

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 56 (1946)

Artikel: Geometrische Betrachtungen über Wachstum und Formwechsel

Autor: Schüpp, Otto

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-39771>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 17.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

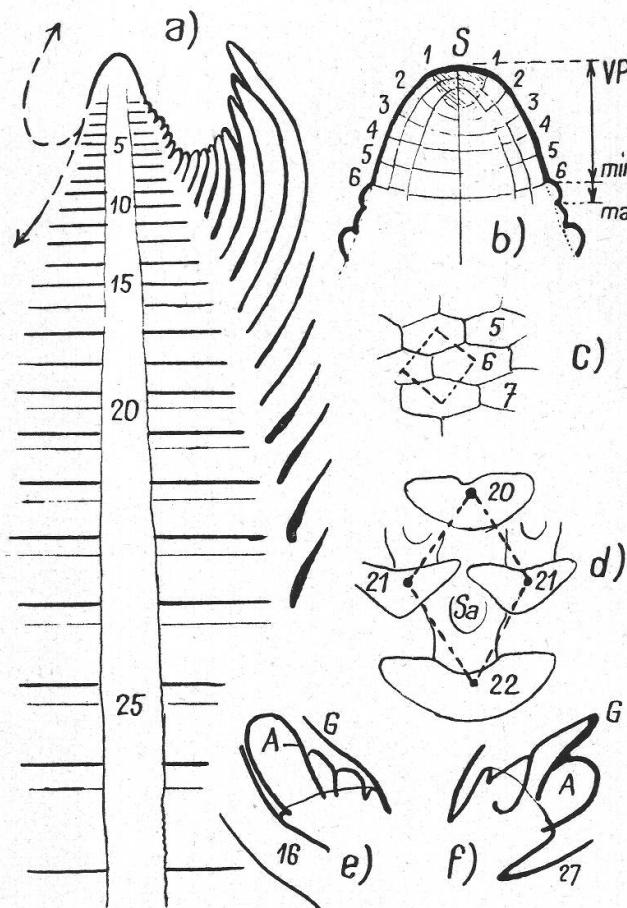
Geometrische Betrachtungen über Wachstum und Formwechsel

Von Otto Schüepp, Basel.

Eingegangen am 8. Oktober 1946.

1. Das Wachstumsbild der Knospe von Hippuris.

Durch Fixieren und Schneiden, Färben oder Aufhellen gewinnen wir aus einer lebenden Knospe ein totes, erstarrtes Bild. Askenasy hat 1880 gezeigt, wie aus dem ruhenden Bild die Verteilung der Wachs-

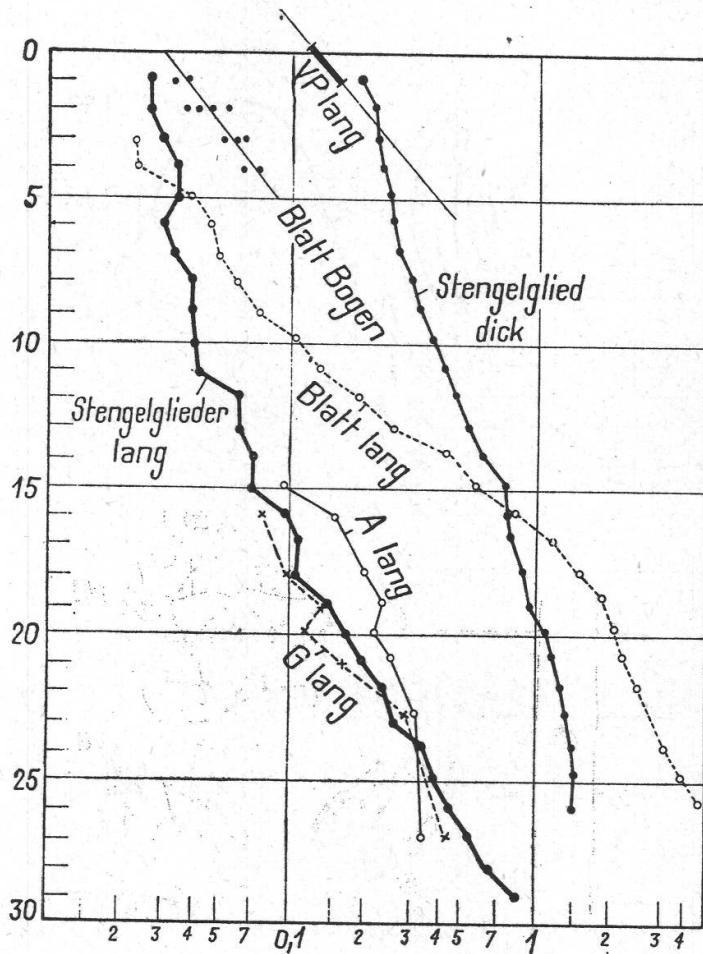


Figur 1.

tumsintensität erschlossen werden kann, ausgehend von der Tatsache, daß der Vegetationspunkt periodisch in Zeitabständen eines Plastochrons neue Stengelteile und Blätter abgliedert und sich zugleich selber regeneriert. So quellen immer neue Teile aus dem Scheitel S (Figur 1 a)

hervor. Blattspitzen und Blattachseln wandern auf divergierenden Verschiebungskurven vom Scheitel hinweg (Schüep 1926, S. 22). Aus ihrer zunehmenden Größe erschließen wir das Wachstum; umgekehrt sollen wir imstande sein, rückwärts aus der Wachstumsverteilung den Formwechsel herzuleiten.

Längs der Axe folgen sich Stengelglieder in großer Zahl mit allmählichem Übergang von einer flachen Scheibe zu einem gestreckten Zylinder. Die parabolische Scheitelwölbung setzt sich fort in die zunächst konkave, von Glied 12 an wiederum konvexe Verschiebungskurve der Blattachseln. Innerhalb des Scheitelkegels sind die Zellwände geordnet nach durchlaufenden Periklinen parallel zur Oberfläche und nach in den verschiedenen Schichten gegeneinander versetzten Antiklinen senkrecht zur Oberfläche (Figur 1 b). Im Tangentialschnitt (1 c) schließen junge Blätter lückenlos zusammen; zwischen ältere (1 d) sind



Figur 2.

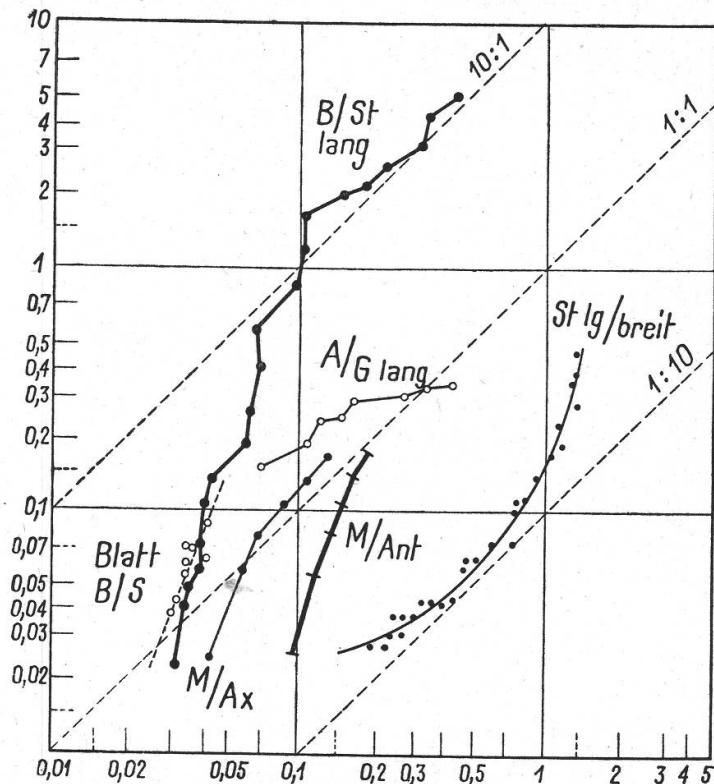
Blüten eingeschaltet, in denen die Samenanlagen sichtbar sind. In einer Blüte 16 (Figur 1 e) überragt das Staubgefäß den Griffel; in einer älteren Blüte 27 (Figur 1 f, schwächer vergrößert) überragt die Griffelspitze das Staubgefäß.

Figur 2 faßt die Resultate der Ausmessung einer solchen Knospe zusammen. Gemessen wurde auf Zeichnungen nach aufgehellten Präparaten in 25-, 50-, 100-, 200- und 400facher Vergrößerung. Auf der Ordinate folgen sich die Glieder 1—30 von oben nach unten in ihrer Stellung im Raum und damit auch in ihren gleichen Altersabständen. Auf der Abszisse folgen sich im logarithmischen Maßstab (Schüepp 1923) die gemessenen Längen. Die Meßpunkte ordnen sich in Zacklinien; wir führen dies zurück auf Variabilität in der Dauer des Plastochrons, in der Anlagegröße der Teile bei ihrer Abgliederung aus der Basis des Vegetationspunktes, auf Unterschiede im Wachstumsverlauf der aufeinanderfolgenden gleichnamigen Organe und auf die Messungsfehler. Trotz dieser Störungen können wir wohl aus den Messungen an einer Knospe auf die ideale Größenkurve und Wachstumskurve der Organe schließen.

Innerhalb eines Plastochrons vergrößert sich Organ n zu Organ (n + 1); in derselben Zeit wächst der anlagenfreie Vegetationspunkt in Minimalgröße zum Vegetationspunkt in Maximalgröße, mit Einschluß des jüngsten Sproßgliedes (Figur 1 b). Die Verlängerung des Vegetationskegels (VP lang in Figur 2) erfolgt bedeutend rascher als die Verlängerung der jüngsten Stengelglieder 1 bis 11. Ähnlich rasch wie der Scheitelkegel wachsen die jüngsten Blätter; unter « Blatt-Bogen » sind die Profillinien je einiger Blätter der Blattquirle 1 bis 4 zusammengefaßt; für die Blätter 3 bis 26 ist die Mittellinie gemessen. Die Blätter wachsen rascher in die Länge als die zugehörigen Stengelglieder. A lang und G lang mißt die Gesamtlänge junger Blüten von der Basis bis zum Scheitel des Andröceums A oder des Gynöceums G; bei Blüte 23 übergipfelt der Griffel das Staubgefäß. Am langsamsten und recht gleichmäßig nimmt die Stengeldicke zu.

