung den Parameter b ändern? Im Falle $b = 0$ wird die Gleichung $r = \frac{a}{\sin \varphi}$ die Leitlinie der Konchoide, die Gerade AB

ausdrücken. Indem wir die absolute Größe von b anwachsen lassen, erhalten wir eine Reihe von Kurven (*I, II, III . . .*), die zusammen eine Konchoidenschar bilden.

Ferner sei die Bedeutung des anderen Parameters, a , erläutert. Wir nehmen die Leitlinie $r = \frac{a}{\sin \varphi}$ und betrachten den Wert von r bei $\varphi = 90^\circ$. Dabei ist $\sin \varphi = 1$ und $r = a$. Mit anderen Worten: a ist der Abstand der Leitlinie AB von der Polarachse OX . Indem wir die Größe von a variieren und dabei auch b ändern, erhalten wir eine Reihe von Konchoidenscharen.

Für unseren Zweck ist die physikalische Interpretation der Konchoide von besonderem Interesse. Stellen wir uns eine Anzahl materieller Punkte

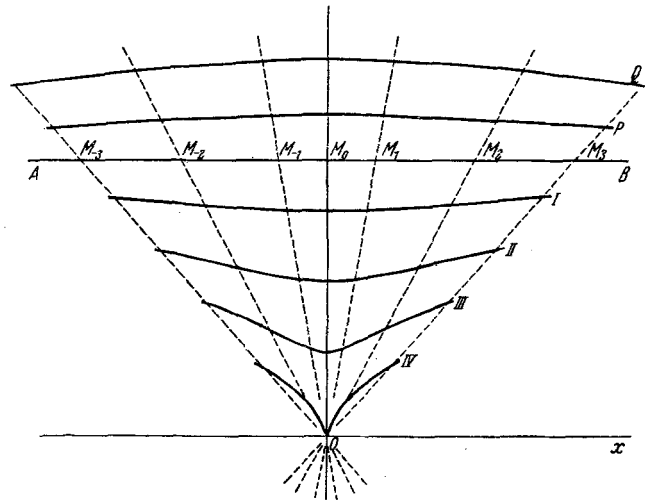


Abb. 5. Konchoidenschar vom Typus $r = a/\sin \varphi - b$. Parameter $a = OM_0$ ist konstant, b variiert. Bei Kurven *I-III* ist $b > 0$, bei *P* und *Q* $b < 0$. Konchoide *IV* hat in *O* eine Spitze.

$M_{-1}, M_{-2}, M_{-3}, M_0 . . .$ vor, die, von der Geraden AB ausgehend, sich mit gleicher Geschwindigkeit längs der Radien-Vektoren bewegen, deren Richtungen sich alle im Punkte O treffen. In einem gewissen Moment t_1 nehmen sie Lagen ein, die sich zusammen durch die Konchoide *I* ausdrücken lassen. Sie ist demgemäß der geometrische Ort der Lagen aller Punkte $. . . M_1, M_2, M_3 . . .$ im gegebenen Zeitmoment. Für den folgenden Moment t_2 werden wir entsprechend die Konchoide *II* erhalten usw. Die Gesamtheit aller dieser Kurven bildet gerade die uns bekannte Konchoidenschar; die Gleichungen ihrer Glieder unterscheiden sich voneinander, wie wir schon erwähnten, durch die Größe des Parameters b , der entsprechend die Werte $b_1, b_2, b_3 . . .$ annimmt. Mit der Entfernung von AB und dem Anwachsen von b erleiden die Konchoiden charakteristische Formveränderungen: sie werden immer steiler und ihr Maximum

prägt sich immer schroffer aus. Beim Parameter $b = OM_0$ schließlich gibt die Kurve in O eine Spitze. Das geschieht in dem Falle, wenn der Punkt M der Ausgangsgeraden AB , welcher sich längs dem Radius OM , der zur genannten Geraden senkrecht ist, bewegt, den Punkt M_0 erreicht. Zu dieser Zeit erreichen die anderen materiellen Punkte den Punkt O noch nicht. Das fernere Anwachsen des Parameters b bei fortdauernder Bewegung der Punkte in derselben Richtung bringt uns zu einem neuen morphologischen Konchoidentypus, der eine „Schlinge“ besitzt. Hier müssen wir jedoch vorläufig abbrechen und zur Betrachtung der Altersveränderungen des Blattumrisses zurückkehren.

Wir wollen nun an der Hand des 1. Blattsektors (102), der von links der Symmetrieachse anliegt, die Veränderungen der Kontur im Laufe von sieben Altersstadien verfolgen, angefangen vom Blättchen, das eben der Knospe entsprossen ist, bis zum ausgewachsenen, zum Stillstand gekommenen Blatte (Abb. 3). Auf welche Weise läßt sich diese Formänderung der Kontur interpretieren, und darf man hier von irgendeiner bestimmten geometrischen Gesetzmäßigkeit sprechen?

Beachten wir das Wachstum der Peripherie des gegebenen Sektors, so können wir uns die Sache folgendermaßen vorstellen: Ziehen wir vom Pol O zu den Punkten der Peripherie des Blattes im 1. Stadium (Kontur a) eine Reihe von Radien-Vektoren und setzen sie bis zum Durchschneiden der Kontur des nächsten Stadiums fort. Nun nehmen wir an, daß die Punkte der ersten Kontur sich längs dieser Radien mit gleicher Geschwindigkeit bewegen. Diese Annahme genügt vollständig, um die Ausgleichung der Kontur beim Übergang vom ersten zum zweiten Altersstadium zu verstehen, sowie alle darauffolgenden Veränderungen, bis zum ausgewachsenen Blatte. Abb. 6 erläutert das Gesagte. Sie gibt, wie auch Abb. 3, eine Reihe Konturen ein und desselben Blattes in verschiedenen Altersstadien. Die innere Kontur a entspricht dem inneren Umriß der Abb. 3 vollständig: es ist eine stark vergrößerte faktische Kontur des jungen Blattes. Alle übrigen im Verhältnis zu ihren äußeren Konturen erhielten wir aus ihr auf die obenerwähnte Art, d. h. unter der Annahme, daß die Punkte der Peripherie des jungen Blättchens sich längs der Radien mit der gleichen Geschwindigkeit fortbewegen. Wie aus der Zeichnung ersichtlich ist, erhält man ein Bild, welches im Prinzip dasselbe ist, wie auf Abb. 3. Mit der Entfernung der Punkte der Peripherie vom Pol erhalten wir in den aufeinanderfolgenden Zeitmomenten immer mehr und mehr abgerundete Konturen: die hervortretenden Lappen werden immer weniger bemerkbar. Was die drei kleinen Umrisse anbetrifft, welche innerhalb unserer faktischen Kontur a gelegen sind, so sind sie aus derselben als Resultat der Bewegung ihrer Punkte in entgegengesetzter Richtung (zum Pol) entstanden.

Es ist nun angebracht, die Frage nach dem Verhältnis der Evolution

der Blattkontur von *T. majus* zu der von uns konstruierten Konchoidenschar zu stellen. Es ist nicht schwer festzustellen, daß diese Evolution im Prinzip derselben Gesetzmäßigkeit unterworfen ist, die die Konchoidenschar beherrscht, trotz aller Mannigfaltigkeit ihrer Glieder, deren Eigentümlichkeiten von der Größe des Parameters b abhängen. Das Gemeinsame besteht in der analogen Bewegung der Punkte längs der Radien mit gleicher Geschwindigkeit. Die prinzipielle Ähnlichkeit verlangt jedoch gewisse Einschränkungen. Vor allem ist die Konstruktion verschieden. Daß die Punkte O auf Abb. 3, 5 und 6 einander entsprechen, ist klar. In unserer geometrischen Konstruktion gehen wir jedoch von einer Geraden und von der Bewegung ihrer Punkte längs der Radien aus, die sich im Punkte O treffen, während in der Konstruktion der Abb. 6 der Umriß des jungen Blattes als Ausgangslinie dient. Dieser Unterschied hat aber keine prinzipielle Bedeutung. In unserer physikalischen Interpretation können wir bei Bewahrung des ganzen Schemas auch nicht von der Geraden AB ausgehen, sondern von irgend einer anderen Konchoide, z. B. von der $II.$, die auch ein Glied unserer Schar ist. In diesem Falle müßten wir nur die Richtung der Bewegung der Punkte ändern, indem wir diese sich zur Geraden AB bewegen lassen. Dabei würde man dasselbe Resultat erzielen.

Bevor wir die anderen Abweichungen der Evolution des Umrisses vom Schema besprechen, wollen wir noch auf eine bedeutsame Tatsache ihrer gegenseitigen Ähnlichkeit hinweisen. Zu diesem Zwecke lenken wir unsere Aufmerksamkeit auf die Konturen der Abb. 6, die im Vergleich zu dem tatsächlichen Ausgangsumriß a als innere angesehen werden müssen. Sie zeichnen sich durch schroffer vortretende Lappen und dementsprechend durch tiefere Ausrandungen aus. Das ist besonders stark bei den Konturen ausgeprägt, die dem Pol nahe liegen. Schließlich erreichen die Ausrandungen den Pol, und die Lappen trennen sich. (Das geschieht zunächst mit den hinteren Lappen, die überhaupt schwächer entwickelt sind.) Auf diese Weise verwandelt sich das ausgerandete Blatt allmählich in ein gespaltenes. Die letzte und interessanteste Eigentümlichkeit ist die allmähliche Verringerung und schließlich sogar das vollständige Verschwinden gewisser Lappen. Anfänglich verschwinden die hinteren paarigen, der 4. und 5.; der 3. und 6. sind in diesem Moment stark verringert; weiterhin verschwinden auch sie. Das Blatt, das zuerst 7 Lappen besaß, behält ihrer 5 und schließlich nur 3. Eine analoge Vertiefung der Ausrandungen mit Bildung von Spitzen sahen wir auch bei der Konchoidenschar (Abb. 5, Konchoide IV).

Falls das Prinzip der Konchoide in der Tat zur Erklärung der Altersunterschiede des Blattes von *Tropaeolum majus* geeignet ist, so müssen die beschriebenen inneren Konturen, die rein theoretisch aus dem tatsächlichen Umriß des jungen Blattes erhalten sind, irgend welchen tatsächlich existierenden Konturen, offenbar den jüngsten Stadien des Blattes, ent-

sprechen. Bis jetzt beschränkten wir uns auf das junge Blatt, das schon aus der Knospe getreten ist. Das Studium noch jüngerer Stadien könnte als ausgezeichnete Kontrolle der ganzen konchoidalen Konstruktion dienen.

Diese Prüfung unternahmen wir denn auch und zwar schon, nachdem die ganze Beweisführung fertig war. Wir wandten uns zu den früheren

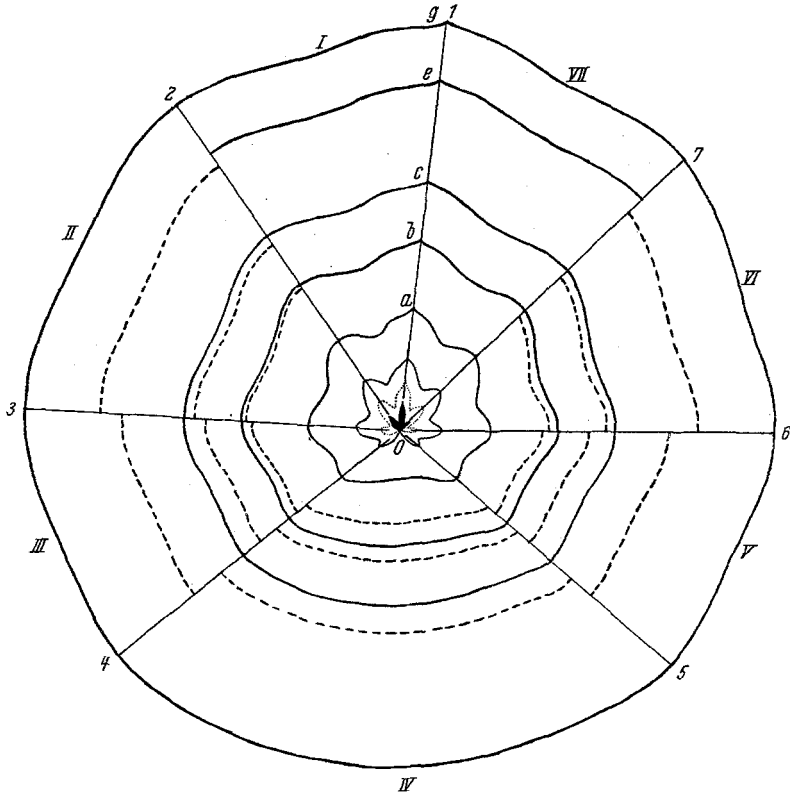


Abb. 6. Theoretische Ableitung der Blattkonturen verschiedenen Alters auf Grund eines faktischen Umrisses (a) des jungen Blattes, nach dem Gesetze der Konchoide ausgeführt (Kontrollreihe). Die nach außen vom Ausgangsumrisse liegenden Konturen sind unter der Annahme einer gleichen radialen Wachstumsgeschwindigkeit sämtlicher Punkte der Peripherie aufgestellt (ununterbrochene Linien; die Strichlinien unter der Annahme einer innerhalb eines Sektors konstanten Geschwindigkeit). Innerhalb des Umrisses a liegen drei Konturen, welche sich unter der Annahme einer zentripetalen und dabei für sämtliche Punkte des Umrisses gleichschnellen Bewegung ergeben; die zweite von ihnen (punktirt) ist fünfblappig, die innerste (geschwärzt) dreilappig. Die Radien sind durch die Spitzen der Kontur a gezogen.

Stadien des Blattes in der Knospe. Leider mußten wir diesmal verschiedene Blätter betrachten (während alle Konturen auf Abb. 3 ein und demselben Blatte gehören)¹. Wir studierten dafür aber eine ganze Menge von

¹ Um kleine Knospenblättchen zu studieren, muß man sie präparieren; deshalb kann man auch ihr weiteres Wachstum bis zum ausgewachsenen Stadium nicht verfolgen.

Knospen, weswegen das erhaltene Bild keineswegs zufällig oder individuell, sondern in hohem Grade typisch ist. Außerdem benutzten wir

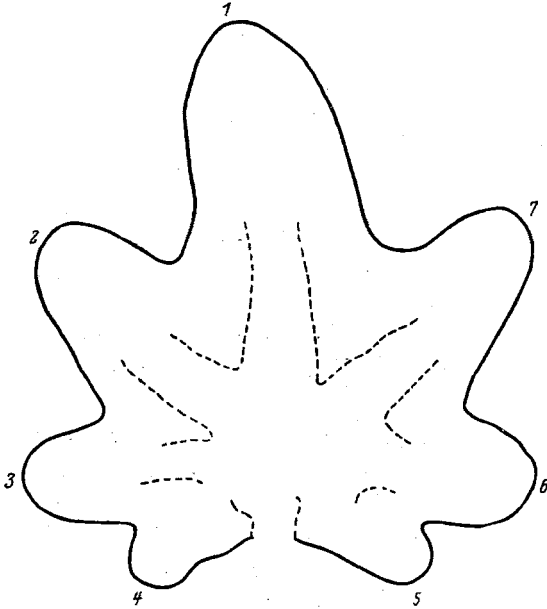


Abb. 7.

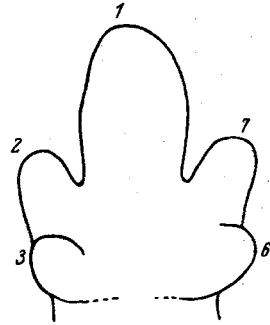


Abb. 9.

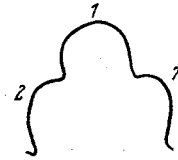


Abb. 10.

Abb. 7—10. Konturen der jungen Knospenblätter der Kontrollreihe, nach der Abnahme des Alters geordnet. Ok. 4, Obj. 3 (LEITZ).

auch den Umstand, daß man in einer Knospe alle erforderlichen Stadien, von den frühesten angefangen, auffinden kann. Die Abb. 7 bis 10, die nach abnehmendem Alter angeordnet sind, gestatten die Prüfung des Grundsatzes. Beim Vergleich des Blattumrisses, der in Abb. 7 dargestellt ist, mit der ersten inneren Kontur der Abb. 6 können wir uns leicht davon überzeugen,

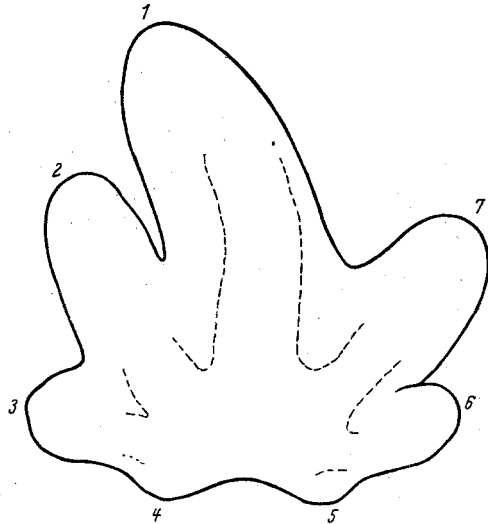


Abb. 8.

daß beide viel stärker entwickelte Lappen und Ausrandungen besitzen. Das noch jüngere Stadium (Abb. 8) ist dadurch interessant, daß

hier außer der fortdauernden Verstärkung der erwähnten Besonderheiten auch noch eine schroffe Verringerung der beiden hinteren Lappen (des 4. und 5.) stattfindet, was wir auf Grund unserer theoretischen Konstruktion berechtigt waren, zu erwarten. Dem darauffolgenden Stadium (Abb. 9) fehlen die hinteren Lappen gänzlich. Unter den fünf zurückgebliebenen tritt der 1. durch seine Größe auffallend hervor; auch letzteres konnten wir erwarten. Das jüngste Stadium (Abb. 10) besitzt nur noch drei Lappen.

Es ist interessant, daß die Knospenblätter der Versuchsreihe (bis jetzt betrachteten wir die Kontrollgruppe) charakteristische Unterschiede im Verhältnis zu den ihnen entsprechenden Stadien der Kontrollreihe aufweisen. Wie ferner aus der Abb. 14 ersichtlich sein wird, müssen hier die

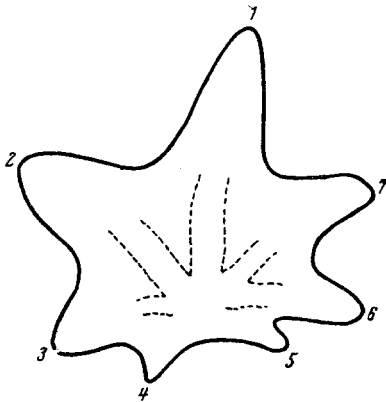


Abb. 11. Ein junges Knospenblatt der Versuchsreihe, im Alter ungefähr der Abb. 7 entsprechend. Ok. 4, Obj. 3 (LEITZ).

Knospenblätter, dem Konchoidenschema gemäß, mehr zugespitzte Lappen besitzen als in der Kontrollreihe zu beobachten ist. Daß letzteres tatsächlich stattfindet, bestätigt Abb. 11.

