Biologische «Quantensprünge» bei der Sprossgestaltung von Kakteen

Manfrid Gädeke

Zusammenfassung

An Pflanzen mit dicht stehenden «Augen» wie den Kakteen sind die Organstellungsmuster gut erkennbar. Sie sind gewöhnlich streng geometrisch. Oft kommen bei einer und derselben Art nebeneinander oder auch nacheinander am selben Spross verschiedene solcher Muster vor. Trotz ihrer damit evidenten «Verwandtschaft» können sie nicht kontinuierlich ineinander übergehen, sondern nur durch sprunghafte Wechsel. Das Prinzip solcher Sprunghaftigkeit wird hier untersucht, um damit ein Muster auch für weniger leicht überschaubare Abgrenzungen von Organismen, Organformen und Bildungsweisen, sowie deren Metamorphosebeziehungen untereinander zu gewinnen. Es besteht die Hoffnung, damit auch ein Licht auf Periodizitäten im anorganischen Bereich werfen zu können.

Schlüsselwörter: Goldener Schnitt, Metamorphose, Phyllotaxis, Quantensprünge

Summary

Often different phyllotactic patterns occur in plants of the same species or even in shoots of the same plant. On plants with densely standing "eyes," like the cacti, the phyllotactic pattern is well recognizable. It is usually strictly geometric. Despite the obvious "kinship" of these patterns, they can not change into each other continuously, but only by leaps and bounds. The principle of such volatility is examined here in order to obtain a model for less clear delimitations of organisms, of organ forms, and of modes of formation, as well as their interrelations in metamorphosis. It is hoped that this will also shed light on periodicities in the inorganic range.

Keywords: Golden Ratio, Metamorphosis, Phyllotaxis, Quantum Leaps

> «*Jedes Lebendige ist kein Einzelnes, sondern eine Mehrheit; selbst insofern es uns als Individuum erscheint, bleibt es doch eine Versammlung von lebendigen, selbständigen Wesen, die der Idee, der Anlage nach gleich sind, in der Erscheinung aber gleich oder ähnlich, ungleich oder unähnlich werden können*. Diese Wesen sind teils ursprünglich schon verbunden, teils finden und vereinigen sie sich. Sie entzweien sich und suchen sich wieder und bewirken so eine unendliche Produktion auf alle Weise und nach allen Seiten.»
>
> (*Goethe* 1817, S. 9. Hervorhebung M.G.)

Einleitung

Die chemischen Elemente haben mancherlei Verwandtschaften untereinander, die z.B. in ihrer Art, mit anderen Stoffen zu reagieren, zum Ausdruck kommen. Das Periodensystem nach Mendelejew spiegelt diese Verwandtschaften wider. Dabei spielen Steigerungen bzw. Abnahmen gewisser Eigenschaften eine deutliche Rolle, doch gibt es keine kontinuierlichen Übergänge zwischen den Elementen. Eine «Frage», die man an jedes der Elemente stellen kann, ist die, welches Licht es jeweils im gasförmigen Zustand aus einer Lichtquelle mit kontinuierlichem Spektrum durch sich hindurchdringen lässt und welches nicht. Jedes Element zeigt in der darauf beruhenden Spektralanalyse ein ganz eigenes Spektrum recht scharf begrenzter farbiger Linien als Ausschnitte aus dem Gesamtspektrum und lässt sich damit selbst in kosmischer Entfernung nachweisen. Es gilt trotz der Schwierigkeiten, die Zusammenhänge ausreichend zu durchschauen, als sicher, *dass* die optischen Phänomene auch mit den sonstigen physikalischen und chemischen Eigenschaften der Stoffe in gesetzmässigem Zusammenhang stehen.

Gesetzmässige Beziehungen zwischen den konkreten Linienspektren aufzusuchen, haben sich die Physiker der Naturwissenschaftlichen Sektion am Goetheanum vorgenommen. Sie wollen damit laut einer Notiz von Johannes Kühl in der Wochenschrift «Das Goetheanum» (Ende März 2018) einen anschaulichen, einen phänomenologischen Zugang zu dem Rätsel der Diskontinuitäten bahnen, der üblicherweise durch die Quantentheorie geschaffen werden soll. Wer etwas verfolgt hat, welch grosse Hoffnungen einerseits mit der Quantenphysik für unser Weltverständnis verbunden werden, und mit welchem Autoritätsanspruch andererseits auf diesem Gebiete kaum noch nachvollziehbare Behauptungen aufgestellt werden, der wird ein solches Vorhaben begrüssen und ihm ein warmes Interesse entgegenbringen wollen.