Unterschiede im Wachstum, von denen Figur 2 einige Beispiele gibt, bewirken den Formwechsel der Teile. Es verändern sich die Winkel. Aus der quadratischen Anordnung der jungen Blätter 5, 6, 6, 7 in Figur 1 c wird die rhombische Anordnung der älteren Blätter 20, 21, 21, 22 in Figur 1 d. Es verändern sich zugleich die Größenverhältnisse. Es verändert sich das Größenverhältnis zweier nebeneinanderliegender Teile wie Andröceum und Gynöceum der Blüten 16 und 27 in Figur 1 ef. Oder es verändert sich das Größenverhältnis zweier Dimensionen eines und desselben Gliedes, wie Länge und Breite eines Blattes. Ein bestimmtes Größenverhältnis wird im logarithmischen Maßstab durch eine bestimmte Länge wiedergegeben; die Veränderung der Verhältnisse läßt sich daher wohl aus Figur 2 ablesen. Deutlicher kommen sie zum Ausdruck im Schema Figur 3, wo zwei zu vergleichende wachsende Größen, beide im logarithmischen Maßstab, als Abszisse und Ordinate abgetragen werden.

Zwischen zwei wachsenden Größen x und y , die beide in geometrischer Progression, mit konstanter relativer Geschwindigkeit, wachsen,



Figur 3.

besteht die Beziehung (Huxley und Teissier 1936, Schüepp 1945)

$$y = b \cdot x^\alpha$$

b ist eine Konstante, welche von den Anfangsgrößen abhängt; α ist das Verhältnis der beiden Wachstumsgeschwindigkeiten. Im Spezialfalle der *Isometrie* des Wachstums wird $\alpha = 1$; das Größenverhältnis $y : x$ bleibt unverändert; es findet kein Formwechsel statt. Alle Punkte für das Paar wachsender Größen x und y liegen auf einer Isometriegeraden im Winkel 45° zu den Axen des Koordinatensystems. In Figur 3 sind zu Vergleichszwecken die drei Isometriegeraden $10 : 1$, $1 : 1$ und $1 : 10$ eingetragen. Im allgemeinen wird α von 1 abweichen; es herrscht *Allometrie*. Bei einfacher, «geradliniger» Allometrie liegen die Punkte xy unserer Darstellung mit logarithmischem Maßstab auf einer flacheren oder steileren Geraden.

Wir finden für das Verhältnis B/St , Blattlänge : Stengelgliedlänge eine gebrochene gerade Linie. Durch rascheres Wachstum der Blattlänge verschiebt sich das Verhältnis B/St von $1 : 1$ auf $10 : 1$; letzteres bleibt im weiteren Wachstumsverlauf erhalten. Wir finden im Schema eine «*Verschiebung*» des Größenverhältnisses von einer Isometrielinie hin-

über auf eine andere. Dem entspricht eine tatsächliche gegenseitige *Verschiebung der Teile im Raum*. Die jungen Blätter liegen dicht aufeinander; sie sind durch eine hyponastische Krümmungstendenz gegeneinander und gegen den Stengel gepreßt (Schüepp 1917). Sie sind dadurch nicht am «gleitenden Wachstum» verhindert. Stufenweise schieben sich die äußeren Blätter über die inneren und über die Stengelspitze nach oben vor. Auch die Allometrie im Wachstum von Staubgefäß und Stempel bewirkt eine Verschiebung; das Verhältnis A/G lang verschiebt sich zugunsten des Stempels. Die Kreuzung der Allometrielinie mit der Isometrielinie 1 : 1 zeigt den Moment an, in welchem die Griffelspitze den Scheitel des Staubbeutels überholt.

Vom Studium nebeneinanderliegender Teile gehen wir über zum Studium verschiedener Dimensionen eines und desselben Organs. St lg/breit = Stengelglied Länge : Breite ist ein Beispiel für veränderliche Allometrie. Die Meßpunkte ordnen sich in eine Kurve, welche mit ihrer konvexen Krümmung die Isometriegerade 1 : 10 berührt. Auf ein Überwiegen des Breitenwachstums in den jüngsten Stengelgliedern 1 bis 11 folgt ein Überwiegen des Längenwachstums in den älteren Gliedern. Für die Form des einzelnen Stengelgliedes folgt daraus, daß die flache Scheibengestalt sich zunächst verschärft ausprägt, um dann allmählich in die gestreckte Stabform übergeführt zu werden. Für die Gesamtform des Stengels folgt daraus der doppelte Wechsel in der Krümmung der Stengeloberfläche, konvex-konkav-konvex, auf den wir in Figur 1 a aufmerksam wurden, und den wir in sehr vielen Knospenlängsschnitten antreffen. *Das Überwiegen des Längenwachstums über das Dickenwachstum ist der wesentliche Charakterzug der «Rippenmeristeme»* (Schüepp 1926, Seite 18); es erzeugt die Stabformen der Stengel und Blattrippen.

Die Darstellungsweise von Figur 3 erweist sich in den Fällen als besonders wertvoll, in welchen der Altersunterschied zweier Entwicklungsstadien unbekannt bleibt. So wissen wir zwar, daß im Plastochron der Vegetationskegel aus seiner Minimalgröße in die Maximalgröße, in welcher eine jüngste Anlage miteingeschlossen ist, übergeht. Aber wir wissen nicht, in welcher Zeit ein innerer Teil des Vegetationskegels, z. B. der in Figur 1 b schraffierte Teil, zum Ganzen heranwächst. Wir wissen nur, daß dabei nacheinander die Antiklinen 1 1, 2 2, 6 6 erreicht werden. Damit können wir doch einige interessante Wachstumsvergleiche durchführen. Wir betrachten das Verhältnis M/Ant., vergleichen also die Mantellinie vom Scheitelpunkt S bis zu einer Antikline mit der Länge dieser Antikline. Zuerst, beim schraffierten Initialteil, übertrifft die Breite längs der Antikline 1 1 gemessen weit die Länge der Mantellinie S 1; durch stärkeres Wachstum der Mantellinie wird zuletzt fast Gleichheit beider Abmessungen erreicht. Ebenso überwiegt

nach der Linie M/Ax. das Wachstum der Mantellinie von S an gegenüber dem Längenwachstum der Axe von S an.

Innerhalb des stationären Umrisses der Mantellinie findet ein starker Formwechsel statt. Im Initialteil innerhalb der Antikline 11 gehört zu einer flachen Scheitelwölbung ein tief ins Innere hineingreifender Komplex von Meristemzellen; daraus wird durch Ausdehnung bis zur Antikline 66 eine hochgewölbte Kuppel mit flacher Basis. Dieser Formwechsel findet statt im gemeinsamen «symplastischen» Wachstum der Tunikaschichten und des Korpus. Anzeichen eines Gleitens der Schichten aufeinander sind nicht vorhanden. Das Wachstum der Teile des Vegetationskegels und das Wachstum dieser Teile nach verschiedenen Richtungen ist so aneinander angepaßt, daß das Ganze harmonisch sich fortbildet und aus seinem Zentrum regeneriert. Welches sind die ursprünglichen Wachstumstendenzen, und wie wirken sie zusammen?

Ausgedehnte vergleichende, messende Untersuchungen an verschiedenen Typen von Vegetationspunkten sind erwünscht. Einige geometrische Beziehungen sollen im folgenden abgeklärt werden an Hand des Schemas konfokaler Parabeln, das J. Sachs 1878 auf den Vegetationspunkt der Angiospermen angewandt hat.

2. Wachstum innerhalb der Hülle eines Rotationssparaboloides.

Figur 4 besteht aus einer Anzahl von Parabeln mit gemeinsamer Axe und dem gemeinsamen Brennpunkt F. Wenn wir den Brennpunkt zum Nullpunkt des Koordinatensystems machen, gilt für alle Parabeln die Gleichung

$$y = \sqrt{2p \left(\frac{p}{2} \pm x \right)}$$

Die Halbparameter p sind gleich den Ordinaten über dem Brennpunkt. $p = 1$ und das positive Vorzeichen in der Klammer ergeben die umhüllende Parabel mit dem Scheitel links; Werte von $p = 0,25, 0,5, 1, 2, 4, 8, 16$ und negative Vorzeichen in der Klammer ergeben die Reihe der antiklinen Schnittparabeln mit dem Scheitel nach rechts.

Aus den Gleichungen der verschiedenen Parabeln bestimmen wir deren Scheitelpunkte sowie Abszissen und Ordinaten der Schnittpunkte (Tabelle I, Zeilen 1 bis 3).

Für die weiteren Berechnungen verlegen wir den Nullpunkt nach den einzelnen Scheitelpunkten, z. B. nach S in Figur 4 für die umhüllende Parabel. Die Gleichung der Parabel lautet dann einfacher

$$y = \sqrt{2px}$$

Der Parabelbogen vom Scheitelpunkt aus bis zu einem der Punkte A mit den Koordinaten xy hat die Länge

$$L = \frac{y}{2p} \sqrt{p^2 + y^2} + \frac{p}{2} \cdot l \left(\frac{y + \sqrt{p^2 + y^2}}{p} \right)$$

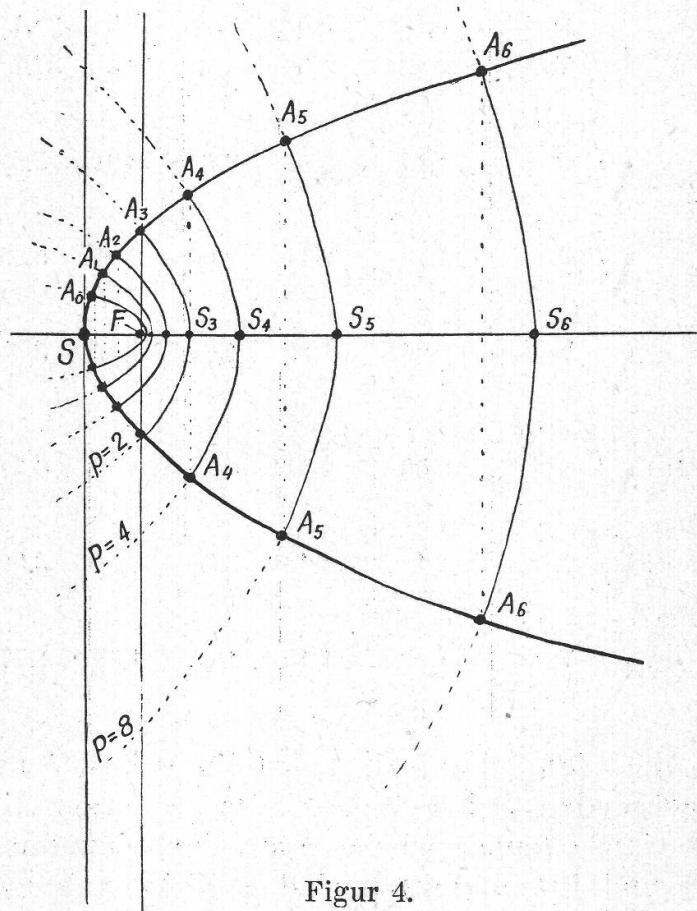
Durch Rotation eines solchen Bogenstückes um die Axe entsteht eine Fläche von der Größe

$$F = \frac{2\pi}{3} \cdot \sqrt{p} \cdot \left[(2x + p)^{\frac{3}{2}} - p^{\frac{3}{2}} \right]$$