Die früheren Stadien der Morphogenese bestätigen also die Richtigkeit unseres Schemas. Es sei jedoch bemerkt, daß im Gegensatz zu den Blättern, die aus der Knospe getreten und fast ideal flach sind, die Oberfläche der beschriebenen Blättchen gekrümmt ist. Sie lassen sich nur schwer und nicht vollständig abflachen; dabei entstehen oft Risse (wie

z. B. auf Abb. 7 unten, zwischen dem 4. und 5. Lappen zu sehen ist). Die Lappen selbst sind ziemlich stark nach innen gebogen und lassen sich ebenfalls schwer abflachen, was einen gewissen Einfluß auf die Genauigkeit der Zeichnung ausübt. Das Charakteristische der jungen Blättchen besteht in der starken Ausbildung der Nerven, insbesondere der radialen, die zu dieser Zeit einen bedeutenden Teil der Blattbreite einnehmen. Mit dem Alter ändert sich dieses Verhältnis deutlich zum Nachteil der Nerven. Davon kann man sich leicht durch den Vergleich der Abb. 7 und 8 mit der Abb. 1 und besonders mit dem ausgewachsenen Blatt (Abb. 2) überzeugen.

Wir gehen nun zu den Eigentümlichkeiten der Wachstumsveränderungen, die unser Konchoidenschema des Wachstums komplizieren, über. Schon aus dem Vergleich der Abb. 1 und 2 können wir ersehen, daß der Winkel, der durch den 3. und 6. Nerv gebildet wird, während der Morphogenese nicht konstant bleibt: er verkleinert sich mit dem Al-

ter des Blattes bedeutend. Dies läßt sich an der Hand der Abb. 3 verfolgen. Diese Tatsache deutet darauf hin, daß das Wachstum der Punkte der Kontur nicht streng radial vor sich geht: außer der radialen Komponente gibt es noch eine tangential, die zur ersten senkrecht steht. Sie ist in der linken, wie auch rechten Hälfte des Blattes zum 1. Nerv gerichtet, der längs der Symmetrieachse verläuft. Wir haben auf die Verkleinerung des Winkels zwischen dem 3. und 6. Nerv als Beispiel des Einflusses der tangentialen Komponente hingewiesen. Übrigens übt sie auf die ganze Oberfläche des wachsenden Blattes ihre Wirkung aus. Bei Besprechung des Wachstumsfeldes (Kapitel III) wird es mehr am Platze sein, den Charakter und die Gesetzmäßigkeit ihrer Verteilung zu besprechen; hier wollen wir nur angeben, wie die Gipfelpunkte der Lappen 1—7 hinsichtlich ihrer benachbarten und auch des 1., unpaarigen Lappens sich verschieben. Die Tabelle 1 enthält die Größen der Winkel eines jungen (Abb. 1) und eines ausgewachsenen

Tabelle 1.

\angle	Junges Blatt, in °	Ausgewachsenes Blatt, in °	Differenz in °
102	41,0	36,5	4,5
203	51,0	46,5	4,5
304	43,0	40,0	3,0
405	101,0	116,0	— 15,0
506	39,0	38,0	1,0
607	44,5	45,0	— 0,5
701	40,5	38,0	2,5

(Abb. 2) Blattes. (Die Winkel wurden mit einer Genauigkeit bis $0,5^{\circ}$ gemessen.) Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß die Winkel paariger Sektoren (mit Ausnahme von 607) sich mit dem Alter verkleinern; es findet somit eine Annäherung der Radian statt, die die entsprechenden Spitzen passieren. Es ist natürlich, daß der Winkel des unpaarigen Sektors 405 sich dabei sehr bedeutend vergrößert, nämlich um 15° . Beachtung verdient eine gewisse Asymmetrie des Blattes hinsichtlich der tangentialen Verlegung der Gipfel im Verhältnis zum 1. Nerv.

Tabelle 2 enthält die Winkelverschiebungen der Gipfel hinsichtlich der Symmetrieachse. Hier kann man sich nochmals davon überzeugen (besonders aus dem Vergleich der Winkel 104 und 501), um wieviel stärker die tangentiale Verschiebung der Gipfel in der linken Hälfte des Blattes ist. Gleichzeitig ist es interessant, zu konstatieren, daß infolge dieser Verschiebungen die ursprüngliche, scharf ausgeprägte Asymmetrie des jungen Stadiums in bedeutendem Maße ausgeglichen wird. So unterscheiden sich z. B. die Winkel 104 und 501 im jungen Blatte um 11° voneinander, während diese Differenz im letzten Stadium bis auf 2° zurück-

Tabelle 2.

\angle	Junges Blatt, in °	Ausgewachsenes Blatt, in °	Differenz in °
102	41,0	36,5	4,5
103	92,0	83,0	9,0
104	135,0	123,0	12,0
501	124,0	121,0	3,0
601	85,0	83,0	2,0
701	40,5	38,0	2,5

gegangen ist, d. h. sich um das $5\frac{1}{2}$ fache verringert. Für die Winkel 103 und 601 sind diese Differenzen entsprechend 7° und 0° ; hier hat sich die Asymmetrie vollkommen ausgeglichen. Abweichende Verhältnisse finden wir in dem Winkelpaar 102 und 701, wo im Gegenteil der Unterschied von $0,5^\circ$ auf $1,5^\circ$ gewachsen ist. Die letzten Zahlen sind jedoch zu unbedeutend, als daß besonderer Wert auf sie gelegt werden könnte.

Die untersuchten Winkelverschiebungen der Spitzen, die natürlich von entsprechenden Verschiebungen auch anderer Punkte des Blattes begleitet werden (davon ist die Rede unten), sind einer starken individuellen Variabilität unterworfen. Diesmal war die Erforschung individueller Variation nicht unser Ziel, wir können jedoch feststellen, daß die tangentielle Verschiebung der Punkte der radialen Nerven als Regel beim Wachstum des Blattes wirklich stattfindet. Wollen wir uns vorsichtiger ausdrücken, so sagen wir, daß sie für die gegebene Art und die gegebenen Bedingungen typisch ist.

Auf diese Weise wird das auf der Abb. 6 wiedergegebene Wachstumschema durch das Vorhandensein der tangentialen Komponente etwas komplizierter. Eine weitere Komplikation betrifft die radiale Komponente des Wachstums. Ein flüchtiger Blick auf Abb. 3 genügt, um die verschiedene Wachstumsintensität in verschiedenen Sektoren des Blattes festzustellen. Besonders auffallend tritt das verhältnismäßig schwache

Anwachsen des IV. Sektors hervor, der hinter den anderen zurücktritt, insbesondere hinter dem I. und VII. In der Richtung zur Symmetrieachse wird das Wachstum intensiver, wobei sich die Sektoren I, VII, II und VI in dieser Hinsicht verhältnismäßig wenig voneinander unterscheiden. Um diese Erscheinung genauer zu beurteilen, führen wir die Zahlen des absoluten Zuwachses der radialen Komponente in gewissen Einheiten für alle

Tabelle 3.

Nr. des Gipfels	Radialer Zuwachs
1	245,25
2	227,75
3	190,75
4	162,50
5	155,75
6	196,00
7	230,25

sieben Gipfel an (Tabelle 3). Der maximale Zuwachs (1. Gipfel) übersteigt den minimalen (5. Gipfel) um mehr als 57%. Außer der Abnahme

der Intensität des radialen Wachstums in der Richtung von der Symmetrieachse zum IV. Sektor müssen wir auch noch die analoge Abnahme innerhalb der Grenzen der einzelnen Sektoren betonen.

Das durften wir auch erwarten, sofern die Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit in der erwähnten Richtung ununterbrochen stattfindet und nicht sprungweise von Gipfel zu Gipfel. Innerhalb eines Sektors ist die Verzögerung verhältnismäßig nicht groß (das Nähere darüber wird im Kapitel III besprochen werden).

Wir konnten also in der normalen Morphogenese des Blattes von *T. majus* eine ziemlich einfache geometrische Gesetzmäßigkeit feststellen. Sie besteht im allgemeinen darin, daß die verschiedenen Punkte des Umrisses der Blattsektoren in einem bestimmten Zeitmoment eine analoge Geschwindigkeit des Wachstums besitzen. Natürlich ändert sich dieser Umstand durchaus nicht dadurch, daß die Geschwindigkeit außerdem eine gewisse Funktion der Zeit (des Alters) ist, wovon wir uns schon überzeugen konnten (Abb. 4). Wichtig ist, daß die Peripherie des Sektors eines bestimmten Stadiums eine ähnliche Wachstumsgeschwindigkeit besitzt. Dieser Satz gilt auch für den Umriß des Blattes im Ganzen, mit der Einschränkung, daß die Geschwindigkeit allmählich in der Richtung von der Achse nach hinten abnimmt. Was die tangentielle Komponente anbetrifft, so übt sie keinen wesentlichen Einfluß auf unser Schema aus.

Ganz am Anfang führten wir die Schar der Konchoiden von NIKOMEDES an und wollten damit auf die nächstliegende geometrische Analogie der Altersevolution des Blattumrisses von *T. majus* hinweisen. Diese Analogie erlaubt es, den allgemeinen Charakter der Veränderung der Blattform zu verstehen: erstens den Vorgang der Ausgleichung des Umrisses zu interpretieren, zweitens die Form der jüngsten Blättchen in der Knospe vorauszusagen und demgemäß die qualitativen Besonderheiten ihrer Form in die allgemeine Gesetzmäßigkeitsreihe der Altersveränderungen einzuschließen. Die Analogie mit der Kurvenschar ist jedoch nicht vollständig. Wie aus Abb. 3 zu ersehen ist, unterscheiden sich die Umrisse der Blattsektoren von den klassischen Konchoiden schon dadurch, daß die Gerade als Leitlinie hier überhaupt keine Anwendung hat, da sie gar kein Grenzstadium in der Konturenreihe des Blattsektors ist. Als derartige Grenze dient einfach der definitive Blattumriß. Deshalb müssen wir ihn in gegebenem Fall als Leitlinie ansehen. Hinzugefügt sei noch die Tatsache der Asymmetrie der einzelnen Sektorenumrisse hinsichtlich ihrer Achsen. Das ist an den Sektoren I und VII besonders klar zu sehen, da die 1. Spitze im Gegensatz zu den eingestülpten 2. und 7. nach außen zugespitzt ist (diese Einstülpung finden wir auch bei den anderen Lappen, wenigstens in älteren Stadien). Die Asymmetrie der Sektorenkonturen läßt sich schon im jüngsten Blatt feststellen.

Der tatsächlichen Sachlage bedeutend näher steht das Schema der Abb. 6, welches auf Grund des tatsächlichen Umrisses des jungen Blattes nach dem Konchoidenprinzip aufgebaut ist. Auf Grund dieses einfachen Prinzips erlaubt dieses Schema die Demonstration aller wichtigsten Eigentümlichkeiten der Evolution des Umrisses. Der Anschaulichkeit halber können wir dieses Prinzip auf folgende Weise erläutern.

Wir nehmen an, daß im Sektor eines sehr jungen Blattes die Länge des durch den Gipfel gezogenen Radius zwei bestimmte Einheiten beträgt, und daß der Radius, welcher der tiefsten Ausrandung entspricht (dem Minimum), gleich einer solchen Einheit ist. Das Verhältnis dieser Größen (2:1) kann als Kriterium für die Ausrandung des Sektors dienen. Zu jeder Länge fügen wir ferner je eine Einheit hinzu; dann verwandelt sich das Verhältnis in (3:2). Das neue Verhältnis ist bedeutend kleiner als das erste und zwar:

$$\frac{2}{1} - \frac{3}{2} = \frac{1}{2}.$$

Folglich ist es um die Hälfte kleiner geworden, der Zähler ist nun nur $1\frac{1}{2}$ mal größer als der Nenner. Ein nochmaliges Addieren je einer Einheit zum Zähler und Nenner ergibt ein Verhältnis von 4:3. Hierbei ist der Zähler nur $1\frac{1}{3}$ mal größer als der Nenner. Bei weiterer Wiederholung derselben Operation wird sich das Verhältnis immer mehr und mehr zugunsten des Nenners ändern und der anfängliche Unterschied zwischen ihnen sich fortlaufend ausgleichen. Dasselbe haben wir ja auch beim Aufbau unseres Schemas (Abb. 6) vorgenommen, indem wir die Radien-Vektoren jedesmal um ein und dieselbe Größe verlängert haben. Dank dieser Operation vermindert sich der Unterschied zwischen ihnen beständig, was durch die Verkleinerung der Ausrandung des Sektors im Laufe des Wachstums des Blattes zum Ausdruck kommt.

Dasselbe Ergebnis, nur in abgeschwächtem Grade, kann man auch unter anderen Bedingungen erhalten, und zwar dann, wenn wir dem längeren Radius eine beträchtlichere Größe hinzufügen als dem kurzen. Wiederum vom Verhältnis (2:1) ausgehend, nun aber zum Zähler 1 und zum Nenner $\frac{3}{4}$ zufügend, erhalten wir folgende Reihe: $\frac{2}{1}$, $\frac{12}{7}$, $\frac{52}{31}$, $\frac{212}{127}$ usw. Das letzte Verhältnis beträgt nur noch 1,71. Auf den ersten Blick kommen wir auf diese Weise zu einem paradoxen Resultat: trotz dem Umstand, daß der Gipfelpunkt schneller wächst als der der maximalen Ausrandung entsprechende, geht eine, wenn auch langsame, Ausgleichung des Umrisses vor sich. Wenn wir jedoch zum Zähler 1 und Nenner $\frac{1}{2}$ addieren, so ändert sich ihr Verhältnis nicht. Schließlich wird es sich vergrößern, wenn der Summand zum Nenner kleiner als $\frac{1}{2}$ ist. In letzterem Fall muß sich der Umriß des Sektors in entgegengesetztem Sinne ändern, d. h. die Ausrandung wird stärker werden. Es ist ganz

natürlich, daß die Ausgleichung besonders beschleunigt wird, wenn man zum Nenner mehr zufügt als zum Zähler.

Die durchgeführte Analyse zeigt, wie falsch der erste Eindruck über die Faktoren der Formveränderungen sein kann. Es könnte scheinen, daß für eine Verminderung der Ausrandungen des Blattumrisses gerade das intensivste Wachstum an diesen Stellen erforderlich ist. Tatsächlich genügen jedoch die gleiche Wachstumsgeschwindigkeit der Gipfel und konkaven Stellen oder auch nur ein weniger intensives Wachstum ersterer im Vergleich zu letzteren. Im Kapitel III, das dem Wachstumsfelde gewidmet ist, werden wir diese Fragen von einem anderen und zwar strengeren Standpunkt aus betrachten.

II.

Bis jetzt untersuchten wir die Morphogenese des Blattes, das unter normalen Bedingungen, und zwar bei normaler Beleuchtung, wächst. Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, erschien es uns lohnend, den Gang der Morphogenese unter verschiedenen ökologischen Bedingungen zu verfolgen, um gewisse Invarianten der Formveränderung festzustellen. Auf diese Weise hofften wir, uns der Lösung der Aufgabe über die spezifische Rolle der ökologischen Faktoren in der Formentwicklung zu nähern.

Als Material dienten uns einige Exemplare von *T. majus*. Im Gegensatz zum ersten Versuch wuchsen sie bei mäßiger Beschattung (die Pflanzen befanden sich an einem nach Norden gerichteten Fenster). Zur Erforschung der Morphogenese photographierten wir von Zeit zu Zeit das wachsende Blatt (ebenso wie in der normalen Serie). Wie weiter unten dargelegt wird, ist die Blattform einer individuellen Variabilität unterworfen. Das bezieht sich jedoch auf die Einzelheiten, das Grundbild war vollkommen typisch: das zahlreiche von uns untersuchte Material erlaubt diese Behauptung mit Bestimmtheit aufzustellen. Um über das allgemeine Tempo des Wachstums eines beschatteten Blattes urteilen zu können, geben wir Abb. 15, die der Abb. 4, welche das Wachstum eines normalen Blattes veranschaulicht, analog ist. Drei Kurven illustrieren die Abhängigkeit des Wachstums dreier linearer Merkmale des Blattes von der Zeit. Die Ordinaten stellen die Entfernung bestimmter Punkte des Blattes (dieselben, die im Blatt der Kontrollreihe angenommen wurden) von dem Pol in aufeinanderfolgenden Momenten der Ontogenese dar; die Abszissen geben die in Tagen ausgedrückte Zeit an. Beim Vergleich beider Abbildungen fällt vor allem die schroffe Verringerung der Dimensionen des Versuchsblattes im Vergleich zum normalen auf. Diese Tatsache an und für sich fügt nichts zu den zahlreichen Angaben über das Wachstum der Blätter verschiedener Pflanzen bei abweichender Beleuchtungsintensität hinzu; sie wurde bei allen Blättern beobachtet, die für den gegebenen Versuch benutzt wurden.

Das allgemeine Aussehen der Wachstumskurven ist in der Kontrolle und im Experiment vollkommen analog, das Kontrollblatt unterscheidet sich jedoch durch eine bedeutend stärkere Intensität des Wachstums in den ersten Tagen nach Austritt aus der Knospe, was durch den sehr steilen Aufstieg der Kurven am Anfang des Wachstums gekennzeichnet ist. Dieser Aufstieg wird bald von einer schroffen Hemmung abgelöst. Das Aufhören des Wachstums in der Kontrolle geht schneller vor sich als im Versuch. Alle diese Angaben gehen uns als solche wenig an, da uns im gegebenen Versuche nicht das Problem des Wachstumstempos interessiert, sondern die Gesetzmäßigkeit der Formveränderung. Zu dieser Frage gehen wir nun über.

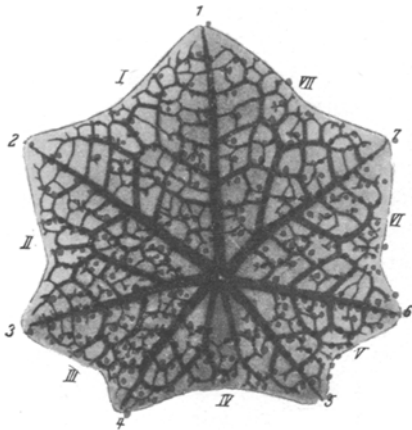


Abb. 12. Ein junges Blatt der Versuchsreihe, im Alter dem Blatte Abb. 1 entsprechend (Photographie), $\times 7,58$. Bedeutung der roten Punkte wie auf Abb. 1.

Auf Abb. 12 ist ein junges Blatt dargestellt, das vor kurzem aus der Knospe getreten ist. Beim Vergleich dieses Blattes mit dem entsprechend alten Blatt der normalen Serie (Abbildung. 1) können wir seine spezifischen Besonderheiten leicht bemerken. Die Lappen sind hier mehr zugespitzt, ihre Seiten sind weniger konvex und nähern sich der Geradlinigkeit mehr als beim Kontrollblatt. Die allgemeine Form des Blattes ist mehr eckig. Wir sehen also bedeutende Unterschiede, die natürlich die allgemeine Ähnlichkeit beider Blätter nicht be-

seitigen.