Aus solchem Interesse heraus mögen hier einmal von biologischer Seite einige Beobachtungen von «Quantensprüngen», von Diskontinuitäten dargestellt werden. Vielleicht kann daran ja Brauchbares auch für ein Verständnis der Diskontinuitäten im Stoffesreich erfasst werden. Diese Hoffnung wurde bestärkt durch eine Bemerkung Rudolf Steiners über das Wesen einiger physikalischer Grundbegriffe – Atom, Element, Kristall, amorphe Masse. In Vorbereitung einer Fragenbeantwortung notierte sich Steiner unter anderem:

> *«Elemente sind der Ausdruck bestimmter Kraftbegegnungen; dass sie sich als solche offenbaren, beruht darauf, dass die eine Kraft in ihrer Begegnung mit einer andern eine Wirkung hervorbringt; während andere Kraftrichtungen gegen einander unwirksam sind.»*
>
> (*Steiner* 1919)

Ein gewisses Einander-Wirksamwerdenlassen bzw. Einander-Unwirksammachen von «Kraftrichtungen» scheint mir auch den Formbildungs-Vorgängen bei Organismen zugrunde zu liegen. Es kann da in charakteristischen Erscheinungen ganz ohne technische Hilfsmittel verfolgt und entsprechend lebensvoll mit dem eigenen Denken durchdrungen werden.

Gern wird in der Metamorphosenlehre davon ausgegangen, dass die äussere Vielfalt ein Spielen um eine als typisch aufgefasste Mitte darstelle, welches durch die äusseren Umstände hervorgerufen wird. Denn ein Typisches wird in den sich aufdrängenden «Ähnlichkeiten» durchaus geahnt. Die Modifikationen werden dabei folgerichtig so gedacht, dass sie, entsprechend der Stärke äusserer modifizierender Einflüsse, schwächer oder stärker ausfallen können und somit ein Kontinuum der Formen denkbar wäre. Aber ganz abgesehen von der Frage, ob das im Goethe'schen Sinne Typische einfach in einer Art Mittelwert der empirisch festzustellenden Gestaltungen gesehen werden darf, der vielleicht nicht in der Realität existiert, aber doch prinzipiell existieren könnte, findet sich in der Natur neben scheinbar kontinuierlichen Übergängen auch bei durchaus kontinuierlicher Änderung der Umstände manche interessante Diskontinuität zwischen Formen, die doch als irgendwie miteinander verwandt erscheinen. Solchen trotz Diskontinuitäten evidenten Verwandtschaften soll hier einmal anhand des zunächst recht speziell erscheinenden, aber in seiner Überschaubarkeit doch allgemein aufschlussreichen Phänomens von Rippenbildungen bei Kakteen nachgegangen werden – mit Seitenblicken allerdings auch auf angrenzende Phänomene bei anderen Pflanzen.

Sprünge in der Rippenanzahl gemäss der Fibonacci-Folge

Zunächst erscheint es unmittelbar einleuchtend, dass ein gerippter Kakteenspross bei allmählich zunehmender Stärke seines Scheitels und mehr oder weniger konstant bleibender Rippenstärke immer mehr Rippen an diesem Scheitel entstehen lassen muss, auf denen seine «Augen» (die Dornenpolster, Areolen) längs aufgereiht sind. (Nimmt die Rippenstärke proportional zur Erstarkung der Sprossspitze zu, so muss sich die Rippenanzahl selbstverständlich nicht erhöhen. Auch diese uns zunächst vielleicht besonders einleuchtende Art der Erstarkung existiert natürlich und spielt phasenweise eine grosse Rolle.)[1]

Eine gewisse Diskontinuität scheint bei der Rippenvermehrung vorerst nur dadurch notwendig, dass die jeweils erreichte Rippenanzahl ganzzahlig