Diese Fläche umschließt mit der Ebene ihres Grenzkreises ein Volumen

$$V = \frac{1}{2} \pi x y^2$$

Die Tabelle 1 enthält, auf Grund dieser Formeln berechnet, in Zeile 4 bis 9 die *Mantellinien* der umhüllenden Parabel SA_0 bis SA_6 , den *Um-*



Figur 4.

fang U der Rotationskreise der Punkte A_0 bis A_6 , die Länge der *Antiklinen* A auf den Schnittparabeln S_0A_0 bis S_6A_6 , die *Oberflächen* O auf der umhüllenden Parabelfläche vom Scheitel S bis zu den Kreisen durch

A_0 bis A_6 , die *Querschnittsflächen* Q der antiklinen Schnittparabeln innerhalb der Randkreise A_0A_0 bis A_6A_6 , die aus der Addition zweier Parabelsegmente gewonnenen *Volumen* vom Scheitel aus bis zu einer der sechs Querschnittsflächen.

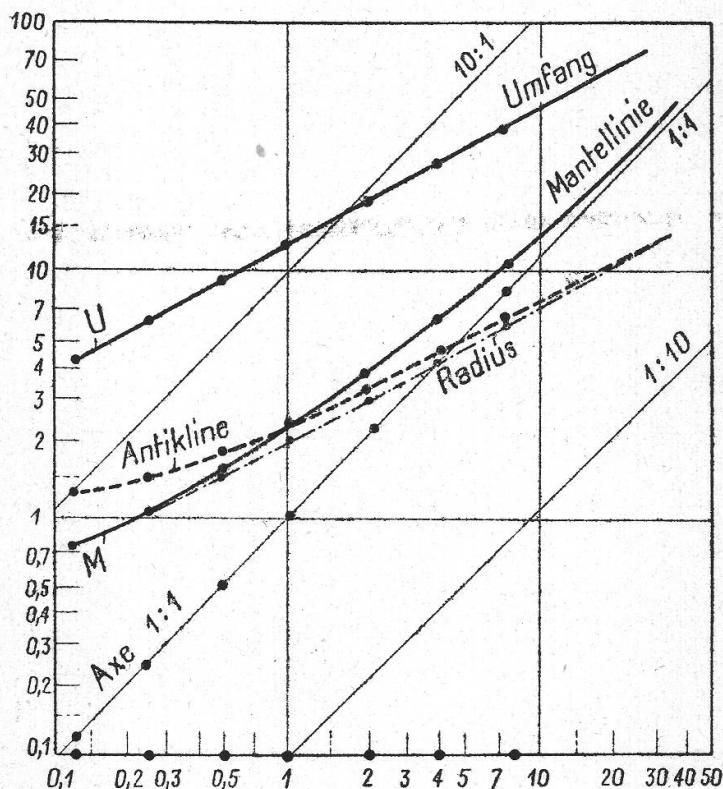
Tabelle 1.

		0	1	2	3	4	5	6
1.	Scheitel $x_S = -1; x_{S_n} =$	+ 0,125	+ 0,25	+ 0,5	+ 1	+ 2	+ 4	+ 8
2.	Schnittpunkte $x_{A_n} =$	- 0,875	- 0,75	- 0,5	0	+ 1	+ 3	+ 7
3.	$y_{A_n} =$	0,707	1	1,41	2	2,83	4	5,66
4.	Mantellinie $M =$	0,707	1,04	1,52	2,30	3,60	5,92	10,3
5.	Umfang $U =$	4,44	6,28	8,88	12,6	17,8	25,1	35,5
6.	Antikline $A =$	1,28	1,48	1,80	2,30	3,05	4,16	5,77
7.	Oberfläche $O =$	1,62	3,33	7,01	15,3	35,2	85,3	217
8.	Querschnitt $Q =$	3,16	5,33	8,78	15,3	28,1	52,1	104
9.	Volumen $V =$	0,834	1,96	4,71	12,6	37,7	125	452
10.	$\sqrt[1]{O} =$	1,27	1,82	2,65	3,91	5,93	9,23	14,8
11.	$\sqrt[1]{Q} =$	1,78	2,31	2,96	3,91	5,29	7,22	1,02
12.	$\sqrt[3]{V} =$	0,941	1,25	1,68	2,32	3,35	5,01	7,68
13.	$M : \sqrt[1]{O} =$	0,56	0,57	0,58	0,59	0,61	0,64	0,70
14.	$U : \sqrt[1]{O} =$	3,49	3,43	3,36	3,21	3,00	2,72	2,41
15.	$\sqrt[1]{O} : \sqrt[3]{V} =$	1,35	1,48	1,58	1,68	1,77	1,84	1,92

Wir fassen die Figur 4 auf als Darstellung des Wachstums eines dauernd fortwachsenden Scheitelkegels. Im Wachsen aller Teile erneuert sich das Ganze immer wieder aus seinen inneren Abschnitten. Scheitelpunkt S und Brennpunkt F sind « Initialpunkte ». Von S aus wandert der Punkt A auf der Umrißparabel als « Verschiebungskurve »; von F aus wandert der Punkt S_n auf der Axe. Zugleich werden die Antiklinen $A_nS_nA_n$ als « Zuwachszenen » vom Scheitel weggeschoben. Über die Zeitabstände, in welchen die wandernden Punkte und Quer-

schnittslien die in Figur 4 markierten Stationen passieren, machen wir keine bestimmte Voraussetzung. Wir achten nur darauf, daß gleichzeitig z. B. die Länge der Mantellinie SA_5 , der Axe FS_5 , der Antikline A_5S_5 und die daraus durch Rotation entstehenden Flächen und Volumen durchlaufen werden. Das ermöglicht uns die Durchführung eines Wachstumsvergleiches wie in Figur 3.

In Figur 5 vergleichen wir verschiedene Längen mit der Länge des Axenabschnittes vom Brennpunkt F an gemessen. Wie die willkürlich gewählten Werte von p, bilden auch die Axenabschnitte FS_n eine

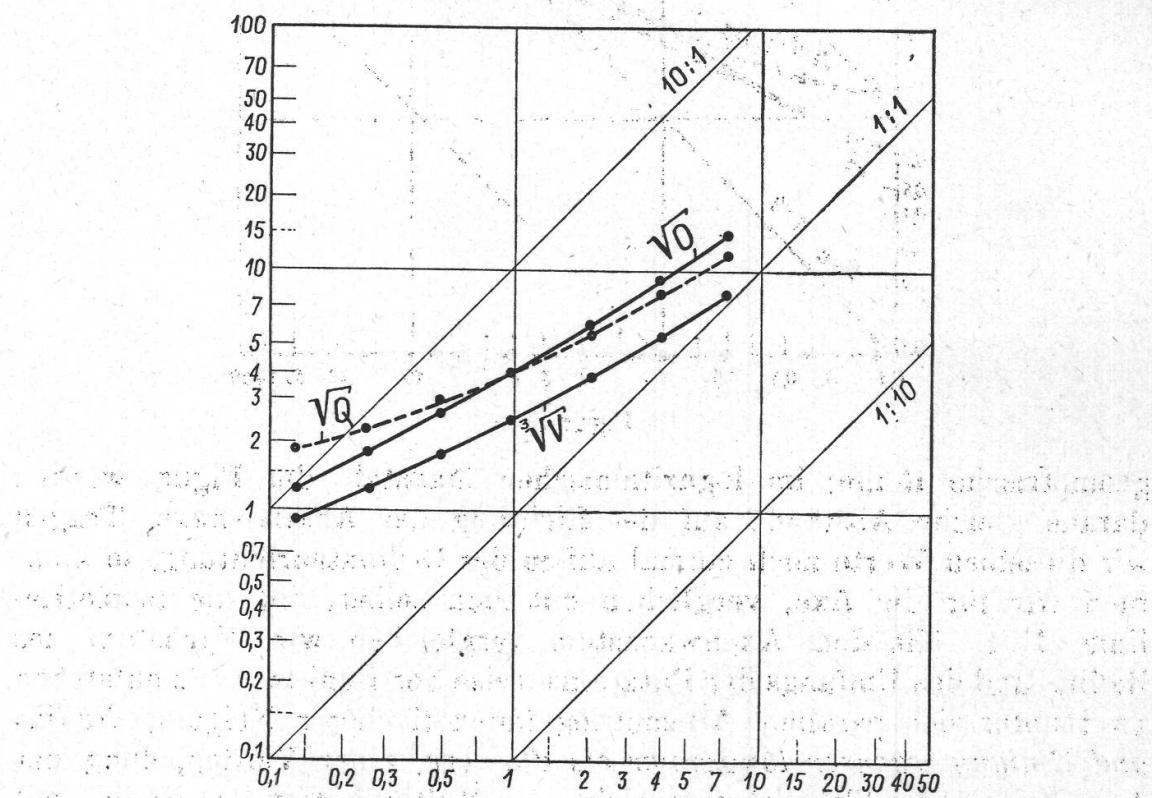


Figur 5.

geometrische Reihe; im logarithmischen Maßstab der Figur werden daraus gleiche Abstände auf der Richtung der Abszissenaxe. Tragen wir dieselben Werte noch einmal auf in der Ordinatenrichtung, so kommen wir für die Axe, verglichen mit sich selber, auf die Isometrieelinie 1 : 1. Mit dem Axenwachstum vergleichen wir Wachstum des Radius und des Umfangs der Rotationskreise der Punkte A. Es entstehen zwei unter sich parallele Allometriegeraden flacherer Neigung. *Radius und Umfang wachsen langsamer als die Axe*; einer Verdoppelung der Axe (Zeile 1 der Tabelle) entspricht eine Multiplikation des Radius mit $1,41 = \sqrt{2}$ · (Zeile 3). Für die Mantellinie M ergibt sich eine Kurve, welche eine im Vergleich zur Axe steigende Wachstumsgeschwindigkeit anzeigt. Solange die Mantellinie nur einen kleinen Teil der

Scheitelkuppe überspannt, innerhalb von SA_0 unserer Figur, muß die Mantellinie dem Radius gleich sein; je mehr sich die Mantellinie über SA_6 hinaus auf die Flanken des Paraboloids erstreckt, um so mehr werden sich die Werte der Mantellinie denjenigen der Axe annähern. Die Geraden für Radius und Axe sind Assymptoten der Kurve für die Mantellinie. Ebenso sind die Horizontale 1 und die Isometrielinie 1 : 1 Assymptoten der Allometriekurve der Antikline. Denn kürzere Antiklinen, welche der gezeichneten Linie A_0S_0 vorausgehen, liegen immer näher an $SF = 1$; längere Antiklinen außerhalb A_6S_6 werden dem Radius immer ähnlicher.