Das ausgewachsene Blatt (Abb. 13) hat eine fast abgerundete Form. Die Ausrandungen des jungen Blattes sind hier nicht nur ausgeglichen, sondern durch Konvexitäten ersetzt. Folglich ist hier die Ausgleichung stärker als bei den Blättern der Kontrollreihe. Es sei noch die Zuspitzung aller Gipfel des ausgewachsenen Blattes nach außen betont. Beim Kontrollblatt ist nur der unpaarige Gipfel nach außen zugespitzt (das ist schon beim Ausgangsstadium, Abb. 1, bemerkbar), alle übrigen sind nach innen zugespitzt. Auf Abb. 16 sind die Umrisse von neun aufeinanderfolgenden Wachstumsstadien dieses Blattes bei ein und derselben Vergrößerung photographisch genau wiedergegeben. Die Zeichnung überzeugt uns davon, daß trotz der spezifischen Eigentümlichkeiten der vorliegenden Serie das allgemeine Wachstumsgesetz des Blattes vollkommen dem bei der Kontrollserie festgestellten analog ist. Wenn wir nun die einzelnen Sektoren beachten, so können wir sehen, daß diejenigen Teile

der Sektoren, die von den Umrissen zweier aufeinanderfolgenden Wachstumsstadien begrenzt sind, Streifen von fast gleicher Breite darstellen. Folglich ist die gleiche Wachstumsgeschwindigkeit der Punkte der Peripherie auch hier eine unbedingt notwendige und zugleich ausreichende Bedingung zur Interpretation der Altersveränderungen der Kontur. Trotzdem unterscheiden sich die Umrisse ausgewachsener Blätter beider Serien genügend stark voneinander. Das läßt sich jedoch ganz einfach durch die Unterschiede der jungen Ausgangsstadien erklären, von denen

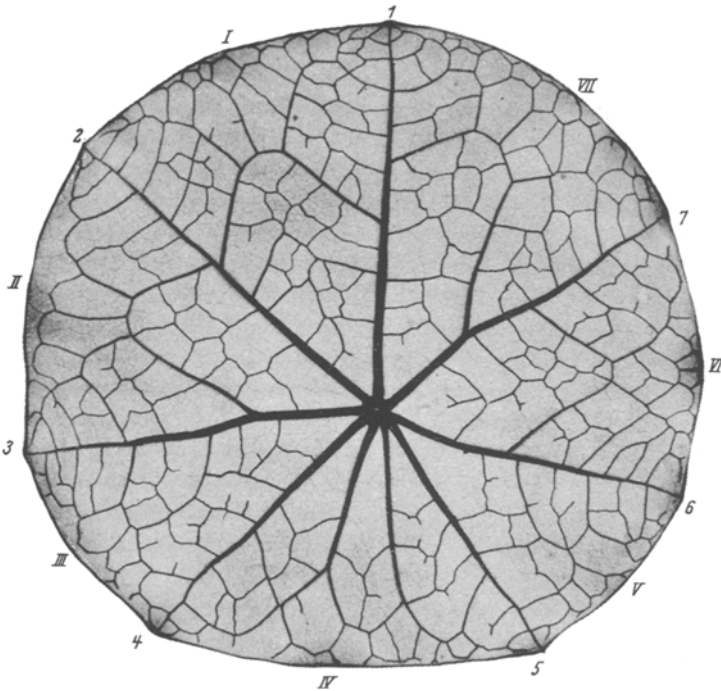


Abb. 13. Dasselbe Blatt wie Abb. 12, ausgewachsen (Photographie), $\times 3,04$.

eben erst die Rede war. Interessant ist, daß einzelne Stadien einiger Sektoren einen fast geradlinigen Umriß haben und dadurch an die Konchoide von NIKOMEDES erinnern. So ist z. B. der Umriß des I. Sektors im 4. Stadium beschaffen oder der Umriß des IV. Sektors im 5. Stadium. Im I. Sektor können die ersten 4 Stadien ganz zwanglos als eine Konchoidenschar von NIKOMEDES hingestellt werden. Hierbei entsteht die Frage, wie wir die anderen Konturen dieses Sektors, angefangen vom V., bis zum IX., beurteilen sollen. Wir sehen, daß sie allmählich immer mehr konvex werden. Auf diese Weise entstehen aus der geraden Linie Bogen von immer stärkerer Krümmung. Um ihre Stellung in unserer Konchoidenschar zu bestimmen, müssen wir zur Abb. 5 zurückkehren. Neh-

men wir an, daß die materiellen Punkte $M_{-3}, M_{-2}, M_{-1}, M_0 \dots$ sich längs ihrer Radien bewegen, indem sie sich von der Ausgangsgeraden AB entfernen, und zwar nicht in der Richtung zum Pol, sondern umgekehrt, von ihm fort. In diesem Fall werden die geometrischen Orte der Punkte in gewissen Zeitmomenten die Bogen $P, Q \dots$ sein, die wir mit den uns interessierenden Umrissen der älteren Stadien des I. Sektors ver-

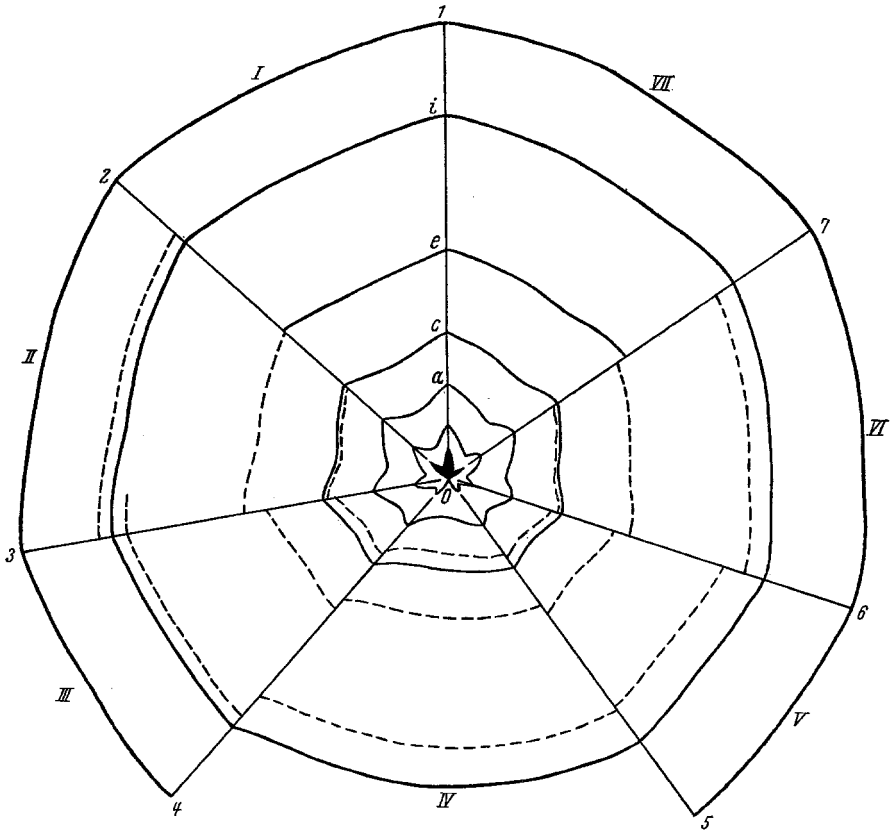


Abb. 14. Theoretische Ableitung der Konturen des Blattes der Versuchsreihe auf Grund eines faktischen Umrisses a des jungen Stadiums. Sämtliche Bezeichnungen und Konstruktion wie in Abb. 6.

gleichen können. Wenn wir uns mathematisch ausdrücken wollen, müssen wir sagen, daß der Parameter b aus einem negativen positiv geworden ist. Die Gesamtheit aller Kurven der Abb. 5, die zu beiden Seiten der Geraden AB liegen, können wir auch als Schar von Linien ansehen, die auf Grund eines einheitlichen Prinzips gebildet ist. Im Gegensatz zur Konchoide von NIKOMEDES ist in diesem Fall nicht die Gerade Ausgangslage, sondern ein gewisser Bogen, z. B. Q . Die Gerade hat hier nur die Bedeutung eines Zwischengliedes zwischen den konkaven und konvexen Gliedern der Kurvenreihe.

Das vorgeschlagene Schema interpretiert die Entwicklung der Kontur des I. Sektors mit einem großen Genauigkeitsgrade. Von den anderen Sektoren steht ihm der IV. am nächsten — alle übrigen weichen mehr oder weniger ab. Der Hauptfaktor, der das Schema verwickelt, ist die Asymmetrie, die sich innerhalb der Sektoren beobachten läßt. Sie ist hier schon vom Ausgangsumriß angefangen zu erkennen. Im Laufe der weiteren Entwicklung des Umrisses läßt diese Asymmetrie nach, was vollkommen natürlich ist, da die gleiche Wachstumsgeschwindigkeit der peripheren Punkte den Unterschied in der Länge der Radien-Vektoren unbedingt ausgleichen muß.

Abb. 14 ist der Abb. 6 aus der Kontrollreihe vollständig analog. Das junge Blatt (*a*) dient als Basis, alle anderen sind unter Annahme einer gleichen Bewegungsgeschwindigkeit der Punkte des Umrisses längs der Radien-Vektoren abgeleitet. Es läßt sich unschwer feststellen, daß vorliegendes Schema besser den tatsächlichen Gang der Morphogenese widerspiegelt als das entsprechende Schema der Kontrollreihe. Das kann dadurch erklärt werden, daß die tangentielle Komponente hier sehr schwach ausgeprägt ist und fast gar keinen Einfluß auf die Ausbildung des Umrisses hat (siehe unten, Kap. III.).

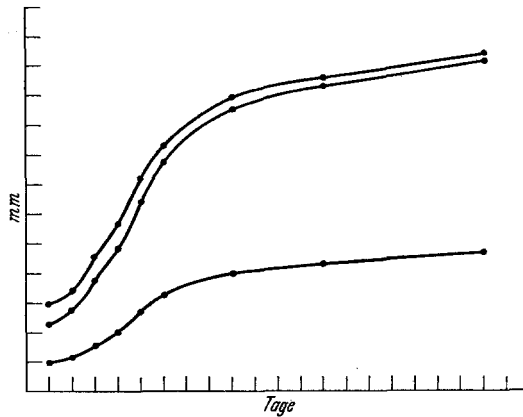


Abb. 15. Wachstumskurve dreier Merkmale des Blattes der Versuchsreihe, wie Abb. 4.

Tabelle 4 enthält Angaben über die Altersveränderung der Sektorenwinkel: sie ist gering und erreicht eine nennenswerte Größe erst im IV. Sektor.

Beim Vergleich der Tabellen 4 und 1 (S. 311) können wir sehen, um wieviel stärker diese Veränderung beim Kontrollblatt ist, wo z. B. im

Tabelle 4.

\angle	Junges Blatt, in $^{\circ}$	Ausgewachsenes Blatt, in $^{\circ}$	Differenz in $^{\circ}$
102	51,0	50,0	1,0
203	50,0	49,0	1,0
304	38,5	38,0	0,5
405	77,0	79,5	- 2,5
506	38,5	39,5	- 1,0
607	50,0	50,5	- 0,5
701	55,0	53,5	1,5

IV. Sektor der Winkel sich mit zunehmendem Alter um 15° vergrößert hat. Im Experiment dagegen ist er nur um $2\frac{1}{2}^{\circ}$ größer geworden. Die Asymmetrie der Winkel hat sich im allgemeinen eher verstärkt.

Tabelle 5.

\angle	Junges Blatt, in $^{\circ}$	Ausgewachsenes Blatt, in $^{\circ}$	Differenz in $^{\circ}$
102	51,0	50,0	1,0
103	101,0	99,0	2,0
104	139,5	137,0	2,5
501	143,5	143,5	0,0
601	105,0	104,0	1,0
701	55,0	53,5	1,5

Tabelle 5 enthält die Winkelverschiebung der Gipfel hinsichtlich der Symmetrieachse. Auch sie sind unbedeutend. Wie in der vorhergehenden

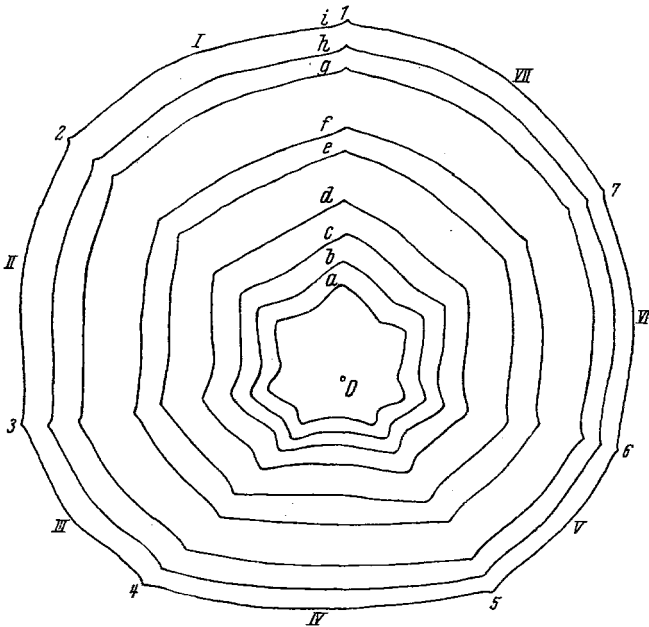


Abb. 16. Konturen verschiedener Altersstadien des Blattes der Versuchsreihe (s. Abb. 3), $\times 2,71$. Die innere Kontur *a* entspricht der Abb. 12, die äußere *i* der Abb. 13.

den Tabelle, so hat auch hier die Asymmetrie zugenommen. Wie schon betont worden ist, variiert die Größe der tangentialen Komponente individuell. Es wäre jedoch falsch, anzunehmen, daß eine schwache tangentiale Verschiebung das charakteristische Kennzeichen unserer Versuchsserie ist. Das untersuchte Blatt hatte rein zufällig diese Eigenschaft.

Das Wachstum der einzelnen Sektoren des Blattes besitzt verschiedene Intensität. Wir verweisen auf Tabelle 6, die gleich Tabelle 3 der Kontrollreihe, die Zahlen des Zuwachses der radialen Komponente der Gipfelpunkte in der Zeit vom 1. bis zum 9. Stadium enthält. Die Sektoren der linken Seite wachsen intensiver als die der rechten, und die hinteren langsamer als die vorderen. Der maximale Zuwachs (Gipfel 2) übersteigt den minimalen (Gipfel 5) um 33%.

Indem wir die Entwicklung des Blattumrisses der Kontroll- und Versuchsreihe verglichen, fanden wir, daß die ungenügende Beleuchtung neben einer Veränderung des Wachstumstempas auch eine eigenartige Formveränderung des Umrisses hervorruft. Diese spezifischen Eigentümlichkeiten der Form eines „experimentellen“ Blattes werden schon während seines frühesten Alters bestimmt. Die späteren Eigentümlichkeiten der Morphogenese entstehen als unumgängliche Folge zweier Faktoren: der Form des Ausgangsumrisses und des Wachstumsgesetzes, das unserem Grundschema unterordnet ist. Auf diese Weise können wir die am Anfang gestellte Frage beantworten. Unter verschiedenen ökologischen Bedingungen läßt sich tatsächlich eine gewisse Invariante der Morphogenese beobachten. Sie existiert trotz der bedeutenden Formunterschiede der Blätter, welche bei verschiedener Beleuchtung wachsen, und besteht in der Konstanz des Wachstumsgesetzes.

Tabelle 6.

Nr. des Gipfels	Der radiale Zuwachs
1	114,75
2	121,00
3	109,59
4	99,75
5	91,00
6	96,75
7	105,25

III.

In den vorhergehenden Kapiteln beschränkten wir uns auf die Betrachtung der Veränderungen des Blattumrisses. Demgemäß schenken wir der Morphogenese der Blattspreite im Ganzen keine Aufmerksamkeit, obgleich es klar ist, daß zur vollständigen Beurteilung auch die Veränderungen anderer architektonischer Eigenschaften des Blattes berücksichtigt werden müssen, wie die Form der Maschen, die durch die reichlich verzweigte Nervatur gebildet werden. Zur Lösung dieser Frage und zum Auffinden der uns interessierenden Invarianten der Morphogenese muß eine Methode ausfindig gemacht werden, die genügend strenge Ergebnisse bringt.

Beim Vergleich der Form der Nerven und Maschen eines jungen und ausgewachsenen Blattes (Abb. 1, 2 und 12, 13) können wir leicht feststellen, daß das Konchoidenprinzip, welches wir hinsichtlich der Umrissveränderungen anwandten, hier nicht paßt. Denn wäre es auch für die Nerven und Maschen gültig, so müßte man eine Ausgleichung der kon-

kaven Nerven und eine weitere Verstärkung der Erhabenheit bei den konvexen erwarten. Wir hatten aber diese Erscheinung nicht finden können. Augenscheinlich muß die Aufgabe auf anderem Wege gelöst werden. Dieser Weg besteht in der Anwendung des Feldprinzips. Sein Hauptvorteil besteht darin, daß wir mit seiner Hilfe die geometrische Gesetzmäßigkeit der Formveränderung als Ganzes feststellen, ohne dabei die einzelnen architektonischen Komponenten des Blattes zu beachten. Andererseits können wir, vom Feldprinzip ausgehend und die Gesetze des Feldes benutzend, ohne besondere Schwierigkeiten die Gesetzmäßigkeit der Veränderung der Komponenten — Nerven und Maschen — ableiten. Wenn wir dagegen das Blatt in seine Bestandteile zerlegt und sie einzeln betrachtet hätten, so hätten wir damit die Gesetzmäßigkeit des Ganzen außer Acht gelassen. Das weitere wird diese Schlußfolgerung erläutern und ihre Gültigkeit aufzeigen. Das vergleichende Studium des Wachstumsfeldes eines normalen und experimentellen Blattes muß feststellen, was unter verschiedenen ökologischen Umständen invariant bleibt.

Das hervorragende Verdienst der Einführung des Feldbegriffes in die Biologie gebührt A. GURWITSCH (1912). Obgleich wir die methodologische Konstruktion seiner Feldtheorie nicht teilen, halten wir trotzdem diesen Begriff für außerordentlich wichtig und fruchtbar. Der Kritik des Standpunktes von GURWITSCH ist ein besonderes Kapitel unserer Arbeit gewidmet, hier aber wollen wir das Feldprinzip in der Form benutzen, die unserem Ziele, nämlich der Interpretation der Morphogenese des Blattes von *T. majus* am besten entspricht. Dieser spezielle Fall wird uns weitere Verallgemeinerungen gestatten.

Unter Feld werden wir den Raum verstehen, in dem die uns interessierende Erscheinung vor sich geht, wobei die Koordinaten eines jeden Punktes des Feldes die Eigentümlichkeiten dieser Erscheinung im gegebenen Punkte bestimmen. Diese Charakteristik des Feldes ist der in der Physik gebräuchlichen vollkommen adäquat. Die Physik unterscheidet zweierlei Arten von Feldern: skalare und vektorielle. Erstere rechnen nur mit der Intensität der Erscheinungen, letztere außerdem auch noch mit ihrer Richtung. Als Beispiel der ersten Art kann das Temperaturfeld dienen, während die magnetischen und elektrischen Felder (wo auch von Richtung die Rede sein muß) der zweiten Kategorie angehören.

Nehmen wir an, daß uns die Verteilung der Temperaturen (z. B. durchschnittlich pro Monat oder pro Jahr) in einem bestimmten geographischen Gebiete interessiert. Beim Auftragen der gefundenen Temperaturen auf die Karte erhalten wir ein Netz von Punkten, das nach Wunsch beliebig dicht gemacht werden kann. Wenn wir ferner die Punkte gleicher Temperatur mit geraden Linien verbinden und die erhaltenen gebrochenen Linien mit Hilfe entsprechender Kurven ausgleichen, er-

halten wir ein System von Isolinien (Isothermen). Bei Anwendung der Interpolierungsmethode kann man die Isothermen in bestimmten, gleichmäßigen Zwischenräumen (je n^0) ziehen. Auf diese Weise wird uns ein anschauliches und genügend strenges Bild der Temperaturverteilung in der Form eines Feldes zur Verfügung stehen. Je kleiner n ist, desto größer ist die Genauigkeit unserer Konstruktion. Das vektorielle Feld unterscheidet sich vom skalaren dadurch, daß hier jedem Punkt ein bestimmter Vektor entspricht, dessen Länge der Intensität der Erscheinung proportional ist, und dessen Richtung die Richtung der Erscheinung wiedergibt.

Derartig konstruierte Felder sind gut geeignet für eine mathematische Bearbeitung, die ihre erschöpfende Charakteristik ergibt und alle Gesetzmäßigkeiten des Feldes ausdrückt. Den wichtigsten Bestandteil dieser Charakteristik bildet der sogenannte Gradient. Er wird auf folgende Weise gefunden. (Der Vereinfachung wegen werden wir im folgenden von einem flachen Temperaturfeld sprechen.)

Nehmen wir zwei benachbarte Isolinien, die den Temperaturen t^0 und $(t + \Delta t)^0$ entsprechen; durch den Punkt M der ersten Linie ziehen wir Normalen zu ihr und zur benachbarten Linie (Abb. 17). Bei unendlich dauernder Annäherung beider Isolinien werden die beiden Normalen sich auch unendlich einander nähern und beim Grenzwerte zusammenfallen. Auf der gemeinsamen Normalen MN werden sie ein unendlich kleines Segment dN abschneiden. Das Verhältnis $(dt : dN)$ wird dann beim Grenzwerte der Gradient unseres skalaren Feldes sein. Der Gradient kann an verschiedenen Stellen des Feldes die verschiedensten Größen annehmen und verschiedene Richtung haben. Folglich stellt er einen Vektor dar, und wir können auf die beschriebene Weise unser skalares Feld in ein vektorielles verwandeln. Die Bedeutung des Gradienten als Charakteristik besteht darin, daß er zeigt, wie die Temperatur sich in der Richtung der Normalen ändert. Bezeichnen wir den den Isolinien entsprechenden Zahlenwert als ihr Potential, dann wird die Größe des Gradienten die maximale „Steilheit“ des Aufstiegs des Potentials bestimmen, und seine Richtung wird dann die Richtung der maximalen Steilheit sein.

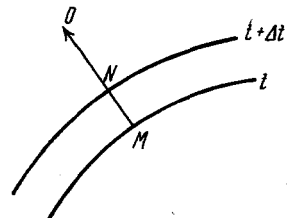


Abb. 17. Gradient; seine Größe und Richtung gibt Vektor MO an.

Diese kurzen Betrachtungen über das physikalische Feld genügen, um nunmehr vom Wachstumsfelde des Blattes von *T. majus* sprechen zu können¹.

¹ Diese rein physikalische Interpretation des Gradienten ist somit dem „growth-gradient“ von J. S. HUXLEY (Further Work on Heterogonic Growth. Biol. Zentralblatt 1927) nicht ganz adäquat. — Die letzte interessante Abhandlung

Es fragt sich, ob und auf welche Weise es möglich ist, das Wachstumfeld in Form eines physikalischen Feldes auszudrücken. Wie aus dem Folgenden zu ersehen sein wird, macht diese Operation keine Schwierigkeiten außer technischen. Eine solche Konstruktion ist vielmehr am ehesten geeignet, die Gesetzmäßigkeiten des Wachstums darzustellen.

Die Formänderung des Blattes muß natürlich in einem gewissen Zusammenhang mit dem Charakter des Wachstums seiner einzelnen Gebiete stehen. Wie müßte das Wachstum des Blattes vor sich gehen, damit seine Form beständig bliebe? Letzteres ist offenbar nur bei einer derartigen Wachstumsgeschwindigkeit aller seiner Punkte möglich, die ihren Radien-Vektoren, d. h. den Abständen vom Pol proportional ist. Außerdem ist es erforderlich, daß die Punkte sich streng längs ihren Radien bewegen. Wenn wir am jungen Blatte zwei bestimmte Punkte M_1 und M_2 mit den Radien r_1 und r_2 betrachten, so müssen ihre Zuwachsgrößen (in einer Zeiteinheit) a_1 und a_2 der Bedingung genügen, daß $r_1 : r_2 = a_1 : a_2$ ist. Indem wir eine unendlich große Zahl von Punkten mit den Radien $r_1, r_2, r_3, r_4 \dots$ nehmen, müssen wir die Gleichung

$$a_1 : r_1 = a_2 : r_2 = a_3 : r_3 = a_4 : r_4 = \dots$$

erhalten. Im Falle auch nur eine der beiden genannten Bedingungen nicht zutrifft, muß das Blatt seine Form im Laufe der Entwicklung ändern; und umgekehrt, falls gewisse Formveränderungen vorliegen, muß wenigstens eine der beiden Bedingungen (die radiale Versetzung der Punkte oder die Proportionalität der Bewegungsgeschwindigkeit und der Länge der Radien) gestört worden sein. Aus den vorhergehenden Kapiteln, in denen wir den Umriß des Blattes in der Kontroll- und Versuchsserie besprochen, ist uns bekannt, daß das Vorhandensein der tangentialen Komponente der ersten Bedingung und die konchoidale Veränderung der Kontur der zweiten widerspricht.

Wir schreiten jetzt zum Aufbau des Wachstumfeldes und zwar zuerst des Feldes eines Blattes, das unter normalen Beleuchtungsbedingungen wächst. Vor allem müssen wir offenbar die Wachstumsgeschwindigkeiten seiner einzelnen Punkte auffinden, um das System der äquipotentiellen Linien zu konstruieren. Zu diesem Zweck ist es erforderlich, die Homologie der Punkte des jungen und ausgewachsenen Blattes festzustellen. Das bietet keine Schwierigkeiten, wenn wir für unsere Konstruktion Schnittpunkte der Nerven oder ihre Einmündungen in die Kontur benutzen. Die Nervatur ändert sich mit dem Alter nicht so stark, daß die Homologisierung der Adern und der von ihnen gebildeten Maschen verhindert wäre. Aus Abb. 1 ist ersichtlich, daß die stark entwickelte, verzweigte Nervatur es erlaubt, ein genügend dichtes Netz der nötigen

von HUXLEY (Notes on Differential Growth. Amer. Naturalist 65, 1931) und seine „growth-profile“-Konzeption konnten wir schon nicht mehr berücksichtigen. (Anmerkung bei der Korrektur.)

Punkte zu konstruieren. Die von uns gewählten Punkte sind auf der Abbildung durch rote Kreise vermerkt. Wir bemühten uns, sie so zu wählen, daß alle Partien des Blattes nach Möglichkeit gleichmäßig vertreten wären. Leider verblieben kleine Lücken, besonders in der Polarzone. Wie aus weiterem zu ersehen sein wird, ist nichtsdestoweniger das allgemeine Bild genügend klar.

Zur Feststellung der Wachstumsgeschwindigkeit einzelner Punkte des Blattes verglichen wir das junge Blatt (Abb. 1) mit dem ausgewachsenen (Abb. 2). Die Geschwindigkeit wurde als Zunahme der Länge des Radius-Vektor des Punktes im Laufe der Zeit, die zwischen den beiden angegebenen Stadien verfloß, in bestimmten Einheiten ausgedrückt. Wenn diese Zeit als Einheit angenommen wird, so kann der absolute Zuwachs als eine gewisse durchschnittliche Geschwindigkeit des Wachstums des gegebenen Punktes angesehen werden. Die Operation selbst verlief folgendermaßen: Die Photographien beider Blätter wurden so zusammengelegt, daß ihre Pole und Symmetrieachsen zusammenfielen. Ferner wurden die Radien-Vektoren der Punkte des jungen Blattes gezogen und in denselben Einheiten gemessen. Zur Bestimmung des Zuwachses hielten wir es ferner für notwendig, die tangentielle Komponente auszuschalten, um die radiale Verlegung der Punkte rein hervorzuheben. Andernfalls wäre die ganze Konstruktion bedeutend komplizierter; außerdem hat die Drehbewegung der Punkte, die durch die tangentielle Komponente ausgedrückt wird, unserer Meinung nach eine nur nebensächliche Bedeutung. Aus dem homologen Punkt eines ausgewachsenen Blattes M wurde ein Lot auf die Verlängerung des Radius-Vektor OM des jungen Stadiums gefällt (Abb. 18). Der Abschnitt mP zwischen der Projektion des Punktes M und dem entsprechenden Punkt des kleinen Blattes (m auf Abb. 18) stellt eben den radialen Zuwachs dar. Letzterer wurde in gleichen Einheiten gemessen.

Die auf solche Weise erhaltenen Zahlen des radialen Zuwachses bieten die Möglichkeit, das Feld der Geschwindigkeiten des radialen Wachstums aufzubauen. Zur Ausführung dieser Arbeit muß man jedoch zur Interpolierung greifen. Denn wir müssen ja eine Reihe von äquipotentiellen Linien ziehen, die in gleichmäßigen Intervallen (in gewissen Einheiten des Wachstums ausgedrückt) einander folgen. Wenn wir nur die Werte der

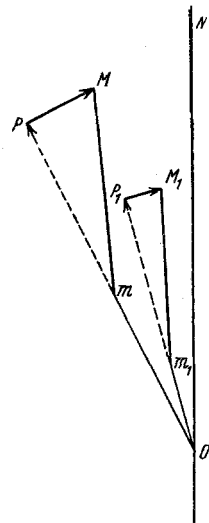


Abb. 18. Elimination der tangentialen Komponente. M und M_1 sind die Punkte eines ausgewachsenen Blattes, m und m_1 die ihnen entsprechenden eines jüngeren Stadiums. Die Vektoren des Zuwachses mM und m_1M_1 sind in radiale mP , m_1P_1 und tangentielle Pm , P_1m_1 zerlegt. Die beiden letzten der Symmetrieachse ON zugewendet.

Geschwindigkeit benutzen würden, die wir auf die obenbeschriebene Weise gefunden haben, könnten wir die nötigen Zwischenwerte nicht erhalten, da die vorhandenen Punkte sich nicht gerade längs der äqui-

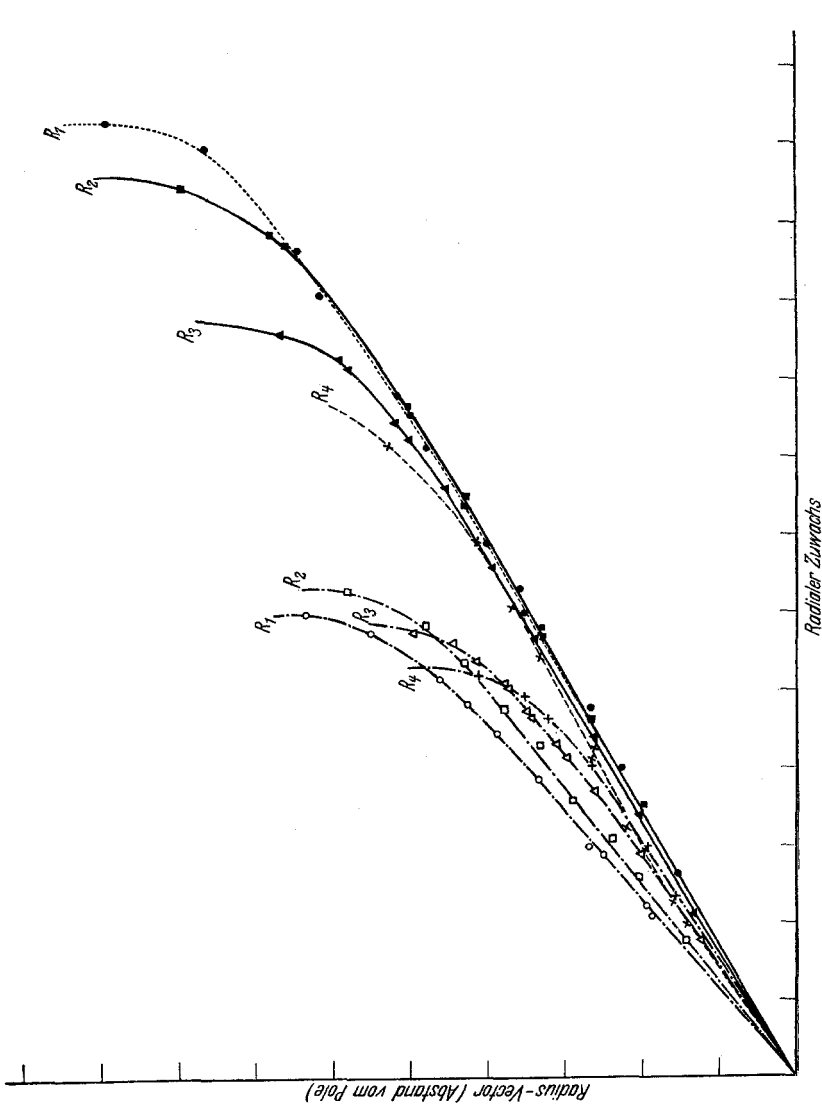


Abb. 19. Kurven, die den Zusammenhang der Zuwachsgröße und der Entfernung der Punkte des jungen Blattes vom Pole darstellen. Die längeren Linien (rechts) beziehen sich auf die Kontrolle, die kürzeren (links) auf die Versuchsreihe. Die Kurven $Z_1 - Z_4$ entsprechen den Richtungen der vier ersten Radialnerven. Die horizontale Achse entspricht der Zuwachsgröße, die vertikale der Entfernung der Punkte des jungen Blattes vom Pole. Ein Intervall = 2,086 mm.

potentiellen Linien anordnen. Die Technik der Interpolierung war folgende: In jedem Sektor des jungen Blattes wurden einige Radien gezogen (5—8) in der Weise, daß sie in den Richtungen verliefen, wo die Punkte mit uns bekannter Wachstumsgeschwindigkeit besonders dicht angeord-

net sind. Näheres illustriert Abb. 19. Vier Linien (rechts, die längeren) entsprechen hier den Radien, die den 1.—4. Gipfel des jungen Blattes passieren. Sie sind aufeinanderfolgend durch R_1 , R_2 , R_3 , R_4 bezeichnet und gehören also der linken Hälfte des Blattes an.

Diese Kurven drücken den Zusammenhang zwischen der Radienlänge der Punkte des jungen Blattes, die den Richtungen der Gipfelradien nahe gelegen sind, und der Größe des radialen Zuwachses aus (beides wurde in gleicher Weise gemessen). Kreise, Quadrate, Dreiecke und Kreuze entsprechen den faktischen Punkten. Die Größen des radialen Zuwachses liegen auf der Abszissenachse und die Längen der Radien-Vektoren (Entfernungen der Punkte vom Pol) auf der Ordinatenachse. Die Kurven werden aus freier Hand gezeichnet, nach Möglichkeit glatt, mit der Absicht, daß sie möglichst eng an den Punkten anliegen. Auf Grund der Zeichnung kann man sich davon überzeugen, daß die Kurven genügend genau das tatsächliche Verhältnis zwischen den beiden Variablen wiedergeben. Wenn wir sie benutzen, ist es nicht schwer, den Radius-Vektor des Punktes, der die uns interessierende Größe des radialen Zuwachses angibt, festzustellen. Zu diesem Zweck genügt es, auf der horizontalen Skala die nötige Größe des Zuwachses zu finden und nach Fällung des entsprechenden Lotes, seine Länge bis zum Schnittpunkte mit der Kurve zu messen. Folglich können wir nach diesen Operationen auf dem Radius, der z. B. durch den ersten Gipfel geht, die Skala des radialen Zuwachses auftragen. Jede Teilung der Skala wird einer bestimmten Größe des Zuwachses entsprechen, wobei die Intervalle zwischen den Teilungen einer und derselben Größe des Zuwachses entsprechen. Analog bauen wir die Skala des Zuwachses auf allen erwähnten radialen Richtungen des vorliegenden Sektors auf. Zur Auffindung der äquipotentiellen Linien des Sektors verbinden wir durch gerade Linien Punkte der Skala, die der gleichen Größe des radialen Zuwachses entsprechen und gleichen sie ferner mit Hilfe von Kurven aus. Auf diese Weise erhalten wir ein System von Isolinien des Zuwachses unseres Sektors. Indem wir diese Operation auf alle Sektoren des jungen Blattes ausdehnen, bauen wir das System der Isolinien auf seiner ganzen Fläche aus. Hier sei eine Erläuterung hinsichtlich des IV. Sektors gemacht: in letzterem treffen die radialen Richtungen auf ihrer Bahn keine genügende Zahl von empirischen Punkten. Infolgedessen waren wir genötigt, hier andere Richtungen einzuschlagen und wählten sie so, daß sie durch Stellen der größten Anhäufung von Punkten verliefen. Im übrigen bleibt die Technik des Auffindens der äquipotentiellen Linien der vorhergehenden analog.

Abb. 20 stellt das ganze System der äquipotentiellen Linien der Wachstumsgeschwindigkeit für das Blatt der Kontrollserie dar. Das ist gerade das von uns gesuchte Wachstumsfeld, das in strenger und zugleich anschaulicher Form die Gesetzmäßigkeit des radialen Wachstums wieder-

gibt¹. Wie schon gesagt war, sind die Isolinien auf der Oberfläche des stark vergrößerten jungen Blattes (Abb. 1) aufgetragen. Zur Orientierung geben wir auf der Zeichnung seinen Umriß (durch eine fette Linie) an. Die Grundgesetzmäßigkeit des Feldes, die sogar bei flüchtiger Betrachtung der Zeichnung auffällt, besteht in folgendem: Das weite zirkumpolare Gebiet des Feldes wird durch einen in hohem Grade gleichartigen Bau ge-

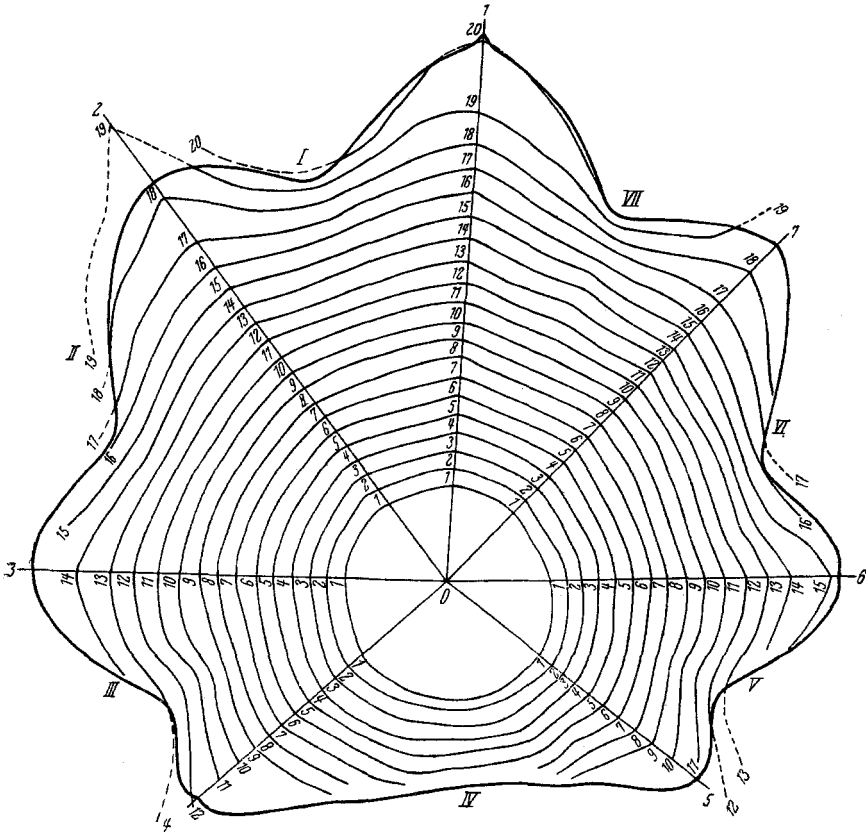


Abb. 20. Das Feld des radialen Zuwachses. Kontrollreihe. Die fette Linie entspricht dem Umriß des jungen Blattes der Abb. 1. Der Übergang von einer Isolinie zur anderen bedeutet einen radialen Zuwachs gleich 2,096 mm. (Ausführliche Erklärung im Text.)

kennzeichnet. Die Isolinien besitzen hier eine sehr ähnliche Form und sind in gleichen Abständen voneinander angeordnet. Diese Gesetzmäßigkeit ist besonders scharf ausgeprägt, wenn jeder Sektor im einzelnen geprüft wird. Wenn wir jedoch entsprechende Gebiete verschiedener Sektoren vergleichen, so weist der IV. einen merklichen Unterschied im Verhältnis zu den anderen auf. Während in den sechs vorderen Sektoren die

¹ Die Intervalle zwischen den Werten benachbarter Isolinien betragen je 10 Einheiten oder sind 2,096 mm gleich.

zirkumpolaren Isolinien Bogen von sehr geringer Krümmung, die im mittleren Teil des Sektors oft flachgedrückt sind, darstellen (besonders in den Sektoren I und VII), ist die Krümmung im IV Sektor bedeutend stärker. Diese Tatsache läßt sich folgendermaßen erklären: Die ganze geschlossene Isolinie kann als unregelmäßiges Vieleck, das durch Elemente einzelner Sektoren gebildet ist, betrachtet werden. Wenn wir uns der Abb. 1 und 2 zuwenden, so können wir uns vom komplizierten Bestand des IV. Sektors überzeugen. Außer den zwei ihn begrenzenden radialen Nerven gibt es hier noch weitere zwei, die ihnen nicht ganz ähnlich sind; am Pol in Form echter Radien beginnend, verzweigen sie sich, bevor sie den Rand des Blattes erreichen. Auf diese Weise sind hier drei, jedoch nicht genügend scharf ausgeprägte Sektoren angedeutet, weshalb sie den drei anderen nicht gleichgestellt werden können. Die echten radialen Nerven werden stets von einer Konvexität oder Konkavität des Blattumrisses begleitet; hier fehlt jedoch beides. Im anfänglichen Stadium ist der Rand des Sektors gleichmäßig eingebogen, im Laufe des Wachstums jedoch macht er die charakteristische Formveränderung durch. Es ist natürlich, daß die dreifache Zusammensetzung des IV. Sektors einen Einfluß auf den Charakter des Wachstums hat, was die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Form seiner Isolinien nach sich zieht. Ihre Mehrzahl, und zwar die dritte, vierte, fünfte und sechste, bestehen offenbar aus drei Elementen, da diese Bogen dreifach plattgedrückt sind. Wir erhalten hier ein Bild, das demjenigen ähnlich ist, welches drei echte Sektoren zusammen bieten: es sind hier drei Seiten des Vielecks angedeutet.