Für die folgenden Betrachtungen wesentlich ist das gegenseitige Verhältnis zwischen Mantellinie und Antikline; *die Mantellinie wächst durchwegs rascher als die Antikline*. Die Mantellinie beginnt mit kleinen Werten und überholt die Antikline beim Wertepaar $SA_3 = S_3A_3$. Die Mantellinie, die in ihrer eigenen Parabelbahn fortwächst, krümmt sich stärker und stärker; die aufeinanderfolgenden Antiklinen werden flacher und flacher. Mit dem Überwiegen des Wachstums der Mantellinie gegenüber dem Wachstum der Antikline ist in bestimmter Weise der Formwechsel im wachsenden Scheitel verknüpft.



Figur 6.

Wir bedenken, daß wir zwar in Schnittfiguren Längen messen, daß aber bei den allermeisten physiologischen Betrachtungen Oberflächen und Volumen viel wichtiger sind als bloße Längen. Im Stoffwechsel ge-

schieht die Stoffaufnahme und die Stoffausscheidung durch Oberflächen hindurch; sie ist abhängig von den besondern Strukturen und Permeabilitätseigenschaften und zugleich von der Ausdehnung der betreffenden Oberflächen. Beim Wachstum ist bedeutungsvoll das Flächenwachstum der jungen Zellmembran oder bei geschichteten Vegetationspunkten das Flächenwachstum der Tunikaschichten. Das Volumen ist bedeutsam für den Stoffverbrauch zum Wachstum, bei der Atmung, ebenso für das Fassungsvermögen von Speicherorganen. Darum vergleichen wir in Figur 6 Oberflächen- und Volumenwachstum mit dem als Abszisse aufgetragenen Längenwachstum der Axe.

Wir wollen Größen mit verschiedenen Dimensionen, Längen, Flächen und Volumen miteinander in Beziehung setzen. Wir messen diese Größen in verschiedenen Einheiten, cm, cm^2 , cm^3 . Wir dürfen nicht ohne weiteres ihre Maßzahlen im gleichen Koordinatensystem als Ordinaten eintragen.

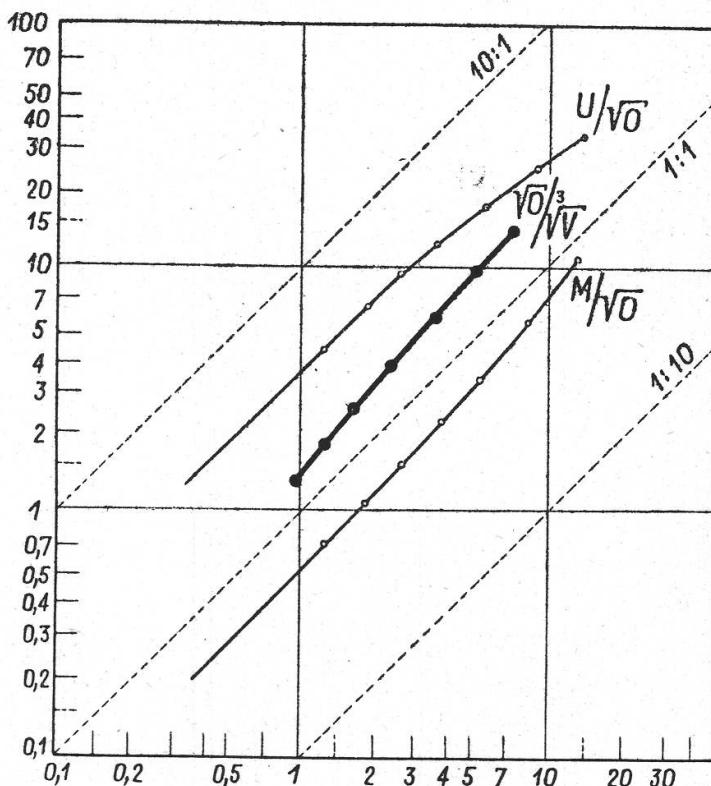
Für den Morphologen ist der einfachste Fall das «*isomorphe*» Wachstum, die Größenzunahme ohne irgendeine Formveränderung, das Wachstum zu «ähnlichen» Körpern mit gleichen Winkeln und unveränderten Streckenverhältnissen. Multiplizieren wir beim isomorphen Wachstum alle Längen mit dem Faktor f , so wachsen alle Flächen um den Faktor f^2 und alle Volumen um den Faktor f^3 . Das Wachstum eines organisierten Körpers unter genauer Erhaltung seiner äußeren und inneren Formen bedeutet eine eingreifende Veränderung der physiologisch wichtigen Beziehungen zwischen Längen, Flächen und Volumen. Isomorphes Wachstum ist ein Spezialfall, der in der lebenden Natur kaum zu finden sein wird. Die Leichtigkeit, mit der wir in Fernrohr, Mikroskop oder Projektionsapparat Bilder perspektivisch vergrößern oder verkleinern, darf uns nicht vergessen lassen, daß in der Natur Form und Größe in untrennbarem Zusammenhang stehen.

Für die entwicklungsphysiologisch-morphologische Betrachtung gilt es, zweckmäßige Maßeinheiten zu wählen. Wenn bei isomorpher Vergrößerung die *Längen* um den Faktor f zunehmen, so wachsen auch die *Quadratwurzeln aus den Flächen* und die *Kubikwurzeln aus den Volumen* um denselben Faktor f . Wir berechnen darum in Tabelle 1 aus den Zeilen 7 bis 9 die Zeilen 10 bis 12. Wir charakterisieren die Größe irgendeiner Fläche durch die Seite eines gleichgroßen Quadrates und irgendein Volumen durch die Kante eines inhaltsgleichen Würfels. So dürfen wir in Figur 6 Flächen- und Volumenwachstum mit Längenwachstum der Axe vergleichen.

Die Kurven für die Oberfläche \sqrt{O} und für die Querschnittsfläche \sqrt{Q} stehen zueinander in der gleichen Beziehung wie in Figur 5 die Kurven für Mantellinie und Antikline. Das perikline, tangentiale Wachs-

tum der Oberfläche überwiegt gegenüber dem antiklinen Wachstum der Querschnittsfläche. Der Initialteil mit kleiner und flacher freier Oberfläche SA_0 ist nach innen begrenzt durch die größere, stark gewölbte antikline Fläche S_0A_0 . Die Flächen SA_3 und S_0A_3 sind gleich groß und gleich gekrümmmt. Die Außenfläche SA_6 überwiegt in Ausdehnung weit die zugehörige Schnittfläche S_6A_6 . Das Wachstum parallel zur Oberfläche überwiegt das Wachstum des Querschnittes. Das ist ein Grundcharakter des « Plattenmeristems » (Schüepp 1926, Seite 18), der in jungen Blattspreiten deutlich sich auswirkt. Am Scheitel verbindet sich diese Bevorzugung des Flächenwachstums mit einem starken Formwechsel.

In Figur 6 ist auch eine Kurve für das Volumen, dargestellt durch seine Kubikwurzel $\sqrt[3]{V}$, eingetragen. Die Kurven $\sqrt[3]{V}$ und $\sqrt[3]{V_0}$ divergieren langsam nach rechts. Das Oberflächenwachstum überwiegt gegen-



Figur 7.

über dem Volumenwachstum. Das Wachstum ist verbunden mit einem Formwechsel mit der Richtung auf größere Oberflächenentwicklung.

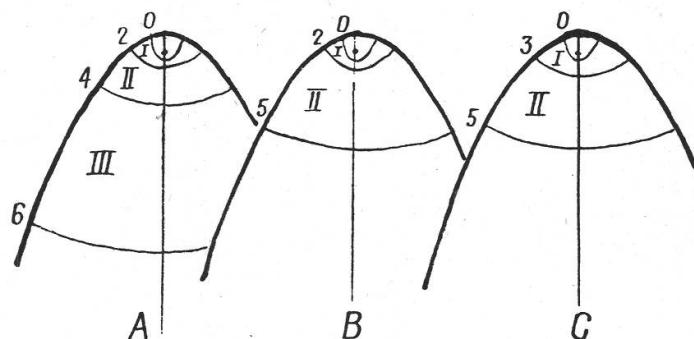
In den Figuren 5 und 6 wurden verschiedene wachsende Größen mit dem Längenwachstum der Axe verglichen. Statt dessen können nach Figur 7 beliebige zwei Größen untereinander verglichen werden.