Zuweilen trifft man Blätter von *T. majus*, bei denen die beiden genannten radialen Nerven des IV. Sektors den Blattrand erreichen. In diesem Falle entsprechen ihnen zwei symmetrische Lappen. Demgemäß besitzt hier das Blatt nicht sieben, sondern neun Lappen: die akzessorischen Lappen stehen hinter den anderen der Größe nach zurück, sind jedoch deutlich ausgeprägt. Zuweilen erreicht nur einer der genannten Nerven den Rand des Blattes, und dann gibt es nur einen ihm entsprechenden Gipfel. Derartige Tatsachen bestätigen nochmals unsere Interpretation des vierten Sektors, der aus drei, nicht vollkommen entwickelten zusammengesetzt ist.

Wie schon betont wurde, werden die Isolinien des zirkumpolaren Gebietes durch gegenseitige Ähnlichkeit und gleiche Entfernung voneinander gekennzeichnet. Das letzte Kennzeichen läßt sich mit Hilfe des Gradienten anders ausdrücken. (Der Gradient ist, wie schon gesagt wurde, das Verhältnis der Potentialdifferenz zweier unendlich naher Isolinien zum Abschnitt der gemeinsamen Normalen, der zwischen ihnen eingeschlossen ist.) Unsere Isolinien wurden mit einem willkürlichen, jedoch ziemlich kleinen Intervall, eingezeichnet. Die Gleichartigkeit des zirkum-

polaren Feldgebietes, die bei einer derartigen Genauigkeit festgestellt ist, spricht dafür, daß auch bei weiterer Verringerung des Intervalls die Potentialdifferenz der benachbarten Isolinien im Verhältnis zum Abschnitt der Normalen, die zwischen ihnen eingeschlossen ist, innerhalb der Grenzen der gegebenen Zone konstant bleibt. Mit anderen Worten: diese ganze Zone wird durch einen konstanten Wert des Gradienten gekennzeichnet. Diese Konstanz ist natürlich nicht absolut: hier und da kann der Gradient in gewissen Grenzen schwanken. Im IV. Sektor z. B. liegen die erste und zweite äquipotentielle Linie einander näher als es die Äquidistanz erlaubt; einzelne kleine Abweichungen sind auch in anderen Sektoren anzutreffen. Nicht alle diese Fälle werden durch eine gewisse Ungenauigkeit der Interpolierung erklärt. Derartige kleine Abweichungen zeigen jedoch keinen bestimmten Charakter, und das ist ja die Hauptsache.

In einer bedeutenden Entfernung vom Pol wird die Gleichartigkeit des Feldes gestört. Die Isolinien fangen an, zuerst schwach, dann, je näher zur Peripherie desto stärker, sich zu krümmen. Im I. Sektor weist die 16. Isolinie die erste Andeutung einer Krümmung auf. Die folgende 17. krümmt sich schon sichtlich, was besonders beim Vergleich ihres Abstandes von der vorhergehenden in verschiedenen Sektorgebieten bemerkbar ist; im mittleren Teile des Sektors stehen diese Isolinien merklich näher aneinander als an der Grenze des Sektors (in der Richtung der radialen Nerven). Bei den darauf folgenden drei Isolinien, die der Peripherie des Blattes entsprechen, setzt sich dieser Vorgang außerordentlich schnell und im schroffen Tempo fort.

Zur richtigen Beurteilung des Wachstumfeldes müssen wir uns vorläufig den Fall eines proportionellen Wachstums des Blattes vorstellen. Wir erwähnten schon, daß unter solchen Bedingungen der radiale Zuwachs jedes Punktes seinem Abstände vom Pol proportional sein muß. Folglich müssen die vom Pol gleich weit entfernten Punkte auch einen gleichen Zuwachs besitzen. Je weiter der Punkt des jungen Blattes vom Pol entfernt ist, um so größer muß sein radialer Zuwachs sein. Was die Isolinien anbelangt, so müssen sie im Falle eines proportionellen Wachstums eine Reihe konzentrischer und äquidistanter Kreise darstellen. Je mehr das vorliegende Gebiet unseres Feldes von einem solchen Aufbau abweicht, desto mehr wird hier die Proportionalität gestört. In der ausgedehnten Polarzone ist die Proportionalitätsstörung verhältnismäßig gering. Das Wachstum wird in der Richtung vom mittleren Teile (der Achse) des Sektors zu seinen Rändern aufgehalten. Indem wir den Pol als Zentrum annehmen, ziehen wir der Anschaulichkeit wegen einen Kreis durch den Schnittpunkt des 1. Radius mit der Isolinie 10. Wir sehen, daß dieser Bogen durch den analogen Schnittpunkt des 2. Radius geht. Bei diesem Vorgang bleibt der mittlere Teil der Isolinie dem

Pol näher als der gezogene Kreis. Die Punkte des mittleren Teils des Sektors besitzen also eine etwas größere Wachstumsgeschwindigkeit als die ihnen nach dem Abstand vom Pol entsprechenden Randpunkte. Diese für die Polarzone charakteristische Sachlage ändert sich schroff an der Peripherie. Während der mittlere Teil des Sektors den früheren Gradienten bewahrt — das ist aus der Äquidistanz der Isolinien in dem achsialen Teil des Sektors abzuleiten — erleiden seine seitlichen Gebiete ein schroffes Sinken des Gradienten. Das sieht man besonders klar an der Verteilung der Isolinien, welche den 1. und 2. Radius schneiden: je mehr sie sich den Gipfeln nähern, desto zerstreuter werden sie — hier geht eine starke Hemmung des Wachstums vor sich. Der Gradient der äußersten Gipfelteile ist besonders niedrig: die Abstände zwischen den Isolinien sind hier mehrmals größer als in der Polarzone.

Das Feld des I. Sektors gibt also eine klare Vorstellung vom Wachstumsgesetz. Sein Polargebiet wächst gleichmäßig, aber nicht vollkommen proportional: die seitlichen Teile werden im Vergleich mit den achsialen durch etwas gehemmttes Wachstum gebennzeichnet. Die peripherische Zone, die eine geringe Ausdehnung hat, weist eine schroffe Verstärkung der Unproportionalität auf: während der Gradient im achsialen Teil seine Konstanz bewahrt, erleidet er in den seitlichen Gebieten des Sektors eine starke Abnahme. Eine derartige Hemmung des Wachstums der Sektorengipfel äußert sich außerdem in der Änderung der Nervatur: indem wir die Zeichnungen eines jungen und ausgewachsenen Blattes der vorliegenden Serie vergleichen, sehen wir, wie stark die Maschen, die beim 1. und 2. Gipfel liegen, plattgedrückt werden. Diese Deformation ist augenscheinlich, während die Formänderung der Maschen der Polarzone erst beim Messen klar wird.

Am Beispiel des I. Sektors können wir auch unsere Konchoidenkonstruktion prüfen. Falls die Punkte der Kontur mit ein und derselben Geschwindigkeit wachsen, so müssen sie auf einer Isolinie liegen. Mit anderen Worten, muß die Kontur des jungen Blattes (die auf unserer Abbildung durch eine fette Linie bezeichnet ist) mit einer der äquipotentiellen Linien zusammenfallen oder sich auf natürliche Weise im selben System anordnen.

Was findet aber in Wirklichkeit statt? Die 20. Isolinie läuft fast durch den 1. Gipfel und folgt anfangs der Konturlinie des Blattes ziemlich genau. Nachdem sie sich jedoch dem 2. Gipfel genähert hat, verläßt sie das Blatt und zeigt ferner eine Tendenz zur schroffen Bewegung aufwärts. Ihre Kreuzung mit dem 2. Radius müssen wir weit außerhalb der Grenzen des 2. Gipfels erwarten. Daraus folgt, daß letzterer die Wachstumsgeschwindigkeit des 1. Gipfels noch lange nicht erreicht. Seine Wachstumsgeschwindigkeit liegt innerhalb der Zone, welche von der 18. und 19. Isolinie, die den 1. Radius noch lange vor dem

Gipfel schneiden, begrenzt ist. Hier begegnen wir wiederum der Gesetzmäßigkeit, die wir schon früher beobachtet haben (Kap. I), und die darin besteht, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der Blattpunkte in der Richtung von der Symmetrieachse zum IV. Sektor sich verringert. Diese Erscheinung läßt sich auch in den Grenzen eines Sektors feststellen: die Hemmung des Tempos wächst vom 1. Radius zum 2. Auf diese Weise liegt der 2. Gipfel auf der Isolinie, welche dem Pole näher ist als die des 1. Gipfels. Es ist bemerkenswert, daß der Unterschied im Wachstumstempo der beiden Grenzteile unseres Sektors erst in bedeutender Entfernung vom Pol sich zu äußern beginnt.

Im Bezirk der 16. Isolinie ist die Wachstumsgeschwindigkeit immer noch dieselbe, und erst nach außen von ihr können wir einen Unterschied finden, der weiterhin schnell steigt.

Schreiten wir nun zur Übersicht der anderen Blattsektoren. Im II. Sektor finden wir im allgemeinen dieselben Gesetzmäßigkeiten wie im I., darunter die Gleichartigkeit des Feldbaues in der Polarzone. Infolge der kleineren Dimensionen dieses Sektors aber (im Vergleich zum I. [wir haben dabei hauptsächlich die radiale Richtung im Auge]), liegt die peripherische Zone hier dem Pol näher. Schon die 14. Isolinie weist eine leichte Konkavität in ihrem mittleren Teile auf. Gleichzeitig ist der Unterschied im Wachstumstempo der seitlichen Teile des Sektors bedeutend größer als im I. Sektor. Während der 2. Gipfel zwischen der 18. und 19. Isolinie liegt, befindet sich der 3. zwischen der 14. und 15. Deshalb wird auch das Konchoidenprinzip hier stärker gestört. Infolge der bedeutenden Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit der Sektorenteile können die vier letzten Isolinien des oberen Teiles nicht auf den unteren fortgesetzt werden. Der Unterschied im Wachstumstempo beginnt schon von der 1. Isolinie, die den 3. Radius in einem größeren Abstand vom Pol schneidet als den 2.

Im III. Sektor ist der Anfang der peripherischen Zone dem Pol noch näher als im vorhergehenden. Die Konkavität beginnt schon von der 9. Isolinie. Infolge der ungenügend dichten Verteilung der gewählten Punkte konnten wir für den IV. Sektor das Feld der Gipfelbezirke nicht mit genügender Genauigkeit aufbauen; die Hemmung des Wachstums gerade dieser Gebiete ergibt sich jedoch aus den Skalen, die auf dem 3. und 5. Radius aufgetragen sind: die Isolinien werden in der Richtung zur Peripherie merklich zerstreuter. Die Sektoren V, VI und VII weisen im Verhältnis zu den ihnen symmetrischen III, II und I keine besonderen Unterschiede auf.

Weiter oben beriefen wir uns schon auf Abb. 19, die den Zusammenhang zwischen den Entfernungen der Blattpunkte vom Pol und der Geschwindigkeit ihres Wachstums darstellt. Um das von der Zusammensetzung der Sektoren aus zwei verschiedenen Wachstumszonen — der

deutende Krümmung, indem sie sich schroff aufwärts biegen. Die spezifischen Charaktere beider Zonen treten hier vollkommen klar zutage.

Etwas anderes sehen wir auf Abb. 21, wo ein analoger Zusammenhang für die Radien gegeben ist, welche die achsialen Teile der ersten drei Sektoren passieren und zwar diejenigen Punkte der Kontur des jungen Blattes, die ihren allertiefsten Ausrandungen entsprechen (R_I — I. Sektor, R_{II} — II. Sektor, R_{III} — III. Sektor). Dieser Zusammenhang unterscheidet sich scharf von demjenigen, den wir soeben für die Radien gefunden haben, die die Gipfel passieren; die Kurve hat eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte geradlinige Form in ihrer ganzen Ausdehnung. Jedenfalls gibt es hier keine Spur von Aufwärtskrümmungen. (Zum Vergleich ist auf der Zeichnung auch ein Radius dargestellt, der den 1. Gipfel passiert.)

Nachdem wir das Wachstum des Blattes der Kontrollreihe besprochen haben, müssen wir, bevor wir zur Versuchsreihe übergehen, zur Grundfrage nach den Invarianten der Entwicklung, die wir am Anfange gestellt haben, zurückkehren. Darf man von irgendwelchen invarianten Eigenschaften des Feldes im Laufe der von uns erforschten Etappe der Formentwicklung des Blattes sprechen und, falls es so ist, von welchen eigentlich? Unser Feld der Wachstumsgeschwindigkeit war so konstruiert, daß die ganze Zeitperiode vom Stadium des jungen Blattes, das aus der Knospe entsproß, bis zum ausgewachsenen als Einheit angenommen wurde. Auf diese Weise drückte es eine gewisse summarische Geschwindigkeit des Wachstums aus. Auf Grund dessen können wir ohne besondere Schwierigkeiten das Feld der durchschnittlichen täglichen, stündlichen usw. Geschwindigkeiten erhalten. Daraus folgt jedoch nicht, daß die Eigenschaften des Feldes im Laufe des gegebenen Abschnittes der Morphogenese tatsächlich konstant bleiben. Zur Lösung dieser Frage müßten wir eine Reihe von Geschwindigkeitsfeldern für einzelne Etappen der Morphogenese konstruieren und dann durch ihren Vergleich miteinander über die Invarianten der Entwicklung urteilen. Derartige Konstruktionen haben wir dann auch ausgeführt. Wir verglichen das junge Blatt mit den Zwischenstadien und ebenso einige der Zwischenstadien mit den benachbarten. Die konstruierten Felder haben dasselbe Aussehen wie die von uns genau untersuchten. Die Geschwindigkeiten des Wachstums der verschiedenen Bezirke des Blattes bleiben im Verhältnis zu einander beständig, und wir können beide charakteristischen Zonen des Feldes, von denen oben die Rede war, konstatieren. Invariant ist also das Gesetz der Verteilung des Gradienten, mit anderen Worten, der Bau des Gradientenfeldes.

Zum Schluß dieses Kapitels wollen wir noch die Frage der tangentialen Komponente betrachten. Bis jetzt sprachen wir (Kap. I, II) davon nur

hinsichtlich der Gippelpunkte des Blattes. Und doch begleitet sie gewissermaßen die radiale Verschiebung aller Punkte des Blattes. Zum Zweck eines exakten Studiums des Gesetzes der Verteilung dieser Komponente auf der Blattoberfläche müßten wir auch für sie ein Feld konstruieren wie für die radiale Komponente. Da sie aber eine nebensächliche Bedeutung hat und wir unseren Artikel nicht zu stark ausdehnen wollen, begnügen wir uns mit summarischen Hinweisen. Die erste Gesetzmäßigkeit der tangentialen Komponente besteht darin, daß sie in allen Bezirken des Blattes in radialer Richtung vom Pol zur Peripherie steigt. Indem sie am Pol = 0 ist, erreicht sie an der Peripherie eine bedeutende Größe. Die Veränderung der absoluten Größe geht so vor sich, daß wir ein schnelles Anwachsen der Komponente von der Symmetrieachse in der Richtung des IV. Sektors feststellen können. Im Gebiet des I. Sektors, das der Symmetrieachse anliegt, ist die Komponente klein. In dem Bezirk jedoch, der dem II. Sektor anliegt, ist ihre Größe bedeutend. Indem sie im II. Sektor weiter steigt, erreicht sie ihr Maximum im vorderen Teile des folgenden III. und wird dann kleiner. Im linken Teile des IV. Sektors ist aber die Komponente immer noch bedeutend, und nur in seinem rechten Teil läßt sich eine bedeutende Verkleinerung beobachten. Hier in der Nähe des V. Sektors fällt sie bis 0, worauf sie von neuem zu steigen anfängt, jedoch schon in entgegengesetzter Richtung; bis jetzt hatte sie die Uhrzeigerichtung, jetzt ist sie ihr entgegengesetzt. Das nächstfolgende Maximum der Größe der tangentialen Komponente fällt auf den VI. Sektor; an der Symmetrieachse verschwindet sie allmählich. Es sei noch bemerkt, daß diese Komponente in der rechten Hälfte des Blattes viel schwächer ausgeprägt ist als in der linken. Außerdem gibt es hier kein derartiges gesetzmäßiges Abnehmen und Steigen, wie in der linken Hälfte, da zwischen dem IV. Sektor und der Symmetrieachse sich lokale, schwach ausgeprägte Maxima und Minima der Komponentengröße beobachten lassen.

Hinsichtlich der radialen Komponente finden wir nur eine geringe Asymmetrie. Anders verhält sich die Sache mit der tangentialen. Im Falle einer strengen Symmetrie müßte man ihre maximale Größe in den symmetrischen Sektoren erwarten. Tatsächlich jedoch sehen wir, daß, während das Maximum in der linken Hälfte des Blattes den III. Sektor trifft, es in der rechten nicht auf den V., sondern auf den VI. Sektor fällt. Das Abnehmen bis 0 und die Änderung der Richtung in die entgegengesetzte müßten auf die Fortsetzung der Symmetrieachse fallen, die den IV. Sektor in der Mitte schneidet. Tatsächlich aber liegt die Nullzone im rechten Teil dieses Sektors und ist also stark verschoben. Die Asymmetrieerscheinungen bei *T. majus* gehören aber schon ins Gebiet der individuellen Variabilität, die für das Thema vorliegender Arbeit kein besonderes Interesse bietet.