Hervorgehoben ist noch einmal die Beziehung von Oberfläche und Volumen. $\sqrt[1]{O} / \sqrt[3]{V}$ ist ein fast gerade, schwach konkav gegen die Isometrielinie 1 : 1 gekrümmte und schwach gegen dieselbe geneigte Allometrielinie. Im Verlauf eines starken Wachstums, mit Zunahme des Volumens von 0,834 auf 452, seiner Kubikwurzel von 0,941 auf 7,68, verschiebt sich das formbestimmende Verhältnis $\sqrt[1]{O} : \sqrt[3]{V}$ nur von 1,35 auf 1,92 (Zeilen 9, 12 und 15 der Tabelle 1). *Die Intensität des Formwechsels, bezogen auf das gleichzeitige Wachstum, ist gering.*

Die beiden Kurven U $/ \sqrt[1]{O}$ und M $/ \sqrt[1]{O}$ in Figur 7 beginnen links unten als zwei Isometrielinien und verlängern sich nach rechts oben in zwei konvergierende Allometriekurven. Sie sagen, daß das Wachstum des *Umfanges* $A_n A_n$ mehr und mehr gegenüber dem Wachstum der Oberfläche zurückbleibt, während das Wachstum der *Mantellinie* $S A_n$ mehr und mehr gegenüber dem Flächenwachstum überwiegt. Für die nächste Umgebung des Scheitelpunktes, soweit als die Scheitelfläche annähernd als Ebene betrachtet werden kann, müssen Mantellinie gleich Kreisradius r , Umfang gleich $2\pi r$ und Wurzel aus der Kreisfläche gleich $\sqrt{\pi \cdot r}$ isometrisch wachsen. *Das Zurückbleiben des Umfanges gegenüber der Mantellinie ist notwendig mit der zunehmenden Krümmung der Scheitelfläche verknüpft.* Innerhalb der Mantelfläche können wir unterscheiden Längenwachstum parallel zu den Mantellinien und dazu senkrecht Breitenwachstum parallel zum Umfang. Nahe dem Scheitelpunkt sind beide gleich; mit zunehmender Entfernung überwiegt mehr und mehr das Längenwachstum gegenüber dem Breitenwachstum. Zwei Deutungen sind mathematisch gleichberechtigt: Durch die Verteilung des Oberflächenzuwachses auf Länge und Breite wird der Zuwachs an die vorabestimmte Krümmung der Oberfläche angepaßt, oder die vorausberechnete Verteilung des Zuwachses auf Länge und Breite ruft die Krümmung der Fläche hervor.

Wir haben bisher keine bestimmteren Annahmen gemacht über den zeitlichen Verlauf des Wachstums. Verschiedene Annahmen sind möglich und stehen mit Tabelle 1 und Figur 4 in Einklang. Das wird deutlich, wenn wir in dreierlei Weise einen Auszug aus Tabelle 1 machen und die drei Fälle A, B und C in Figur 8 verkleinert darstellen. In Figur 8 A sind die Antiklinen 0, 2, 4 und 6 aus Figur 4 übertragen; in Figur 8 B die Antiklinen 0, 2 und 5, in Figur 8 C die Antiklinen 0, 3 und 5. Wir stellen uns vor, daß wir damit die Lagen einer Antikline in gleichen Zeitabständen angeben. Jede Figur enthält einen Initialteil in

Minimalgröße und Segmente I, II und III im Altersabstand eines Plastochrons. Während der Initialteil zur Maximalgröße inkl. Segment I heranwächst, ist aus Segment I Segment II geworden, aus Segment II



Figur 8.

Segment III usf. Die Zahlen der Tabelle 2 sind für die Scheitelteile direkt aus Tabelle 1 entnommen, für die Segmente als Differenzen aus den Zahlen von Tabelle 1 errechnet. Die Nebenkolonnen f der Tabelle geben die Wachstumsfaktoren (Schüepp 1945, Seite 326), mit welchen die Größen für die Dauer eines Plastochrons zu multiplizieren sind.

Tabelle 2.

	Axenlänge	f	Oberfläche: $\sqrt[4]{O}$	f	Volumen: $\sqrt[3]{V}$	f
A	Scheitel minimal .	0,125	4	1,27	2,1	0,94
	Scheitel maximal .	0,5		2,65		1,68
	Segment I . . .	0,375		1,38		0,74
	Segment II . . .	1,5		3,28		1,68
	Segment III . . .	6		8,83		2,6
B	Scheitel minimal .	0,125	4	1,27	2,1	0,94
	Scheitel maximal .	0,5		2,65		1,68
	Segment I . . .	0,375		1,38		0,74
	Segment II . . .	3,5		6,59		4,5
C	Scheitel minimal .	0,125	8	1,27	3,1	0,94
	Scheitel maximal .	1		3,91		2,32
	Segment I . . .	0,875		2,64		1,38
	Segment II . . .	3		5,32		1,9

Im Fall A ist für den Scheitelteil und für die Segmente gleichmäßiges Wachstum der Axe mit dem Faktor 4 angenommen. Dazu gehört ein vom Scheitel gegen die Segmente leicht zunehmendes Wachs-

tum der Oberfläche mit Faktoren 2,1 bis 2,7 und ebenso ein zunehmendes Wachstum des Volumens mit Faktoren 1,8 bis 2,6.

Fall B zeigt gleiches Wachstum des Scheitelteils; dagegen ist das Wachstum von Segment I zu Segment II stark beschleunigt. Fall C nimmt stärkeres Wachstum des Scheitelteils und stark verzögertes Wachstum der Segmente an.

Es ist demnach nicht möglich, aus dem Schema der konfokalen Periklinen und Antiklinen auf die Verteilung des Wachstums zwischen scheitelnahen und scheitelfernen Teilen des Paraboloids zu schließen. Dagegen bleiben unsere früheren Schlüsse bestehen; in jeder Zeile der Tabelle 2 überwiegt der Wachstumsfaktor f für Oberfläche gegenüber dem Faktor für Volumen.

Genauere Vorstellungen über die Verteilung des Wachstums zwischen Spitze und Basis des Scheitelkegels sind nur möglich auf Grund weiterer Beobachtungen. Eine periodisch arbeitende Scheitelzelle liefert Segmentreihen mit konstanten Altersabständen. Gleichmäßige Größe und Struktur aller Meristemzellen wie bei Hippuris macht gleichmäßiges Volumenwachstum an Spitze und Basis des Vegetationspunktes wahrscheinlich. Prüfung der relativen Häufigkeiten von Kernteilungsfiguren kann eine solche Vermutung bestätigen oder berichtigen.

Analoge Probleme entstehen für zugespitzte Einzelzellen, für Pilzhypfen, Pollenschläuche, Wurzelhaare, Haare an Stengeln und Blättern, verzweigte Idioblasten im Grundgewebe, Bastfasern (F o s t e r 1945, S c h o c h - B o d m e r 1945). Wo keine Unterschiede von Wanddicke, Wandstruktur oder Protoplasmabelag nachgewiesen sind, wird man zunächst an eine gleichmäßige Wachstumsverteilung nach Figur 8 A denken; dabei müßte in manchen Fällen ein Gleiten auf den Wänden von Nachbarzellen angenommen werden. Besteht Verteilung des Wachstums nach Figur 8 C oder eine noch stärkere Konzentration des Wachstums auf die nächste Umgebung des Scheitelpunktes, so kann an « Interpositions wachstum » mit geringem Gleiten gedacht werden.

Wir gelangen damit von rein geometrischen Betrachtungen zu *entwicklungsphysiologischen Fragestellungen*. Wir finden im Vegetationskegel der Angiospermen eine innere Struktur, die geordnet ist in Beziehung zur Oberfläche, mit periklin gelagerten Zellflächen der Tunika, periklin eingestellten Spindeln der Kernteilungsfiguren und antiklinen, neu eingeschalteten Teilungswänden. Zugleich ist die Struktur geordnet in Beziehung auf die Längsaxe, mit vom « Brennpunkt » aus divergierenden Längsreihen von Zellen im Korpus. Das Wachstum aller Teile nach den verschiedenen Wachstumsrichtungen steht so in Harmonie, daß sich das Ganze ständig aus dem Scheitel heraus regeneriert. Es bestehen keine Anzeichen für ein Gleiten der Zellschichten aufeinander; wir rechnen mit « symplastischem » Wachstum der Teile.

Dabei machen die Teile, während sie wachsen, langsam, aber doch ausgiebig, einen Formwechsel durch. Wie wird dafür gesorgt, daß die Wachstumstendenzen der Teile so zusammenpassen, daß das Ganze sich harmonisch fortbildet? Wir fragen wohl besser: Wie passen sich die wachsenden Teile im Wachsen aneinander an, so daß das Ganze harmonisch wächst?

Die Wachstumstendenzen der Teile denken wir uns in Beziehung zu ihrer Struktur, der sichtbaren oder der bisher noch nicht sichtbaren. Den periklinen Schichten der Tunika werden wir eine *Tendenz zum Flächenwachstum* zuschreiben. Das Überwiegen des periklinen Flächenwachstums gegenüber dem antiklinen Dickenwachstum und gegenüber dem allgemeinen Volumenwachstum kann Ursache für den Formwechsel sein. Innerhalb der Dermatogenfläche ordnen sich die Zellen in radiale Reihen um den zentralen Scheitelkomplex. Das Verhältnis von radialem Längenwachstum zu tangentialem Breitenwachstum kann eine weitere Ursache für den Formwechsel sein. Im Korpus denken wir uns eine Tendenz zu vorherrschendem Längenwachstum wirksam.

Die geometrische Analyse deckt uns eine Reihe von quantitativen Beziehungen zwischen den Wachstumsgrößen auf, unter welchen wir die ursprünglichen aktiven Wachstumstendenzen heraussuchen sollen. Wir finden mehr solche Beziehungen, als uns unmittelbar nötig scheint. Das Problem scheint dadurch erschwert, daß wir zu viele Bestimmungsstücke für die Form erhalten. Wir fragen uns: Was ist wichtiger: die Beziehung Oberfläche—Volumen, oder Oberfläche—Querschnitt, oder Länge—Querschnitt, oder innerhalb der Oberfläche Fläche—Umfang oder Länge—Breite? Und wir fragen: Wie erfolgt zwischen mehr oder weniger widerstrebenden Wachstumstendenzen der harmonische Ausgleich?