IV.

Zur Beurteilung der Eigentümlichkeiten des Blattwachstums in der Versuchsreihe haben wir eine der vorhergehenden analoge Bearbeitung des Stoffes durchgeführt. Abb. 22 stellt ähnlich Abb. 20 das Feld des Zuwachses der Punkte des jungen Blattes vom Moment des Austretens des Blattes aus der Knospe bis zum ausgewachsenen Stadium dar.

Zum Aufbau des Feldes benutzen wir ein Netz von Punkten wie beim Blatt der Kontrollreihe und in ungefähr gleicher Anzahl (Abb. 12). Anders verhält sich die Sache mit der tangentialen Komponente. Wie bereits bemerkt wurde, ist sie hier viel schwächer entwickelt als im Kontrollblatt. Infolge einer strengeren Symmetrie des Blattes fällt hier der Ort der Änderung ihrer Richtung (in der linken Hälfte des Blattes nach dem Uhrzeiger und in der rechten in der entgegengesetzten) fast genau auf das Gebiet der Symmetrieachse im IV. Sektor. Die Änderung der Richtung hat sonst häufig auch einen rein lokalen Charakter, indem sie ziemlich regellos in verschiedenen Bezirken des Blattes auftritt. Auch die absolute Größe dieser Komponente variiert unregelmäßig, deshalb können wir hier keine strenge Gesetzmäßigkeit, wie in der Kontrollreihe, feststellen.

Unsere Versuche, die tangentialen Komponente auszuschneiden, überzeugten uns zur Genüge davon, daß diese Operation in vorliegendem Falle fast gar keinen Einfluß auf die allgemeine Größe der Verlegung der Punkte ausübt. Das veranlaßte uns, als Zuwachs einfach die Differenz der Entfernungen der homologen Punkte beider Stadien vom Pol anzunehmen; entsprechend wird die tatsächliche Verlegung der Punkte von uns als radial angesehen.

Die Intervalle der Isolinien des Feldes waren dieselben wie in der Kontrollreihe. Da das Blatt bei abgeschwächter Belichtung nur bedeutend kleinere Dimensionen erreicht als bei normaler, steht der Zuwachs hier dem des Kontrollblattes bedeutend nach. Deshalb sind auf Abb. 22 die Entfernungen der Isolinien des Zuwachses voneinander größer als auf Abb. 20, obgleich die Potentialdifferenzen benachbarter Linien in beiden Fällen gleich sind.

Untersuchen wir nun die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten des konstruierten Feldes und vergleichen wir seinen Bau mit demjenigen des Kontrollblattes. Das erste, was ins Auge fällt, ist das Vorhandensein der beiden Wachstumszonen, die wir schon für die Kontrollserie festgestellt haben. Im zirkumpolaren Gebiet treffen wir wiederum äquidistante Linien und zwar von sehr beständiger Form. (Es sei hier beiläufig bemerkt, daß sie im IV. Sektor durch eine Abplattung gekennzeichnet werden, die wir auch von der Kontrollreihe her kennen.) An der Peripherie des Blattes ändert sich das Bild schroff: die Isolinien verwandeln sich hier aus unbedeutend gekrümmten Bogen in auffallend (dabei in entgegengesetzter Richtung) gekrümmte. Infolge des starken

Zurückbleibens der Wachstumsgeschwindigkeit an den Gipfeln wird die Äquidistanz der Isolinien gestört. Diese Hemmung der Geschwindigkeit läßt sich an den Haupttradien leicht verfolgen. Die Form der äußeren peripheren Linien entspricht im allgemeinen, wie auch im Kontrollblatte, der Kontur des jungen Blattes. Der Grund der Tatsache, daß diese Analogie nicht vollständig ist, wurde von uns schon hinsichtlich des Kontrollblattes besprochen, hier gibt es nichts prinzipiell Neues. Die Intensität des Wachstums verringert sich in der Regel in der Richtung von der Symmetrieachse zum IV. Sektor. Eine Ausnahme bildet der 2. Gipfel,

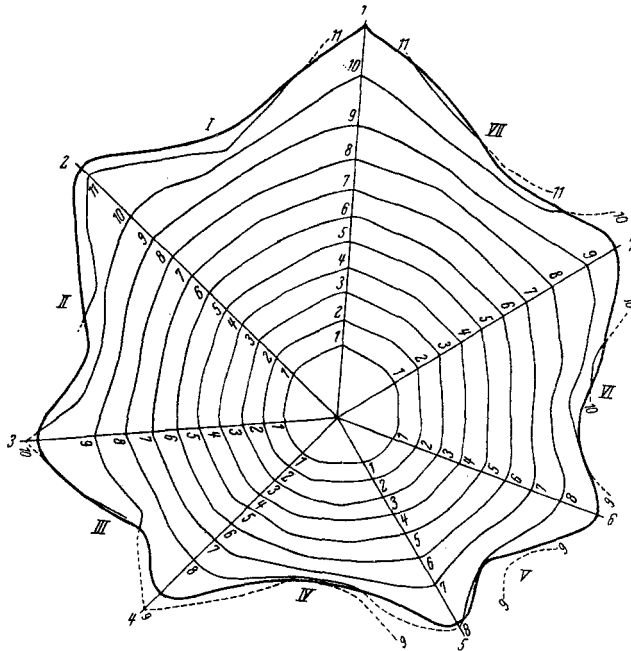


Abb. 22. Feld des Zuwachses, Versuchsreihe. Die Bezeichnungen und die ganze Konstruktion wie Abb. 20.

der im gegebenen Falle intensiver wächst als der I. Übrigens bleibt die Gesetzmäßigkeit dieselbe, was sich aus dem Vergleich der Isolinien der beachtlichen Gipfel feststellen läßt. Wir müssen noch auf die Eigentümlichkeit aufmerksam machen, daß die peripheren Linien im mittleren Teil einiger Sektoren stärker aneinander gerückt sind als die polaren. Das ist besonders stark im IV. Sektor, schwächer im II. zu bemerken. Als Illustration können wir auf Abb. 21 hinweisen; hier ist der Zusammenhang zwischen der Größe des Zuwachses und der Entfernungen der Punkte vom Pol wiedergegeben. Die drei Linien (links, die kürzeren) R_I , R_{II} , R_{III} entsprechen den Radien der mittleren Gebiete des I., II. und III. Sektoren des Versuchsblattes, die obere aber (R_1), die zum Vergleich an-

geführt ist, dem 1. Radius. Die Abweichungen des Verlaufs dieser Kurven von der Geradlinigkeit in der oder jener Richtung deuten auf Beschleunigungen oder Hemmungen des Zuwachses hin. Auf Abb. 19 sehen wir analoge Kurven des Zusammenhanges für die Radien der vier Gipfel der linken Seite des Blattes ($R_1 - R_4$), die uns erlauben, über die Hemmung des Wachstumstempos an den Gipfeln zu urteilen. Diese Kurven gestatten eine gute Beschreibung der Erscheinung: wir sehen, wie eng die Punkte, die den tatsächlich beobachteten Fällen entsprechen, ihnen anliegen. Die Kurven des Versuchsblattes sind in der Zeichnung zusammen mit den Kontrollkurven aufgetragen (rechts), und wir können ihre gegenseitige Ähnlichkeit konstatieren. Die beschriebene Feldkonstruktion findet sich, wie wir festgestellt haben, auch in den Zwischenstadien des Wachstums und der Formänderung des Blattes.

Indem wir die Gesetzmäßigkeiten der Blattfelder der Kontroll- und Versuchsreihe feststellen, lösen wir die Grundfrage, die wir am Anfange stellten. Bei allen Formverschiedenheiten des Blattes in den aufeinanderfolgenden Wachstumsstadien finden wir eine gewisse Invariante der Morphogenese, die ihre Bedeutung im Verlaufe derselben bewahrt (streng genommen in der Zeit vom Austritt aus der Knospe bis zum ausgewachsenen Blatt). Sie äußert sich in der Konstanz der Konstruktion des Feldes, soweit letzteres durch die gesetzmäßige Verteilung des Gradienten gekennzeichnet wird. Das bezieht sich sowohl auf die Kontroll- wie auch auf die Versuchsblätter. Andererseits zeigt der Vergleich der Felder beider Serien, daß ihnen wiederum ein gemeinsames Gesetz zugrundeliegt. Folglich können wir davon sprechen, daß der Charakter der Verteilung des Gradienten auch unter verschiedenen ökologischen Bedingungen invariant bleibt. Der primäre Unterschied der Konturen der Blätter beider Reihen wird, wie wir oben gesehen haben, schon im Augenblick des Austritts des Blattes aus der Knospe bestimmt. Im weiteren Verlauf der Morphogenese übt die Beleuchtungsintensität nur auf das allgemeine Wachstumstempo und nicht auf die Form einen Einfluß aus. Demgemäß wird hier eine eigenartige Kombination der Wirkung des inneren und äußeren Faktors beobachtet (unter dem inneren Faktor verstehen wir hier das dem Blatte eigene Gesetz des Feldbaues).

V.

Nachdem wir die Eigenschaften der Wachstumfelder aufgeklärt haben, können wir leicht verschiedene spezielle Fälle der Morphogenese voraussehen, in denen ihr Verlauf künstlich abgeändert wird oder auf natürliche Weise sich vom oben beschriebenen unterscheidet.

Wir geben hier zwei Beispiele dieser Art an.

Im ersten Falle wurde das Blatt der Pflanze, die unter normalen Beleuchtungsbedingungen aufwuchs, künstlich deformiert. Die Operation

wurde am jungen Blatte vorgenommen, das der Knospe eben entsprossen war, und bestand im Entfernen des zweiten Lappens. Auf Abb. 23 ist das Blatt vor der Operation dargestellt; daselbst ist auch die Schnittlinie gezeigt: sie verläuft von der Ausrandung des II. Sektors zu jener des I., indem sie den zweiten Lappen und einen kleinen Teil der linken Seite des I. Sektors abschneidet. Weiterhin wurde das operierte Blatt sich selbst überlassen. Um die Formveränderungen zu verfolgen, wurde es von Zeit zu Zeit photographiert.

Welche Formveränderungen müssen wir hier weiterhin erwarten, indem wir vom festgestellten Feldgesetz ausgehen? Die Schnittlinie kreuzt die Isolinien verschiedener Potentiale; an die neugebildete Peripherie treten jetzt Bezirke des Blattes, die eine im Vergleich zur alten Peripherie abweichende Wachstumsgeschwindigkeit besitzen. Es ist selbstverständlich, daß das Konchoidenprinzip für die neue Peripherie nicht mehr anwendbar sein kann. Der ganze linke obere Quadrant des Blattes, der aus dem I. und II. Sektor besteht, muß sich dem Gang der Morphogenese nach von den übrigen Quadranten des Blattes unterscheiden, die die normalen Entwicklungsbedingungen beibehalten.

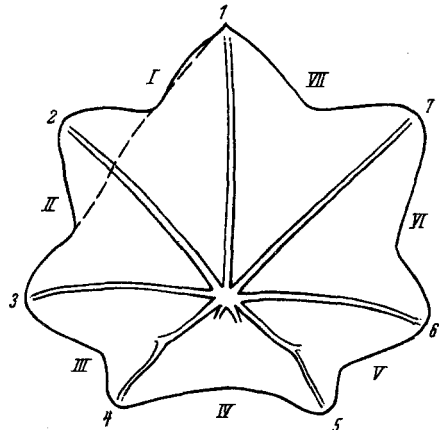


Abb. 23. Operiertes junges Blatt. Das abgeschnittene Stück ist durch eine Strichlinie abgegrenzt.

Die Schnittlinie nimmt im I. Sektor zwei Bezirke ein. Der eine liegt am 1. Gipfel und ist kaum geschädigt, da hier nur ein schmaler Rand des Lappens abgeschnitten ist. Deshalb darf hier ein intensives Wachstum erwartet werden, das dem normalen nahekommt. Das zweite Gebiet ist der Bezirk des abgeschnittenen Lappens. Hier legt die Schnittlinie tiefe Teile des Blattes frei, die der zirkumpolaren Zone angehören. Insoweit die neue Peripherie die Wachstumsgeschwindigkeit dieses Gebietes bewahren wird, müssen wir hier im Verhältnis zu den benachbarten (ersten und zweiten) Lappen ein starkes Zurückbleiben erwarten. Auf diese Weise muß sich im Laufe des Wachstums des Blattes an dieser Stelle eine stark ausgeprägte Einbuchtung entwickeln, deren Größe man auf Grund des Feldgesetzes bestimmen könnte. An welcher Stelle wird diese Einbuchtung am tiefsten sein? Augenscheinlich dort, wo die Stellen der geringsten Wachstumsgeschwindigkeit freigelegt werden, d. h., wie aus Abb. 23 ersichtlich ist, im II. Sektor etwas hinter dem 2. Radius.

Ein Blick auf Abb. 24, die das operierte Blatt im ausgewachsenen Stadium darstellt, überzeugt uns von der Richtigkeit der gestellten Prognose. Die erwartete Einbuchtung an Stelle des abgeschnittenen Lappens existiert tatsächlich, wobei ihre tiefste Stelle auf das Gebiet fällt, das hinter dem 2. Radius liegt. Die anderen Teile der Kontur des Quadrants, die entweder nur schwach oder gar nicht von der Schnittlinie getroffen sind, erfuhren ein intensives Wachstum. Das eben haben wir auch nach unserer Prognose erwartet. Damit ist aber die Sache noch nicht erschöpft. Gleichzeitig ergibt sich folgendes Nebenresultat der Operation:

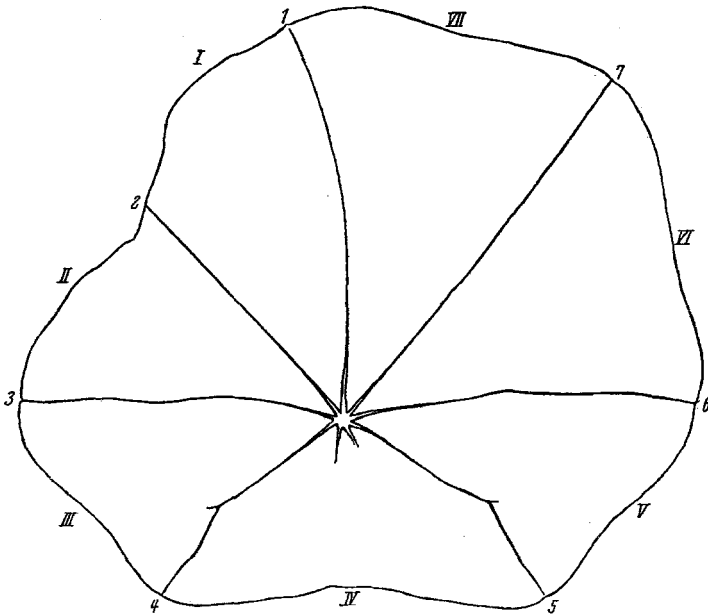


Abb. 24. Operiertes Blatt in ausgewachsenem Zustande.

der rechte obere (teilweise auch der rechte untere) Quadrant des Blattes entwickelt sich stärker als man bei normalen Wachstumsverhältnissen erwarten könnte. Im linken Teile des VII. Sektors existiert eine stark ausgeprägte tangentielle Komponente, die gegen den Uhrzeiger gerichtet ist, und der 1. Radius erleidet eine bedeutende Biegung seines distalen Teiles nach links. Diese Erscheinung läßt sich leicht erklären, wenn wir uns daran erinnern, was wir über die Verteilung der Größe und Richtung der tangentialen Komponente erfahren haben (siehe Kap. III). Im Gebiet des 1. Radius treffen normalerweise Komponenten, die gegeneinander gerichtet sind, zusammen. Sie müssen sich hier offenbar gegenseitig aufheben. Beim operierten Blatt ist aber die tangentielle Komponente des linken oberen Quadrants auf einer bedeutenden Strecke der Peripherie

annulliert worden, d. h. gerade dort, wo sie normal stark ausgeprägt ist. Auf diese Weise findet die ihr entgegengerichtete tangential Komponente des rechten Quadrants keinen Widerstand an der Peripherie des Blattes. Infolgedessen lenkt sie den 1. Radius nach links (gegen den Uhrzeiger).

Wenden wir uns nun zur Analyse des zweiten Beispiels.

Die Blätter von *T. majus* werden durch einen schroffen Dimorphismus gekennzeichnet, den wir bis jetzt nicht erwähnt haben. Das erste Paar (primärer) Blätter hat eine Form, durch die es sich von allen darauffolgenden Blättern unterscheidet. Anstatt der üblichen sieben Lappen

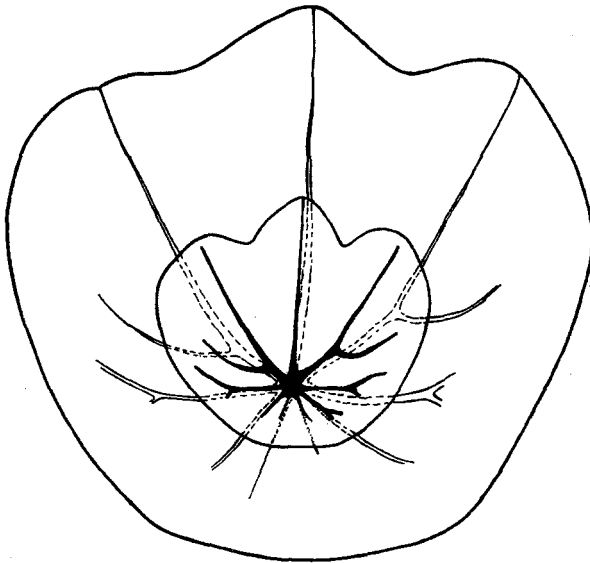


Abb. 25. Primäres Blatt von *T. majus*. Die innere Kontur entspricht einem jungen Stadium, die äußere dem ausgewachsenen Blatte.

gibt es hier nur drei, die sämtlich vorn liegen. Die hintere Hälfte des Blattes besitzt keine Lappen und hat einen abgerundeten Umriß (siehe Abb. 25, den inneren Umriß). Entsprechende Unterschiede gibt es auch in der Nervatur: die vorderen Haupttradien erreichen die Kontur des Blattes, indem sie Achsen der Lappen bilden, während die hinteren sich in der Richtung der Kontur krümmen.

Hier entsteht folgende Frage: auf welche Weise ändert sich mit dem Alter die Form des primären Blattes, und findet hier das Konchoidenprinzip Anwendung? Eine Antwort auf diese Frage erhalten wir beim Vergleich des jungen, kürzlich aus der Knospe getretenen Blattes mit dem ausgewachsenen (Abb. 25, äußere Kontur). Wir sehen, daß die anfangs tiefen Einbuchtungen des vorderen Teiles des Blattes sich allmählich vermindern, was die Ausgleichung der Kontur des Blattes zur Folge hat.

Das war auch zu erwarten, sofern die Bewegung der Punkte der Kontur nach dem Konchoidengesetz verläuft. Außerdem muß der hintere Teil der Kontur des Blattes eine weitere Abrundung, die tatsächlich beobachtet wird, erleiden. Das Feld der Wachstumsgeschwindigkeiten des primären Blattes ist von uns nicht erforscht worden, aber nach Analogie mit allem Vorhergehenden haben wir das Recht, auch hier ähnliche Gesetzmäßigkeiten vorauszusetzen.

Wir sehen also, daß beide untersuchten Beispiele ganz verschiedener Art unsere allgemeine Auffassung bestätigen.

In der vorliegenden Abhandlung besprachen wir nur einen engen Kreis von Erscheinungen und bemühten uns, sie von einem allgemeinen Standpunkte aus zu erklären. Das Konchoidenprinzip, das wir für das Wachstum der Blätter von *T. majus* angewandt haben, hat, wie wir sahen, ziemlich gute Resultate ergeben. Es ist vollkommen natürlich, zu fragen, ob es nicht eine weitere Anwendung im Gebiete der Morphogenese verschiedener Vertreter der organischen Welt findet? Es ist interessant, daß der Name „Konchoide“ vom griechischen Namen der Molluskenschale herrührt. Das läßt sich dadurch erklären, daß die Umrisse der Schalen von Lamellibranchiaten dieser Kurve entsprechen. Soweit diese Gesetzmäßigkeit der Form in verschiedenen Altersstadien existiert, muß man annehmen, daß auch die Morphogenese der Muscheln dem Gesetz der Kurvenschar unterworfen ist. In seiner kürzlich erschienenen Arbeit bespricht SPORN¹ die Frage über die weite Anwendung der Konchoiden zur Charakteristik der Form der Molluskenschalen. Indem er eine Reihe von Gattungen erwähnt, führt er jedoch dabei keine Messungen seiner Objekte an und behandelt die Frage entweder rein mathematisch oder vom Standpunkt der Anpassung der Muschelform an die Existenzbedingungen. Er kommt zum Schluß, daß nur die Konchoide von NIKOMEDES im gegebenen Falle in Frage kommt. (Derselbe Verfasser bespricht in seiner anderen Arbeit² die Frage über die mathematische Charakteristik der Blattform, eine Reihe ähnlicher Untersuchungen anderer Autoren dadurch fortsetzend, und betrachtet die Kontur des Blattes vom Standpunkt der „idealen Form“. Bei Untersuchungen der Altersveränderung der Blattform wendet er hier das Prinzip des goldenen Schnittes an).

Es scheint, daß auch bei den Fischen die Altersveränderungen der Schuppenform nach dem Konchoidentypus vor sich gehen, da hier, wenigstens bei einigen Arten, mit dem Alter eine Ausgleichung der Ein-

¹ SPORN, E.: Über die Gesetzmäßigkeiten im Bau der Muschelgehäuse. Roux' Arch. 108 (1926).

² SPORN, E.: Einiges über Ideal-, Normal- und Individualformen der Blätter. Roux' Arch. 107 (1926).

kerbungen an den Schuppen stattfindet¹. Es läßt sich denken, daß sich auch andere derartige Beispiele in der Tier- und Pflanzenwelt werden finden lassen.

VI.

In diesem Kapitel werden wir die Konzeption des embryonalen Feldes von GURWITSCH behandeln und dann, auf Grund der Kritik dieser Konzeption, unseren eigenen Standpunkt darlegen. Auf diese Weise werden wir auch dem Problem der Ganzheit nahe kommen, wovon schon in der Einleitung die Rede war.

Die Grundzüge der Theorie der Morphogenese von GURWITSCH sind folgende: Der sich entwickelnde Organismus wird als dualistisch gebaut betrachtet; er ist nicht durch das materielle Substrat erschöpft, da außer demselben noch ein anderer, nicht weniger wichtiger Faktor besteht — das Feld. Die Einführung dieses Begriffes wurde durch den Wunsch hervorgerufen, eine Interpretation der Grundtatsache zu geben, daß die Zellen, die den Organismus bilden und an und für sich nur elementare Eigenschaften besitzen (Wachstum, Vermehrung, Fortbewegung usw.), schließlich zur Bildung der gesetzmäßigen organischen Gestalten führen, die außerdem noch gesetzmäßige Wandlungen durchlaufen.

Versuche, den Verlauf der Morphogenese vom zellulärdeterministischen Standpunkt aus zu erklären, führen unumgänglich zu Mißerfolgen, da sie eine Reihe außerordentlich komplizierter und höchst unwahrscheinlicher Zulassungen erfordern. Deshalb wählt GURWITSCH einen diametral entgegengesetzten Weg. Zellen eines bestimmten Bezirkes oder Einheiten höherer Ordnung, die selbst aus Zellen bestehen, werden als äquipotentiell angenommen. Es gibt jedoch einen Faktor, der ihr Verhalten normiert, indem er den Elementen neue Eigenschaften mitteilt. Das Wirkungsgebiet dieses Faktors wird als sein Feld bezeichnet. Das Verhalten der Zellen ist also die Funktion ihrer Lage in diesem Felde und zu gleicher Zeit Funktion ihrer Eigenschaften.

Das Gesagte wollen wir an der Morphogenese der Gehirnblasen der Selachier, die GURWITSCH in seinem Artikel von 1914 ausführlich schildert, erläutern. Wenn wir uns einem der ersten Stadien der Entwicklung der Epithelplatte zuwenden, müssen wir nach GURWITSCH zulassen, daß außer dem sichtbaren mehrschichtigen Epithel, das die Blasenwand bildet, noch eine „dynamisch präformierte Morphe“ existiert. Die Morphe, obgleich unsichtbar, äußert sich durch ihre Einwirkung auf den materiellen Teil des Keimes. Sie besitzt eine strenge Lokalisation und Konfiguration und erscheint im Verhältnis zu den Zellen des Epithels als tropisches, anziehendes Zentrum. Der Einfluß der Morphe auf die Zellen ist ihrer Entfernung von ihnen umgekehrt proportional. Demzufolge

¹ Auf dieses Beispiel hat Fr. T. DEMENTIWA freundlichst unsere Aufmerksamkeit gelenkt.

erzeugt die Morphe ein Feld, dessen Potential mit der Entfernung der Zelle von der Morphe sinkt. Mittels einer scharfsinnigen Kritik seiner Angaben zeigt GURWITSCH, wie die präformierte Morphe, die das Verhalten der Zellen leitet, sie mit einer solchen Geschwindigkeit und in solchen Richtungen sich zu bewegen zwingt, daß die Zellen sich der definitiven Konfiguration des gegebenen Organs entsprechend anordnen. Die Lage des Anfangsstadiums im Felde bestimmt auch die Konfiguration aller Zwischenstadien, da sie natürlich, und dabei rein geometrisch, aus den räumlichen Beziehungen des Substrats und der Morphe hervorgehen. Folglich ist die Änderung der Form des Organs nach GURWITSCH das Ergebnis der Wechselwirkung beider Faktoren: des sich beständig ändernden Substrats und der leitenden Wirkung des invarianten Feldes, das seinerseits durch die Konfiguration der Morphe bestimmt wird. Diese Invarianz des Feldes ist in dem Sinne relativ, daß seine Eigenschaften sich wohl ändern können, aber in einem anderen Niveau.

Führen wir nun ein anderes Beispiel von GURWITSCH an (1922). Hier ist die Rede von der Formentwicklung der Hutpilze des gymno- und angiokarpen Typus. Im ersten Falle verläuft die Morphogenese folgendermaßen. Aus dem dichten Sklerotium tritt der Keim des Fruchtkörpers hervor. Er besteht aus einem Bündel von Hyphen, die ungefähr einander parallel angeordnet sind und ein dichtes Gebilde mit einer konischen Spitze darstellen. Zur Zeit der Hutbildung weichen die Enden der äußeren peripheren Hyphen von der vertikalen Lage seitwärts ab und zwar so, daß ihre Gesamtheit einen Kreis andeutet, der zur Achse des Fruchtkörpers senkrecht steht. Diese Kreislinie bildet sozusagen den geometrischen Ort der Hyphenenden und deutet den zukünftigen Hut des Pilzes an. Während eine immer größere Anzahl von Hyphen an diesem Prozeß teilnimmt, bildet sich ein Gewölbe, das ringförmig den Fruchtkörper umgibt. Später erleidet es weitere Differenzierung und ergibt allmählich die Hymenialregion. Gleichzeitig bilden sich nach und nach die konvexen Konturen der Hutoberfläche aus. Daneben verläuft der Vorgang der Ausgleichung der Oberfläche: die Hyphenenden, die anfangs unregelmäßig und zerstreut aus der Kontur des Hutes nach allen Seiten hervortreten, lehnen sich allmählich an sie an und ergeben schließlich eine glatte Hutkontur.

Der angiokarpe Typus unterscheidet sich vom vorhergehenden hauptsächlich dadurch, daß die Hymenialregion sich nicht außen, sondern innerhalb des Fruchtkörpers ausbildet. Dementsprechend wird hier das Konvergieren der Hyphen zu einem inneren Kreise beobachtet, der in der Masse des Fruchtkörpers liegt. Außerdem konvergieren die Hyphen mit ihren seitlichen Abzweigungen und nicht mit ihren Enden, wie im vorigen Beispiel.

Das Wesentliche der beschriebenen Vorgänge besteht nach GURWITSCH

in der Tatsache, daß im Laufe der Entwicklung eine immer größere Regelmäßigkeit in der Anordnung der Hyphen sich beobachten läßt. Man könnte deshalb behaupten, daß die strengen Konturformen aus der anfangs unregelmäßigen Materialanhäufung sozusagen herauskristallisiert werden.

Die Interpretation der Morphogenese des Hutes ist für beide Typen sowohl der angio- als auch der gymnokarpen prinzipiell dieselbe und wird von GURWITSCH folgendermaßen zusammengefaßt: Der Kreis, in dem die Hyphen konvergieren, ist ein real bestehendes tropisches Zentrum, das entweder auf die Hyphenenden (1. Typus) oder auf ihre seitlichen Abzweigungen (2. Typus) Einfluß ausübt. Im Verhältnis zum Fruchtkörper ist die Lage dieses virtuellen Kreises für den 1. Typus eine äußere, für den 2. eine innere. Die zweite Annahme besteht darin, daß der Kreis sich während der Entwicklung fortwährend nach oben bewegt, indem er die ganze Zeit in einer Ebene bleibt, die senkrecht zur Achse des Fruchtkörpers steht; zu gleicher Zeit vergrößert sich die Dimension des Kreises. Am Ende der Entwicklung hört diese Bewegung auf, und der Kreis nimmt von diesem Moment an eine stationäre Lage ein. Jedes Ende der Hyphe (oder deren Abweichung) erfährt die Einwirkung sämtlicher Punkte des Kreises, wobei die Anziehungskraft im reziproken Verhältnis zum Abstand steht. Während der intensiven Bewegung des virtuellen Kreises nach oben übt er begreiflicherweise keinen merklichen differenzierenden Einfluß auf die Form des Fruchtkörpers aus, sondern fördert nur die vertikale Bewegung (das Wachstum) der Hyphen. Die differenzierende Wirkung wird sich nur bei gehemmter Bewegung des Kreises äußern, besonders vom Moment des vollständigen Aufhörens der Bewegungen an. Solange der Kreis über dem Fruchtkörper liegt und sein Durchmesser dabei denjenigen des Fruchtkörpers übertrifft, werden sich die Hyphen natürlicherweise nach außen und oben (1. Typus) strecken, indem sie das charakteristische Bild ergeben, das wir oben beschrieben haben. Das bezieht sich auf die peripheren Hyphen, da die zentralen eine Anziehung von seiten aller Radien des Kreises erfahren (die sich gegenseitig vernichtet) und nur die Komponente bewahren, die nach oben gerichtet ist, d. h. sie werden ihr Wachstum in vertikaler Richtung fortsetzen. Das Bild wird sich in dem Moment ändern, wenn die Hyphen das Niveau des Kreises übersteigen. In diesem Fall erhalten die Enden aller Hyphen eine Komponente, die nach unten gerichtet ist. Einzelne Hyphen aber werden die gleiche Größe dieser Komponente auf verschiedenem Niveau erreichen, die peripheren bei einer kleineren Entfernung von der Kreisfläche als die zentralen. Es ist natürlich, daß die Zwischenhyphen in dieser Beziehung eine entsprechende Zwischenlage einnehmen werden. In dem Falle, wenn die Größe unserer Komponente der Wirkungskraft des negativen Geotropismus gleich wird, die die Hyphen zu einem vertikalen

Wachstum nach oben veranlassen, kommt das Wachstum zum Stillstand. Die Oberfläche, die den geometrischen Ort der Punkte darstellt, welche durch derartige extreme Maße der lotrecht nach unten gerichteten Komponente gekennzeichnet sind, dient als Schranke, über welche hinaus ein weiteres Wachstum unmöglich ist. Auf Grund des genannten Charakters der Anordnung unserer Komponente muß diese Fläche eine Form haben, deren Wölbung nach oben gerichtet ist, und deren maximale Krümmung im Schnittpunkt mit der Achse des Fruchtkörpers liegt. In der Richtung zur Peripherie muß die Krümmung sich immer mehr vermindern. Kurz gesagt, entspricht die Grenzfläche gerade der definitiven Form der Hutoberfläche. Mit anderen Worten erschöpfen die gemachten Annahmen (nach GURWITSCHS Ansicht) die Erklärung der Morphogenese des Pilzes. Das Spezifische des angiokarpen Entwicklungstypus wird sich wiederum in einem anderen Charakter der Einwirkung des virtuellen Kreises, der hier, wie schon hingewiesen wurde, innerhalb des Fruchtkörpers gelegen ist, offenbaren. Das Endergebnis — die endgültige Form des Hutes — wird bei beiden Typen der Pilze gleichartig sein.

Auch in diesem Beispiel betont GURWITSCH den dualistischen Charakter der Morphogenese. Die Hyphen sind ihren Eigenschaften nach im allgemeinen äquipotentiell. Die virtuelle Kontur aber ruft ein Feld hervor, das den Elementen des Pilzes einen neuen Parameter mitteilt, dessen Größe durch die Lage des Elements in diesem Felde bestimmt wird, d. h. durch seine Koordinaten. Folglich stellt das Verhalten des Elements eine Resultante beider Faktoren dar. Es sei bemerkt, daß die Wirkung des Feldes keinen determinierenden, sondern normierenden Charakter hat. Das bedeutet, daß die Elemente ihre Selbständigkeit in gewissen Grenzen bewahren. Die Wirkung des Feldes äußert sich vollkommen klar nur bei der statistischen Wertbestimmung des Verhaltens der Elemente, einzelne derselben können dabei mehr oder weniger bedeutende Abweichungen von der allgemeinen Regel aufweisen. Auf diesen Umstand wiesen wir hin, als wir die allmähliche Ausgleichung der Kontur des Pilzhutes besprachen.

Beide angeführten Beispiele zeigen genügend klar, worin das Wesentliche der Theorie des embryonalen Feldes besteht. Sie ist bestrebt, eine nach Möglichkeit einfache geometrische (strenger gesagt — kinematische) Darlegung der Morphogenese zu geben und gleichzeitig zu demonstrieren, auf welche Weise wenige einfache Annahmen die Bildung komplizierter Formen aus chaotischen Anhäufungen (Zellen) erklären können. Dabei fußt sie auf Voraussetzungen, die die Grenzen der materialistischen Darstellung der Erscheinungen weit überschreiten. Das Feld besitzt nämlich eine bestimmte Lokalisation, ist aber trotzdem, nach der Meinung von GURWITSCH, mit keinem materiellen Teile des Keimes verbunden: es existiert neben dem Keim, ohne ein Derivat desselben zu sein. Offen

bleibt auch die Frage nach der Ursache, die das Feld erzeugt. Zweitens läßt GURWITSCH die Anisotropie des Feldes zu, und das soll bedeuten, daß die Eigenschaften des Feldes nach verschiedenen Richtungen verschieden sind, wobei dieser Umstand in keinerlei Zusammenhang mit Unterschieden im materiellen Substrat steht.

Trotz alledem wird das Feld als real angesehen. Die Realität wird von GURWITSCH in dem Sinne verstanden, daß das Feld während der ganzen Morphogenese aktiv wirkend ist und durchaus nicht eine bloße Fiktion ist, die zur Bequemlichkeit der Beschreibung dient („als ob“).

VII.

Bevor wir eine kritische Beurteilung der Theorie von GURWITSCH unternehmen, wollen wir versuchen, sie zur Auslegung unseres Beispiels, der Morphogenese von *T. majus*, anzuwenden.

Wir wollen hauptsächlich die ontogenetische Formänderung der Kontur des Blattes der Kontrollserie im Auge behalten und der Einfachheit halber nur den I. Sektor des Blattes beachten. Demgemäß besteht unsere Aufgabe im Auffinden einer derartigen virtuellen Kontur, bei deren Annahme die Evolution der Blattform unmittelbar als Ergebnis der Einwirkung des Feldes hervorgehe. Da als Basis der ganzen Konzeption und gleichzeitig als ihre Rechtfertigung Einfachheit der Voraussetzungen erscheint, muß die gesuchte Kontur eine geometrisch regelmäßige Form haben, z. B. die eines Kreises, wie es GURWITSCH zur Interpretation der Morphogenese der Pilze angenommen hatte. Es ist am natürlichsten, den Pol des Blattes als Zentrum dieses Kreises anzusehen. Nehmen wir an, der Kreis liege außerhalb der Grenzen des jungen Blattes. Nun müssen wir erklären, auf welche Weise die Ausgleichung der Peripherie des Sektors beim Übergang des Blattes aus einem jungen Stadium (Abb. 1) in ein ihm unmittelbar folgendes vor sich geht. Zur Erläuterung des Weiteren verwenden wir die Abb. 26. Unseren virtuellen Kreis wollen wir als ein tropisches, anziehendes Zentrum und das Feld als isotrop betrachten (d. h. gleichartig in allen Richtungen wirkend); dabei lassen wir noch zu, daß die Intensität der Einwirkung des Kreises auf die Zellen des Blattes sich in einem reziproken Verhältnis zu ihrem Abstände vom Kreise befindet. In diesem Falle müßten der I. Gipfel und das anliegende Gebiet der stärksten Wirkung unterliegen. Der andere Gipfel liegt dem Kreise auch verhältnismäßig nahe. Es müssen also eben diese beiden Gipfel mit der größten Intensität wachsen. Die Einkerbung des Sektors muß dagegen wegen ihres größeren Abstandes vom tropischen Zentrum am langsamsten wachsen. Wir sahen jedoch vorher, daß dieses der Wirklichkeit nicht entspricht.

Machen wir eine andere Annahme, und sehen wir unseren virtuellen Kreis nicht als anziehendes, sondern abstoßendes Zentrum, als eine Art

Barriere an. Wir müssen erklären, auf welche Weise die gleichartig gebaute zirkumpolare Wachstumszone eine plötzliche Änderung ihrer Struktur an der Peripherie des Blattes zeigt. Da die Gipfelbezirke des Sektors der Barriere näher sind, ist es leicht, die hier vor sich gehende Hemmung des Wachstums zu verstehen. Ebenso verständlich ist der Umstand, daß im Gebiete der Einkerbung, die vom virtuellen Kreis am meisten entfernt ist, sich das Wachstumstempo im Vergleich zu der zirkumpolaren Zone nicht ändert; bei einer solchen Entfernung ist die Wirkung der Barriere gleich Null. Unverständlich aber bleibt ein anderer Umstand: da der 2. Gipfel weiter von der Barriere entfernt ist als der 1., haben wir das Recht zu erwarten, daß hier auch die Wachstumsgeschwindigkeit größer sein werde. In der Tat aber wird hier ein entgegengesetztes Verhältnis beobachtet (siehe Abb. 26). Wie könnte man diese Schwierig-

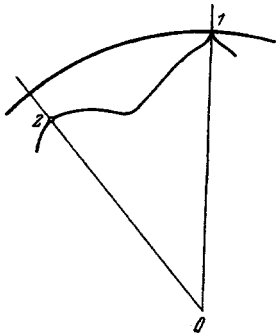


Abb. 26. Der 1. Sektor des jungen Blattes der Kontrollreihe. Der Kreisbogen ist die virtuelle Kontur.

keit beseitigen? Offenbar müssen wir die Lage der Barriere auf eine solche Art ändern, daß sie dem 2. Gipfel näher stehe als dem 1. Daraus können wir ersehen, daß zum Zwecke einer strengen Interpretation die virtuelle Kontur der tatsächlichen Form des Blattumrisses des nächsten Altersstadiums angepaßt werden muß: dieser Umriss entspricht allen erforderlichen Bedingungen am besten. Dasselbe müssen wir beim Blatt der Versuchsreihe annehmen. Hier wächst der 2. Gipfel schneller als der 1., die virtuelle Kontur muß derart gezogen werden, daß sie vom Gipfel weiter absteht.