Wir begannen mit einer Betrachtung des Knospenbildes von *Hippuris vulgaris* und konzentrierten unsere Aufmerksamkeit auf geometrische Beziehungen zwischen den Wachstumsgrößen in einem Schema aus konfokalen Parabeln. Sind wir dabei nicht in Gefahr, zu vergessen, daß ein Vegetationskegel eine «*Anlage*» ist, aus welcher die erblich vorherbestimmte Mannigfaltigkeit der Stengel- und Blattformen einer Pflanzenart hervorgehen wird? Wir stehen vor der alten Streitfrage: *Präformation oder Epigenesis?* Bei der Geburt, beim Ausschlüpfen aus dem Ei, bei der Entfaltung der Blätter aus der Knospenhülle werden vorausgebildete, präformierte Gestalten enthüllt, sichtbar gemacht, zur Außenwelt in Beziehung gesetzt. Dem aktiven Leben im Austausch von Stoff und Energie mit der Außenwelt geht die Präformation im Verborgenen voraus. Die ontogenetische Forschung entdeckt das epigenetische Werden der Formen aus dem formlosen Anfangszustand der Eizelle, des Embryos, des Vegetationspunktes. Der präformistisch denkende Forscher sieht aber schon in einem unscheinbaren Zellhöcker das, was

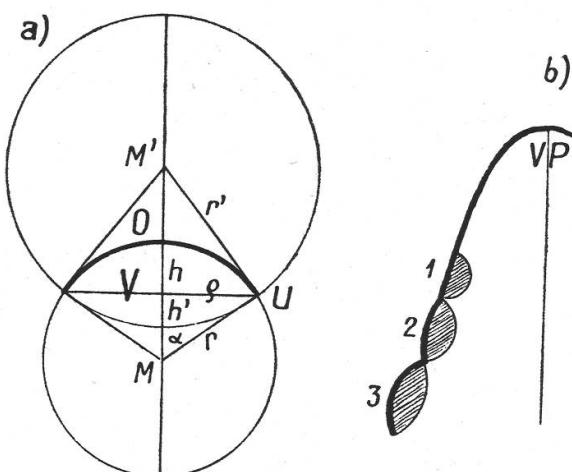
daraus werden wird, und spricht von der « Anlage » zu einem Blatt; das Ziel der erwachsenen Form scheint den Weg zur Verwirklichung derselben zu bestimmen; die Erbanlage müßte eine Art Bauplan der werdenden Form enthalten. Vererbungsforschung und Cytologie finden aber nur Gene für bestimmte Eigenschaften in den Chromosomen lokalisiert. Sie sagen uns nicht, wie die räumliche Ordnung der Gestaltung im Verlaufe der Ontogenie zustande kommt. Das Regenerationsexperiment lehrt, daß die Determination, die Vorausbestimmung bestimmter Zellen zu bestimmten Gestalten im Laufe der Ontogenie eintritt und fortschreitet. Der Gegensatz präformistischer Betrachtungsweise, welche nach der Art der Anlage der späteren, ausgereiften Gestalten sucht, und der epigenetischen Betrachtungsweise, welche den in der Gegenwart sich abspielenden Formbildungsprozeß für sich betrachtet, losgelöst von seiner Stellung in der ganzen Lebensgeschichte der Art, wird sich nicht leichter auflösen lassen als in der Physik der Gegensatz zwischen Wellentheorie und Korpuskeltheorie des Lichtes. Der Biologe muß bereit sein, auf denselben Vorgang im embryonalen Werden der Gestalt gleichzeitig präformistische und epigenetische Betrachtungsweise anzuwenden. Bei den vorliegenden Studien über Wachstum und Formwechsel geht es für einmal um einen Vorstoß in der Richtung der epigenetischen Einsicht.

3. Wachstum und Formwechsel von Linsenkörpern.

Wenn an den Flanken des Vegetationskegels von *Hippuris* die Blätter angelegt werden, so verlängert sich deren Profillinie sehr rasch, ähnlich dem Längenwachstum des Scheitelkegels (Figur 2 Blatt-Bogen und VP lang). Das Wachstum des Bogens überwiegt stark gegenüber dem Wachstum seiner Sehne (Figur 3, Blatt B/S, vergleichbar mit Vegetationspunkt M/Ant., Mantellinie zu Antikline). Dabei ist zu bedenken, daß die Masse des Blattes aus dem Innern des Scheitelkegels stammt und über die Sehnen, das heißt über die Verbindungslien der Blattachsen hinaus, ins werdende Blatt verlagert wird. Figur 9 b deutet diesen Vorgang für drei Blattanlagen an. *Die Form jüngster Anlagen kann schematisch aufgefaßt werden als Sammellinse, begrenzt von zwei Kugelflächen, welche sich am Schnittrand rechtwinklig treffen.* Für einen so definierten Linsenkörper können wir die Zusammenhänge zwischen Wachstum verschiedener Dimensionen und Formwechsel rechnerisch verfolgen und lernen dabei einiges, das für viele verwandte Fälle gültig bleibt.

Wir legen in Figur 9 a an die Axe MM' bei M den Zentriwinkel α . Durch die Wahl dieses Winkels ist die Form des Körpers vollständig bestimmt. Wir schlagen um M eine Kugel mit dem Radius r. Durch die Wahl von r wird die Größe des Körpers vollständig bestimmt. Der Kegel mit dem Zentriwinkel α schneidet ein Kugelsegment heraus mit der

Oberfläche O , dem Umfang des Randkreises U und dessen Radius ϱ . Am Umfang schließen wir rechtwinklig zu r die Mantellinie r' eines zweiten Kegels an und legen um dessen Spitze M' die zweite Kugel, welche die Grenze zwischen Rindengewebe und Blattgewebe bestimmt. Der Linsen-



Figur 9.

körper mit dem Volumen V ist die Summe zweier Kugelsegmente mit den Höhen h und h' . Aus r und α berechnen wir leicht alle übrigen Größen.

$$r' = r \cdot \operatorname{tg} \alpha$$

$$\varrho = r \cdot \sin \alpha$$

$$h = r \cdot (1 - \cos \alpha)$$

$$h' = r \cdot \operatorname{tg} \alpha \cdot (1 - \sin \alpha)$$

$$\text{Umfang } U = 2 \pi \cdot r \cdot \sin \alpha$$

$$\text{Oberfläche } O = 2 \pi \cdot r^2 \cdot (1 - \cos \alpha)$$

$$\text{Volumen } V = \frac{\pi}{3} \cdot r^3 \cdot \left[2 \cdot (1 - \cos \alpha) + 2 \cdot \operatorname{tg} \alpha \cdot (1 - \sin \alpha) - \sin \alpha \operatorname{tg} \alpha \right]$$

Für Rechnung und geometrische Konstruktion sind der Radius r und der Winkel α die gegebenen, bequemen Ausgangsgrößen. Für entwicklungsphysiologische Betrachtungen wird man vielmehr die freie Oberfläche O und das Volumen V des Körpers als ursprünglich gegebene und formbestimmende Größen betrachten. Für den Übergang von physiologischer zu morphologischer Betrachtung sind wieder die Maßzahlen für Flächen und Volumen durch ihre Wurzeln zu ersetzen. Wir bestimmen also auch

$$\sqrt{O} = r \cdot \sqrt{2 \pi \cdot \sqrt{(1 - \cos \alpha)}}$$

$$\sqrt[3]{V} = r \cdot \sqrt[3]{\frac{\pi}{3} \cdot \sqrt[3]{2 \cdot (1 - \cos \alpha) + 2 \cdot \operatorname{tg}^3 \alpha \cdot (1 - \sin \alpha) - \sin \alpha \operatorname{tg} \alpha}}$$

Durch Division fällt der Faktor r aus der Rechnung heraus, und wir finden einen für die Form charakteristischen Quotienten, abgeleitet aus den Zahlen für Oberfläche und Volumen und gleich einer Funktion des formbestimmenden Winkels α .

$$\frac{\sqrt{O}}{\sqrt[3]{V}} = \frac{\sqrt{2\pi} \cdot \sqrt{(1 - \cos \alpha)}}{\sqrt[3]{\frac{\pi}{3}} \cdot \sqrt[3]{2 \cdot (1 - \cos \alpha) + 2 \operatorname{tg}^3 \alpha (1 - \sin \alpha) - \sin \alpha \cdot \operatorname{tg} \alpha}}$$

Dieser Formquotient lässt sich berechnen entweder aus Oberfläche und Volumen oder aus dem Zentriwinkel α . Er ist unabhängig von der absoluten Größe, die durch den Radius r bestimmt wird. In gleicher Weise erhalten wir einen Formquotienten für die Beziehungen zwischen Umfang und Oberfläche:

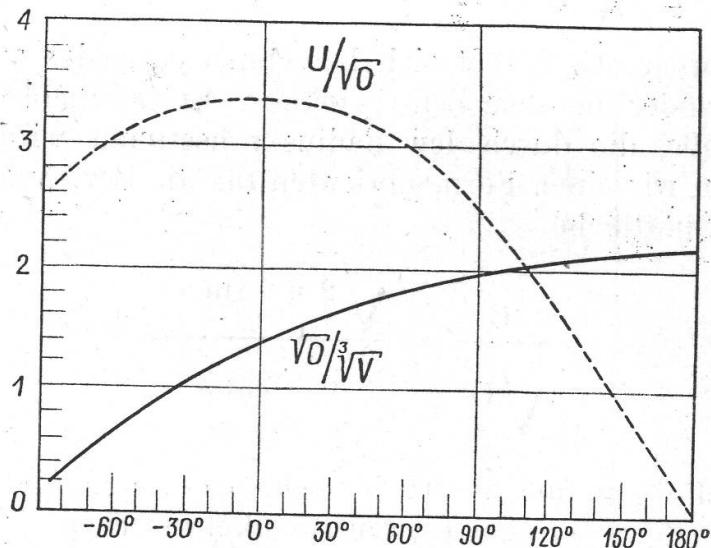
$$\frac{U}{\sqrt{O}} = \frac{\sqrt{2\pi} \cdot \sin \alpha}{1 - \cos \alpha}$$

Die Tabelle 3 umfasst Werte der beiden Formquotienten für Winkel von -80° bis $+180^\circ$. Negative Zentriwinkel beziehen sich auf Linsenkörper mit eingesenkter freier Oberfläche wie in Figur 11 A. Bei positiven Zentriwinkel verfolgen wir Formen mit starker Aufwölbung bis fast zur vollen Kugel wie in Figur 11 C. Die Zahlen der Tabelle 3 dienen zur Zeichnung der Funktionskurven in Figur 10.

Tabelle 3.

Zentriwinkel α	$U : \sqrt{O}$	$\sqrt{O} : \sqrt[3]{V}$	Zentriwinkel α	$U : \sqrt{O}$	$\sqrt{O} : \sqrt[3]{V}$
-80	2,716	0,323	60	3,070	1,812
-70	2,904	0,461	70	2,904	1,866
-60	3,070	0,644	80	2,716	1,913
-50	3,213	0,804	90	2,507	1,959
-40	3,331	0,946	100	2,279	2,001
-30	3,424	1,072	110	2,033	2,037
-20	3,491	1,187	120	1,772	2,071
-10	3,530	1,291	130	1,498	2,103
0	3,545	1,385	140	1,221	2,133
10	3,530	1,472	150	0,917	2,155
20	3,491	1,552	160	0,630	2,176
30	3,424	1,625	170	0,309	2,185
40	3,331	1,693	180	0	2,199
50	3,213	1,756			

Der Wert U/\sqrt{O} erreicht ein Maximum für den Winkel $\alpha = 0^\circ$, das heißt für die ebene Kreisfläche. Positive und negative Winkel α , das heißt Ausstülpung oder Einstülpung der freien Oberfläche ergeben dieselbe Beziehung zwischen Umfang und Fläche. Die Abnahme des Umfangs im Vergleich zur Wurzel aus der Fläche ist notwendig verbunden mit einer Wölbung; durch die Wölbung wird im Rahmen des Umfanges für eine größere Fläche Platz geschaffen.



Figur 10.

Die Kurve $\sqrt{O}/\sqrt[3]{V}$ steigt stetig an, auch beim Übergang von den negativen Winkelwerten zu den positiven. Hohlformen wie in Figur 11 A haben kleine, erhabene Formen wie in Figur 11 C haben große Oberflächenwerte.

In der Konstruktion der Figur 9 a, in der Berechnung der Tabelle 3 und in der Zeichnung der Figur 10 sind wir vom Radius r und vom Winkel α ausgegangen. Durch die Berechnung der Formquotienten konnte r eliminiert werden, so daß in Tabelle 3 und Figur 10 nur noch der Winkel α als unabhängige Variable auftritt. α allein bestimmt die Form; r sagt, in welcher Größe die Form ausgeführt wird. Aber man kann schwerlich r und α als physiologisch einfach bestimmte Größen ansehen. *Für die physiologische Betrachtung müssen wir einen andern Ausgangspunkt wählen als für die mathematische Konstruktion.* Vermutlich werden Oberfläche und Volumen, in unserer Rechnung vertreten durch \sqrt{O} und $\sqrt[3]{V}$, in einfacher Weise den ursprünglichen Wachstumstendenzen zugeordnet sein. Wir werden von bestimmten Werten und

einem bestimmten Wachstum von Oberfläche und Volumen ausgehen und von diesen aus den Formwechsel abzuleiten suchen. Wir fragen: Wie muß eine Linse (deren Flächen am Rande zueinander senkrecht stehen) ihre Form verändern, wenn zwischen Oberfläche und Volumen ein bestimmtes Wachstumsverhältnis vorgeschrieben ist?

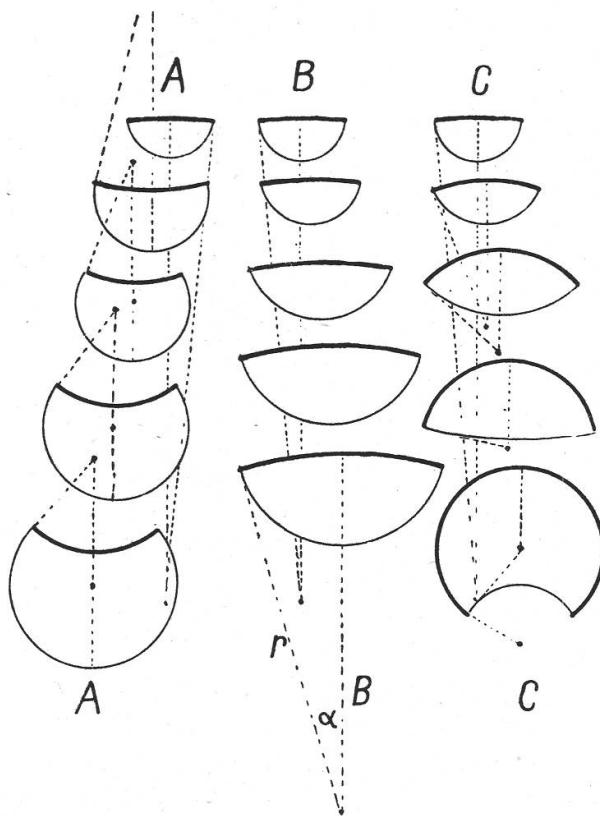
Tabelle 4.

		I	II	III	IV	V
1.	Oberfläche O , $f = 1,95$	9,60	18,72	36,50	71,18	138,81
2.	Volumen V , $f = 2$	10,35	20,70	41,40	82,80	165,60
3.	$\sqrt[3]{O}$	3,10	4,33	6,04	8,44	11,78
4.	$\sqrt[3]{V}$	2,18	2,75	3,46	4,36	5,49
5.	$\sqrt[3]{O} : \sqrt[3]{V}$	1,42	1,58	1,75	1,93	2,15
6.	Zentriwinkel α	5°	23° 0'	48° 30'	84° 45'	145° 30'
7.	Radius r	20	6,08	4,15	3,53	3,48
8.	Radius des Schnittkreises ϱ	1,74	2,39	3,11	3,52	1,97
9.	Höhe $h + h'$	1,67	2,07	2,59	3,37	5,31
10.	Umfang U	5,46	7,51	9,75	11,04	6,19

Wir beginnen mit einem beliebigen Ausgangskörper, z. B. mit dem Zentriwinkel 5° und dem Radius 20, und berechnen dazu nach den Formeln auf Seite 646 Werte für r' , ϱ , h , h' , U , O und V (Tabelle 4, Kolumne 1). Dann lassen wir Oberfläche und Volumen beliebig wachsen, z. B. die Oberflächen durch wiederholte Multiplikation mit dem Faktor 1,95 und die Volumen durch wiederholte Multiplikation mit 2 (Tabelle 4, Zeilen 1 und 2). Aus $\sqrt[3]{O}$ und $\sqrt[3]{V}$ gewinnen wir die formbestimmenden Quotienten $\sqrt[3]{O} : \sqrt[3]{V}$ (Zeilen 3, 4 und 5 der Tabelle). Aus der Kurve in Figur 10 oder durch Interpolation aus der Tabelle 3 finden wir zu jedem Wert des Oberflächen-Volumen-Quotienten den zugehörigen Zentriwinkel α (Zeile 6). Aus dem Wert für $\sqrt[3]{O}$ und dem Wert für α errechnen wir den Kugelradius

$$r = \sqrt[3]{O} : \sqrt[3]{2\pi(1 - \cos \alpha)}$$

Aus α und r (Zeilen 6 und 7) ergeben sich leicht alle übrigen Maßzahlen (Zeilen 8 bis 10); ebenso lassen sich die Stadien I bis V in richtiger Form und richtigem Größenverhältnis zeichnen (Figur 11, Kolonne C). Die zwei andern Serien der Figur 11 beginnen mit demselben Ausgangskörper wie C; sie sind berechnet mit gleichem Volumenwach-

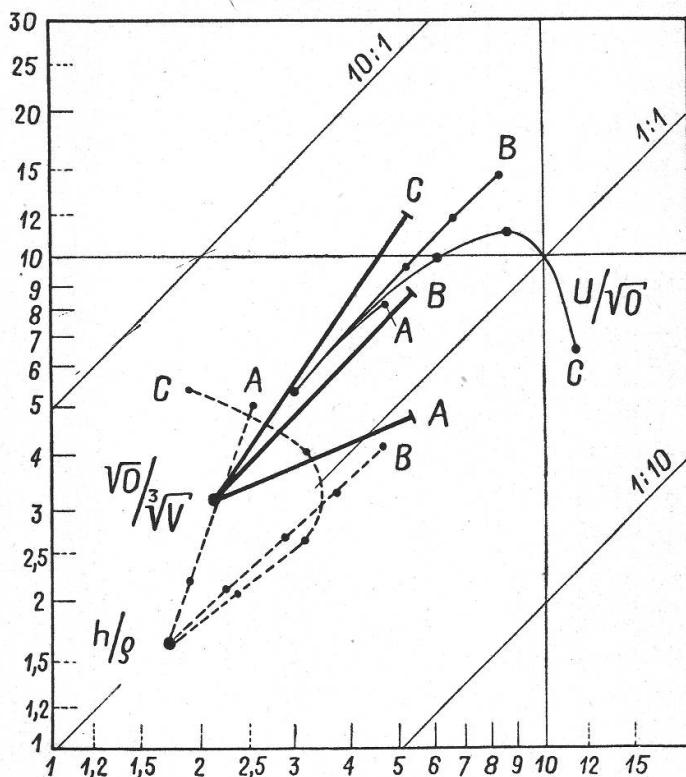


Figur 11.

tum mit dem Wachstumsfaktor 2. Die drei Serien unterscheiden sich nur im Wachstum der freien Oberfläche. Diese wächst in A mit dem Faktor 1,25, in B mit dem Faktor 1,65, in C mit dem Faktor 1,95.

Zur Diskussion der drei Fälle diene neben den Zahlen der Tabelle 4 für Fall C die Zusammenstellung der Allometrielinien für alle drei Fälle in Figur 12. In kräftigen, geraden Linien ist die Verschiebung des Oberflächen-Volumen-Wertes dargestellt. Alle drei Körper beginnen mit dem Verhältnis $3,10 : 2,18 = 1,42$ (Tabelle 4, Kolonne 1, Zeilen 3 bis 5). Die drei Linien divergieren vom gemeinsamen Ausgangspunkt. A weicht ab zuungunsten der Oberfläche; B folgt fast der Isometrierichtung mit geringer Abweichung zugunsten der Oberfläche; für C ist die Oberfläche stark begünstigt. Figur 11 zeigt, wie sich das auf den Formwechsel auswirkt. Der Körper B wächst nahezu isomorph; exakte Isomorphie müßte eintreten bei einem Wachstumsfaktor für die Oberfläche $f_0 = \sqrt[3]{2}^{\frac{1}{2}} =$

1,5874. Ein Wachstumsverhältnis $OV = 1,5874 : 2$ ist aber ein Spezialfall, dessen genaue Verwirklichung in der Natur wir nie, dessen annähernde Verwirklichung wir selten erwarten werden. Der Spezialfall des isomorphen Wachstums interessiert uns als Grenze zwischen den beiden entgegengesetzten Möglichkeiten eines Überwiegens des Volumenwachstums (A) oder des Oberflächenwachstums (B und C).



Figur 12.

B und C machen denselben Formwechsel durch, unterscheiden sich aber in der Intensität des Formwechsels bezogen auf gleiches Volumenwachstum. Der Körper B hat sich nach viermaliger Verdoppelung des Volumens noch nicht soweit umgeformt wie der Körper C nach einer Verdoppelung. B erreicht zuletzt mit der Oberfläche 71,16 und dem Volumen 165,60 ein OV-Verhältnis von 1,54; C aber erreicht mit der Oberfläche 138,81 und dem Volumen 165,60 das OV-Verhältnis 2,15 (Zeilen 1, 2 und 5 der Tabelle 4). In der Darstellung von Figur 12 gehört bei der OV-Allometriegeraden Fall B zu einer ausgiebigen Verlängerung in der Richtung des Wachstums nach rechts und nach oben nur eine leichte Verschiebung seitwärts gegen die schräge Linie 10 : 1, das heißt gegen größere Oberflächenausbildung. Für die Allometriegerade des Falles C ist bei gleichem Volumenzuwachs diese seitliche Verschiebung nach stärkerem Überwiegen der Oberfläche viel auffälliger.