Es ist hier noch eins zu beachten: die virtuelle Kontur soll sich mit dem Wachstum des Blattes zentrifugal bewegen und dabei ihren Radius vergrößern. Wäre nämlich die Lage der Kontur stationär geblieben und der Radius kleiner als beim ausgewachsenen Blatt, so läge die virtuelle Kontur von einer gewissen Größe des Blattes an schon innerhalb der Grenzen der Blattspreite, und die tatsächliche Kontur des Sektors außerhalb der virtuellen. Die Einkerbung des Sektors läge dann der virtuellen Kontur am nächsten und müßte hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit am meisten gehemmt werden. Dieses widerspricht aber der tatsächlichen Sachlage.

Im Fall einer anderen Alternative müßte der Radius unseres Kreises den des ausgewachsenen Blattes an Länge übersteigen. Dabei stößt man aber wiederum auf Schwierigkeiten. Wir sahen, daß das Wachstumstempo des mittleren (axialen) Teils des Sektors die ganze Zeit eine einheitliche Struktur beibehält. Folglich unterliegt sogar der periphere Teil dieses Bezirks, der der stationären Barriere am nächsten liegt, keiner Einwir-

kung von Seiten der letzteren. Das bedeutet aber, daß eine derartige Distanz jeden Einfluß der Barriere ausschließt. Die Gipfelgebiete jedoch empfinden ihn dabei sehr bedeutend. Folglich übt schon ein so verhältnismäßig kleiner Unterschied in der Entfernung eine ausschlaggebende Wirkung aus. In diesem Fall aber wird es unverständlich, warum die Peripherie des axialen Teils des Sektors die einheitliche Feldkonstruktion im Laufe der ganzen Morphogenese beibehält; mit dem Wachstum nähert sie sich der virtuellen Barriere sehr bedeutend. Jedenfalls wird sie von ihr weniger weit entfernt sein als die Gipfelbezirke am Anfang der Morphogenese. Trotzdem übt die Barriere hier keinen Einfluß aus, was offenbar den Grundannahmen widerspricht. Der einzige Ausweg aus dieser Lage besteht darin, daß man annimmt, daß die Barriere sich mit dem Wachstum des Blattes und dabei seinem Wachstumstempo entsprechend bewegt.

Es ist noch eine andere Interpretation im Sinne von GURWITSCH möglich. Bisher hielten wir das Feld, das durch die virtuelle Kontur erzeugt wird, für isotrop. Lassen wir nun die Möglichkeit zu, daß es anisotrop ist. Das muß so verstanden werden, daß seine Wirkung nach verschiedenen (radialen) Richtungen verschiedenartig ist. In diesem Falle könnten wir die Kontur auch in Form eines Kreisbogens annehmen (die Rede ist hier wiederum nur vom I. Sektor). Indem wir die Einwirkungskraft des Kreises der Konfiguration des nächsten Wachstumsstadiums entsprechend variieren, können wir das nötige Ergebnis erzielen. Die Annahme einer Anisotropie des Feldes, die seine Struktur kompliziert, gestattet die Benutzung eines einfacheren tropischen Zentrums.

Betonen wir nun die Hauptschwierigkeit, die durch keine der vorgeschlagenen Arten der Interpretation im Sinne von GURWITSCH beseitigt werden kann. Am anderen Ort wiesen wir schon darauf hin, daß das ganze junge, noch in der Knospe eingeschlossene Blatt sich darin in zusammengelegtem Zustande befindet: die hervorstehenden Lappen sind stark eingebogen. Und trotzdem gehen die charakteristischen Veränderungen der Konfiguration des Blattes auch während der Knospenstadien vor sich.

Wie können sie als Ergebnis der Einwirkung der virtuellen Barriere verstanden werden? Man müßte zulassen, daß die Barriere dem jungen Blatte entsprechend auch geknüllt sei. Diese Annahme entspricht jedoch dem Geiste der ganzen Konzeption von GURWITSCH nicht, da ihre Hauptaufgabe ist, von den allereinfachsten Voraussetzungen ausgehend, die komplizierte Morphogenese in einer übersichtlichen Form darzustellen. Falls wir aber alle aufgezählten Bedingungen annehmen, so wird die Evolution der virtuellen Kontur an Kompliziertheit den Konfigurationsänderungen des Blattes nicht nachstehen.

Versuchen wir nun die ganze Konstruktion auf anderer Basis aufzubauen, wobei wir aber das Grundprinzip von GURWITSCH im Auge be-

halten. Wir verlegen nämlich die Feldquelle in den Pol des Blattes, indem wir sie als punktförmig ansehen, und lassen zu, daß ihre Wirkung sich nach allen Seiten radial ausbreitet, wobei sie nur für die Kontur des Blattes wirksam ist und das Wachstum nur ihrer Zellen fördert. Ferner nehmen wir an, daß die Intensität der Wirkung auf die Blattkontur in einem reziproken Verhältnis zum Abstände ihrer Punkte von der Feldquelle steht (ohne dieses Verhältnis näher zu bestimmen). Schließlich erwähnen wir noch die letzte Annahme — die Isotropie des Feldes, wenigstens in den Grenzen des I. Sektors.

Eine solche Konzeption wäre imstande, das langsame, dem Abstand vom Pol nicht entsprechende Wachstum der Gipfel verständlich zu machen. Gleichzeitig aber müßte man ein intensiveres Wachstum des axialen Teiles an seiner Peripherie im Verhältnis zur polaren Zone erwarten, was sich jedoch nicht beobachten läßt (wenigstens in der Kontrollserie): wie schon mehrfach betont wurde, bleibt das Wachstumstempo in der axialen Zone des Sektors in ihrer ganzen Ausdehnung konstant. Außerdem müßte die relative Wachstumsgeschwindigkeit der verschiedenen Bezirke der Peripherie des Sektors überhaupt mit dem Alter eine starke Änderung erleiden, was den Tatsachen nicht entspricht.

Einen noch geringeren Effekt könnte die Annahme ergeben, daß die Wirkung des Feldes sich nicht auf die Peripherie des Blattes beschränkt, sondern sich auf seine ganze Fläche erstreckt: unverständlich blieben die Hauptzüge des von uns konstruierten Systems der Isolinien, speziell der einheitliche Bau der zirkumpolaren Zone. Die ergänzende Annahme einer Erweiterung der Feldquelle würde uns zu einem der von uns schon erforschten Fälle führen. — Es bliebe noch die Annahme der Anisotropie des Feldes. Das würde aber einfach eine Wiederbeschreibung der tatsächlichen Morphogenese des Blattes in einer anderen Sprache bedeuten, mit anderen Worten, einen Verzicht auf die Grundvoraussetzungen von GURWITSCH: geometrische Einfachheit der Interpretation.

Es ist selbstverständlich, daß wir hier nicht imstande sind, alle möglichen Interpretationen der Morphogenese im Sinne von GURWITSCH zu erschöpfen. Es erscheint uns aber unmöglich, auf diesem Wege irgend ein günstigeres Ergebnis zu erzielen.

Indem wir die Theorie des embryonalen (oder morphogenen) Feldes kritisch analysieren, wollen wir uns nicht auf unser eigenes Beispiel beschränken, sondern wenigstens die beiden hier angeführten Fälle von GURWITSCH besprechen. Es scheint uns, daß alle drei Beispiele der Interpretation einen charakteristischen Zug aufweisen: überall ist das Element der Tautologie in einem gewissen Maße anwesend. Die dynamisch präformierte Morphe entspricht nach ihrer Konfiguration einer der nachfolgenden oder dem definitiven Stadium der Gehirnblase. Demgemäß werden die früheren Stadien mit Hilfe der späteren gedeutet. In der

Morphogenese der Pilze wird der virtuelle Kreis als ein der endgültigen Konfiguration des Hutes entsprechender aufgefaßt. Falls der Hut asymmetrisch wäre, müßte man eine analoge Asymmetrie auch für die virtuelle Kontur zulassen. Auf diese Weise setzt man anstatt der gewöhnlichen *causa efficiens*, die der Erscheinung vorausgeht, eine ihr folgende *causa finalis*. Es ist klar, daß beim Vorhandensein eines runden Pilzhutes die Hyphen sich in ihrem Verhalten auf irgendeine Weise orientieren müssen; im entgegengesetzten Fall würde eine abweichende endgültige Form des Pilzes entstehen.

Die Angaben von SPORN besprechend, der die Konchoide zur Interpretation der Morphogenese der Molluskenschalen angewandt hatte, bemerkt GURWITSCH, daß sich in diesem Fall der Gedanke an die Anwendung eines Feldes mit einer zentralen punktförmigen Quelle aufdrängt. Trotzdem verwirft er diesen Gedanken und meint, daß das eigenartige Verhalten der Zellen während der Morphogenese eine andere Konstruktion des Feldes erfordere. Was aber die Interpretation einer Reihe Alterskonturen vom Standpunkte einer Kurvenschar anbetrifft, die einen gemeinsamen Gleichungstypus besitzt, so findet GURWITSCH ihre Anwendung in einer anderen Beziehung für notwendig: diese Schar soll eine Vorstellung vom Evolutionsgange des Feldes selbst geben. Auf diese Weise müssen die einzelnen Komponenten der Kurvenschar einzelnen Etappen der Veränderung des Feldes entsprechen. Gleichzeitig erfahren die Zellen auch mannigfaltige Änderungen, diese geschehen aber im Vergleich zur Evolution der Kontur auf einem anderen Niveau. Die Frage nach den Evolutionsfaktoren des Feldes läßt GURWITSCH offen.

Wenn wir die analoge Vorstellung auf unser Beispiel, *T. majus*, anwenden, so erhalten wir folgendes Bild: Einzelne Stadien im Vorgang der Konturveränderung des Blattes entsprechen den aufeinanderfolgenden Momenten der Konfigurationsänderungen der Feldquelle. Die aktive Wirkung des Feldes muß sich im Verhalten der Zellen widerspiegeln, und zwar nach der Art einer Normierung. Bei unseren Studien haben wir die histologische Seite¹ nicht speziell analysiert, und doch gibt das von uns gefundene System der Isolinien eine erschöpfende Vorstellung von dem Wachstumstempo der verschiedenen Teile der Blattspreite. Wenn wir die Einwirkung des Feldes (im Sinne von GURWITSCH) gerade auf diese Seite des Verhaltens der Zellen im Auge behielten, so könnten wir sagen, daß in jedem gegebenen Moment der Morphogenese die „dynamisch präformierte“ Kontur des nachfolgenden (noch nicht verwirklichten) Stadiums stimulierend auf das Wachstum der peripheren Zellen einwirkt, und zwar innerhalb der Grenzen des Sektors in gleichem Sinne, insofern,

¹ Eine Durchsicht der uns zur Verfügung stehenden Präparate der oberen Epidermis der Blätter hat bis jetzt keine in dieser Hinsicht bemerkenswerten Daten ergeben.

als er im Verhältnis zu dem im gegebenen Augenblick verwirklichten Umriss äquidistant ist. Das Element der Tautologie ist jedoch bei solcher Behandlung der Sachlage augenscheinlich, da sie das Gesetz des Wachstums der Kontur, das für die ganze Morphogenese determiniert ist, einfach konstatiert und dabei nichts Neues bietet. Gleichzeitig tritt auch ein direkter Widerspruch mit den Tatsachen auf: Ein ziemlich breiter Streifen der Peripherie des Blattes bietet ein eigenartiges Bild der Wachstumsgeschwindigkeit (im Vergleich mit der homogenen Zirkumpolarzone). Die Wirkung der zukünftigen Kontur muß sich folglich auch auf dieses ganze Gebiet erstrecken. Aber in diesem Fall kann sie nicht die Tatsache erklären, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der Gipfel im Vergleich zum mittleren Teile des Sektors gehemmt wird, und zwar auf einer bedeutenden Strecke zentralwärts, in das Blatt hinein. Analoge Schwierigkeiten entstehen auch dann, wenn wir eine abstoßende Wirkung des zukünftigen Umrisses annehmen.

Im Zusammenhang mit dem Gesagten entsteht natürlicherweise die Frage nach den Wechselbeziehungen des Ganzen und seiner Komponenten. Worin äußert sich diese Wechselbeziehung? Die dualistische Konzeption von GURWITSCH gibt eine klare Antwort auf diese Frage, wir können uns jedoch nicht mit seiner Lösung des Problems einverstanden erklären. Der Gedankengang von GURWITSCH ist nämlich folgender: anfangs zerlegen wir den Organismus in seine Elemente oder Bestandteile höherer Ordnung — Zellen, ihre Komplexe und dergleichen. Ferner werden wir durch gewisse Eigentümlichkeiten des Verhaltens der Komponenten darüber belehrt, welche äußere Einwirkungen wir annehmen müssen, um das verschiedene Schicksal dieser Elemente, die an und für sich äquipotentiell sind, zu erklären. Zuletzt erweist sich der Organismus als künstlich in zwei Teile zerlegt: er „besteht“ aus der materiellen Grundlage und dem von außen auf sie einwirkenden Feld. Es ist charakteristisch, daß das Feld und demgemäß auch die das Feld erzeugende Quelle (die nicht mit dem materiellen Teil des Keimes verknüpft ist) für GURWITSCH keine Fiktion („als ob“) ist. Im Gegenteil, das Feld ist real. Auf diese Weise ist die im wesentlichen rein geometrische Konzeption auf Voraussetzungen begründet, die schwerwiegende und ernste Folgen für die Biologie haben müssen.

Wir müssen uns mit dem Satz einverstanden erklären, daß die Eigenschaften des Organismus, als eines einheitlichen Systems, nicht durch die Summe der Eigenschaften seiner Elemente erschöpft sind: das scheint fest zu stehen. Daraus folgt aber durchaus nicht die dualistische Konzeption von GURWITSCH. Die alte Vorstellung vom Organismus als einem Zellenstaat verliert immer mehr und mehr ihre Bedeutung (siehe z. B. DÜRKEN¹).

¹ DÜRKEN, B.: Verhältnis von Zelle und Organismus vom entwicklungsmechanischen Standpunkte. Jber. schles. Ges. vaterl. Kultur 102 (1929).

Der entgegengesetzte Standpunkt erkennt das Primat der Einheit des Organismus an. Und in diesem Falle sind die einzelnen Zellen und ihre Eigenschaften nur eine sekundäre Offenbarung, Äußerung der Eigenschaften des Ganzen. Deshalb ist die Lostrennung der Zelleigenschaften von den Eigenschaften des Organismus als Ganzes methodologisch falsch. Die Basis der Konzeption von GURWITSCH besteht aber gerade darin, die Zellen dem Ganzen gegenüberzustellen, da von seinem Standpunkt aus das Feld das Verhalten der Elemente leitet.

Einen Versuch der theoretischen Begründung des Feldbegriffes finden wir auch bei WEISS¹. Im Gegensatz zu GURWITSCH aber führt dieser Verfasser keine immateriellen Faktoren in seine Auslegung der Morphogenese ein. Doch ist auch sein Standpunkt entschieden dualistisch. Den Organismus als Ganzes seinen Elementen gegenüberstellend, ist WEISS der Ansicht, daß dieses Ganze die Zellen regiert, indem es auf sie eine „organisierende Wirkung“ ausübt.

Unsere Erwiderung ist vor allem gegen den Dualismus der Theorie von GURWITSCH gerichtet. Sie soll keineswegs die Tragweite des Feldprinzips als solches leugnen, sondern wir sehen die Einführung dieses Begriffes in die Biologie als ein außerordentlich großes Verdienst von GURWITSCH an. Wir wollen nunmehr analysieren, wie die Konzeption des Feldes auf einer monistischen und zugleich materialistischen Basis stehen muß. Die Vorstellung von virtuellen Konturen, die mit dem materiellen Keime nicht verknüpft sind, aber trotzdem neben ihm existieren, muß fallen. Alle Eigenschaften des sich entwickelnden Keimes sind direkte Folgen der Eigenschaften des Organismus als eines einheitlichen Systems. Das morphogene Feld drückt dabei in streng mathematischer Form die Gesetzmäßigkeit des Ganzen aus. In diesem Zusammenhang bietet die Erscheinung der Normierung ein besonderes Interesse. Die Angaben von GURWITSCH zeigen zur Genüge, daß, falls wir das Schicksal eines Elements nach dem andern verfolgen und uns damit begnügen, die allgemeine Gesetzmäßigkeit außer acht gelassen wird. Indem wir die einzelnen Hyphen, die den Hut des wachsenden Pilzes bilden, untersuchen, können wir nur ein sehr verwirrtes Bild wahrnehmen: auf einzelnen kleinen Bezirken der Kontur des Hutes ergeben die Hyphenenden eine äußerst unregelmäßige Oberfläche. Und trotzdem ist diese als Ganzes genommen geometrisch regelmäßig. Das beweist eben, daß die Eigenschaften des Ganzen sich nicht in die der Elemente auflösen. Natürlich sind wir imstande, die einzelnen Hyphen als solche zu erforschen, dabei gehen jedoch die Eigenschaften des Ganzen verloren, da nicht die Summe der

¹ WEISS, P.: Morphodynamik. SCHAXELS Abh. theoret. Biol. 1926, H. 23. — Merkwürdigerweise berücksichtigt der Verfasser in seinen Konstruktionen das von GURWITSCH auf diesem Gebiete Geschaffene gar nicht, indem er seinen Namen nur beiläufig erwähnt!

Hyphen den Organismus bildet, sondern im Gegenteil das Ganze die Eigentümlichkeiten der Teile bestimmt (aber nicht im Sinne einer „Leitung“).

Die grundsätzliche Bedeutung des Feldprinzips besteht darin, daß wir mit seiner Hilfe die Möglichkeit erhalten, die Eigenschaften des Ganzen unmittelbar zu erkennen, ohne es in Elemente zu zerlegen. Wie wir am Beispiel von *T. majus* gezeigt haben, hindert uns das Fehlen von Angaben über das Verhalten einzelner Zellen in keiner Weise an der Feststellung der Gesetzmäßigkeit des Wachstums des Blattes, als Ganzes genommen. Wollten wir das Gesetz der Blattfolge dieser Pflanze erforschen, so würde uns die individuelle Beschaffenheit der Blätter ebenfalls gar nicht interessieren.

In noch höherem Grade als GURWITSCH betrachten wir das Feld als eine rein geometrische Konstruktion. Soweit wir die Gesetzmäßigkeiten der Form analysieren, müssen wir sie geometrisch ausdrücken. Das bezieht sich auf morphogene Felder und braucht sich nicht unbedingt auf andere Felder zu erstrecken, in denen die Verhältnisse auch anders ausfallen können.

Wir sprechen folgenden Kollegen für ihre wertvolle Hilfe bei der Ausführung unserer Arbeit unseren wärmsten Dank aus: Frl. T. DEMENTIEWA, G. GAUSE, Prof. Dr. A. GURWITSCH, N. KRENKE, N. LEONOV, Dr. M. NAVASHIN, N. TSCHETWERUCHIN und J. WERMEL.