Mit den beiden Linsenkörpern B und C vergleichen wir noch einmal das Paraboloid nach der Anschauungsfigur 4 und der OV-Allometrielinie in Figur 7. Der Winkel der Allometrielinie für das Paraboloid gegen die Isometrierichtung 45° ist größer als der Winkel für Linsenkörper B, aber kleiner und mit dem Wachstum abnehmend im Vergleich zum Linsenkörper C. Das Paraboloid war uns Schema für den Vegetationskegel; der Linsenkörper C eignet sich als Schema für jüngste Blattanlagen (Figur 9 b, 1—3). Es würde sich ergeben, daß der Formwechsel der jungen Blattanlagen mit größerer Intensität vor sich geht als der Formwechsel im Scheitelkegel. Wenn einmal vergleichende Untersuchungen in größerem Umfange vorliegen werden, wird der Vergleich der Intensität des Formwechsels mit dem Wachstum für das Verständnis der formbildenden Vorgänge wichtig werden. Vorerhand läßt sich nur vermuten, daß sich die embryonalen Vorgänge durch besonders intensiven Formwechsel auszeichnen werden.

In Figur 12 müssen die Allometrielinien für das OV-Formverhältnis gerade sein, weil wir bei der Berechnung einfache Wachstumsverhältnisse zwischen Oberfläche und Volumen zur Voraussetzung machten (Tabelle 4, Zeilen 1 und 2). Notwendigerweise müssen dann andere Verhältnisse von der geradlinigen Allometrie abweichen; es kann sein, daß uns solche Abweichungen bei der Betrachtung der Anschauungsfigur 11 mehr in die Augen fallen. Wir achten auf die Höhe h , den senkrechten Abstand der Flächenmittelpunkte oder die Dicke der Linsen und vergleichen ihn mit dem Radius ϱ des Randkreises, in welchem sich die Flächen schneiden. Die Allometrielinien h/ϱ divergieren stark. Im Fall A, bei schwachem Wachstum der Oberfläche und Einsenkung derselben überwiegt die Zunahme der Dicke stark gegenüber der Vergrößerung von Radius (und Umfang) des Randkreises. Fall B weicht auch in dieser Betrachtungsweise wenig von der Isometrie ab. In Fall C ist die starke Oberflächenentwicklung zuerst, in Stadien 1 bis 3 verknüpft sowohl mit Erweiterung des Randkreises mit dem Radius ϱ als auch mit Vergrößerung des Zentriwinkels α zuletzt, von Stadium 4 auf 5 vergrößert sich die Oberfläche trotz Verkleinerung des Randkreises durch die starke Zunahme des Zentriwinkels (Tabelle 4, Zeilen 6, 8 und 9). Während die Allometrielinie $\sqrt[3]{V}/\sqrt{O}$ gerade verläuft, krümmt sich die Linie h/ϱ in scharfem Bogen.

Der Vergleich von Umfang mit Oberfläche, U/\sqrt{O} , zeigt im Beginn drei fast gleichgerichtete, fast isometrisch laufende Linien. Wieder ist Fall C ausgezeichnet durch den Übergang in eine scharf gekrümmte Kurve; im Fortwachsen der Oberfläche bleibt der Umfang zurück und nimmt schließlich ab, nachdem der Zentriwinkel 90° überschritten hat

(Tabelle 4, Zeilen 3, 6 und 10). Vorgänge mit Abnehmen gewisser Größen werden bei Pflanzen schwer zu finden sein; sicher aber spielen sie eine Rolle bei der Formbildung an tierischen Embryonen, man denke an den Verschluß eines Urmundes.

Allgemein wichtig ist die Tatsache, daß an ein und demselben wachsenden Gegenstand gleichzeitig Allometriegerade und Allometriekurven abgelesen werden können, je nach der Wahl der zwei Größen, welche bei der Konstruktion einer Allometrielinie miteinander in Beziehung gesetzt werden. Man wird bei der Analyse eines gegebenen Tat-sachenmaterials nach den Allometriegeraden, also nach den einfachen Wachstumsverhältnissen suchen und hinter diesen einfachen Verhältnissen die aktiven, formbestimmenden Wachstumstendenzen vermuten. Von physiologischen Gesichtspunkten aus wird man namentlich auf Oberflächen und Volumen achten.

4. Zusammenfassung.

In Anknüpfung an das Knospenbild von *Hippuris* werden in geometrischen Betrachtungen die Beziehungen zwischen Wachstum und Formwechsel am Paraboloid und an Linsenkörpern dargestellt.

Die Allometrie zwischen verschiedenen, nur stellenweise verbundenen Teilen, wie Stengel und Blatt, wirkt sich aus in *Verschiebungen* der Teile, die wachsend aneinander vorbeigleiten.

Die Allometrie zwischen verschiedenen Dimensionen eines einfach aufgebauten Teiles, wie Länge und Breite der Stengelglieder, wirkt sich aus in einem *einfachen Formwechsel*, z. B. im Übergang aus einer kreisförmigen Scheibe in einen zylindrischen Stab.

Die Allometrie zwischen symplastisch wachsenden Teilen eines zusammengesetzten Gebildes, z. B. eines geschichteten Vegetationskegels, ist verknüpft mit *intensivem Formwechsel* innerhalb des stationären Umrißes bei der Regeneration des Ganzen aus dem Scheitel heraus und bei der Bildung von Blattanlagen.

Im Spezialfall des isomorphen Wachstums, der biologisch unwahrscheinlich ist, verschiebt sich das Verhältnis zwischen Längen, Flächen und Volumen. Für den morphologischen Vergleich zweckmäßig ist die Darstellung von Flächen durch die Quadratwurzeln und von Volumen durch die Kubikwurzel ihrer Maßzahlen.

Im *Paraboloid* überwiegen das Wachstum der periklinen Mantellinie gegenüber der Antikline, das Wachstum der freien Oberfläche gegenüber der antiklinen Querschnittsfläche, das Wachstum der freien Oberfläche gegenüber dem Volumen. Innerhalb der Oberfläche bleibt das Wachstum des Umfanges zurück gegenüber dem Wachstum der Mantellinie. In bezug auf die Verteilung des Wachstums zwischen scheitel-

nahen und scheitelfernen Teilen sind im Paraboloid verschiedene Fälle möglich.

An *Linsenkörpern* aus Kugelsegmenten mit rechtwinkliger Schniedung der Ränder bestimmt ein Zentriwinkel α die Form, ein Kugelradius r die Größe. Zwei von der Größe unabhängige Formquotienten

Umfang—Oberfläche, $U : \sqrt{O}$, und Oberfläche—Volumen, $\sqrt{O} : \sqrt[3]{V}$

werden als Funktion des Zentriwinkels dargestellt. Es wird untersucht, welche Formveränderungen aus einfachen Annahmen über Oberflächen- und Volumenwachstum als notwendige Folgen eintreten. Figur 11 stellt in drei Kolonnen Körper mit gleichem Volumenwachstum, aber mit verschiedenem Oberflächenwachstum dar. Die Wachstumsverhältnisse Oberfläche : Volumen sind A 1,25 : 2, B 1,65 : 2 und C 1,95 : 2.

Die geometrischen Betrachtungen weisen hin auf einen möglichen Fortschritt in der Erforschung und im Verständnis der Formbildung. Bisher treiben wir vorwiegend « *Entwicklungsgeschichte* » und denken die Formen « *präformiert* », auch da, wo sie vor den Augen des Mikroskopikers aus ungeformten Zuständen sich neu bilden. Wir sollten vielmehr die « *Ontogenie* » erforschen, das Entstehen, die « *Epigenesis* » der Formen. *Einfache Allometrie zwischen eng verbundenen Teilen, z. B. zwischen perikliner und antikliner Wachstumsrichtung, zwischen Oberflächen- und Volumenwachstum eines Körpers erscheint als ein wirk-sames Mittel zu eingreifender Umbildung der Formen.*

Die große Mannigfaltigkeit der Formen bei gleichzeitiger fester erblicher Bestimmung derselben müssen wir aber darauf zurückführen, daß in der Natur einfache Mittel in genauer und sicherer Abstufung, in geordnetem Zusammenwirken eingesetzt werden.

Résumé.

On a étudié l'allométrie de la croissance, en partant d'un schéma d'un point végétatif construit avec des paraboles confocales. La croissance de la surface, représentée par la racine carrée de celle-ci, l'emporte sur la croissance en volume, représentée par la racine cubique de cette dernière (figures 4 et 7).

Le changement de forme des ébauches des jeunes feuilles s'explique par la croissance d'un corps lenticulaire. Le rapport des formes surface-volume, représenté par le quotient (racine carrée de la surface : racine cubique du volume) permet de trouver l'angle qui détermine la forme et l'on peut en déduire le rayon r qui détermine la grandeur. Selon la mesure de la croissance en surface, on obtient une formation différente en direction et en intensité (figure 11).

Literatur.

- A s k e n a s y , E., 1880. Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in wachsenden Teilen zu bestimmen. Verh. naturh. med. Ges. Heidelberg. **2**, S. 70.
- F o s t e r , A. S., 1945. Origin and development of sclereids in the foliage leaf of *Trochodendron aralioides*. Americ. Journ. Bot. **32**, S. 456.
- H u x l e y , I. S. und T e i s s i e r , G., 1936. Zur Terminologie des relativen Größenwachstums. Biol. Zentralbl. **56**, S. 381.
- S a c h s , J., 1878. Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg II, S. 46.
- S c h o c h - B o d m e r , H. Interpositions wachstum, symplastisches und gleitendes Wachstum. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **55**, S. 313.
- S c h ü e p p , O., 1917. Über den Nachweis von Gewebe spannungen in der Sproßspitze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **35**, S. 703.
- 1923. Wachstumsmessungen an Knospen und Vegetationspunkten. Verh. naturf. Ges. Basel **34**, S. 41.
- 1926. Meristeme, in Linsbauer Handbuch d. Pflanzenanatomie, IV.
- 1945. Statistische Beschreibung der Blattverzweigung bei *Aspidium filix mas* und bei *Delphinium elatum*. Archiv J.-Klaus-Stiftung. Ergänzungsband zu **20**, S. 326.
-