1 Vergleiche zur Frage der «ratio of primordium size to the meristem size (*P*/*M* ratio)» auch *V. Fierz* 2015.

ist; eine neue Rippe also plötzlich an bestimmter Stelle zwischen den bereits vorhandenen Rippen oder durch Teilung einer Rippe beginnt (Abb. 1). Aber das Sprunghafte geht oft noch deutlich darüber hinaus. Die Abb. 2 zeigt Kakteen, die im Zuge ihrer Erstarkung nach längerem Wachstum mit 5, 8, 13 bzw. 21 Rippen sehr rasch gleich 3, 5, 8 bzw. 13 neue Rippen eingeschoben haben, um anschliessend längere Zeit mit 8, 13, 21 bzw. 34 Rippen, weiter erstarkend, fortzuwachsen. Die genannten Zahlen gehören zur nach dem italienischen Mathematiker der Renaissance, Leonardo Fibonacci, benannten Fibonacci-Folge, bei der sich, mit den Zahlen 1 und 1 – oder auch 0 und 1 oder 1 und 2 – beginnend, jede folgende Zahl als Summe ihrer beiden unmittelbaren Vorgänger ergibt: 1, 1, 2, 3, 5, 8...

Die Änderungen bei den in Abb. 2 gezeigten Kakteen folgen also einer gemeinsamen Gesetzmässigkeit. Sie halten alle ausser an der einigermassen konstant bleibenden Areolen- bzw. Rippenstärke auch an einem weiteren Parameter fest. Die Art, wie die einzelnen Areolen am Gesamtspross aufeinander folgen, bleibt bei ihnen dieselbe – und zwar vor wie nach der Einfügung weiterer Rippen. Jede Areole folgt auf die nächstältere, vom

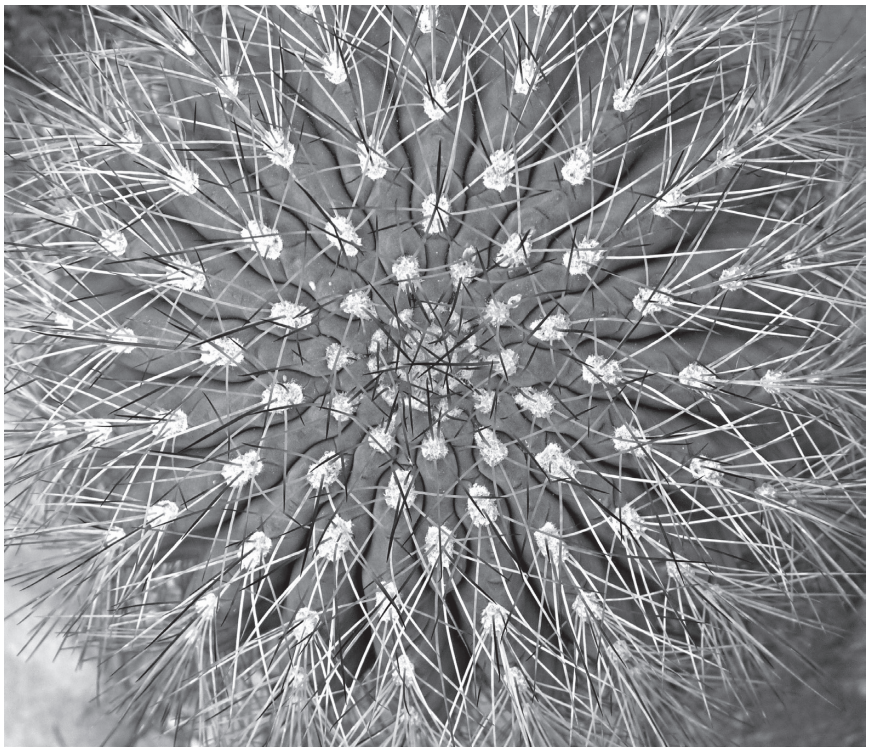


Abb. 1: Sprosspitze einer *Soehrensia (Echinopsis) formosa*. Die Rippenanzahl wurde hier im Zuge der Erstarkung durch Einschub einer neuen Rippe (unten Mitte im Bild) von 20 auf 21 erhöht. Foto: Wolfgang Röser, mit freundlicher Genehmigung.

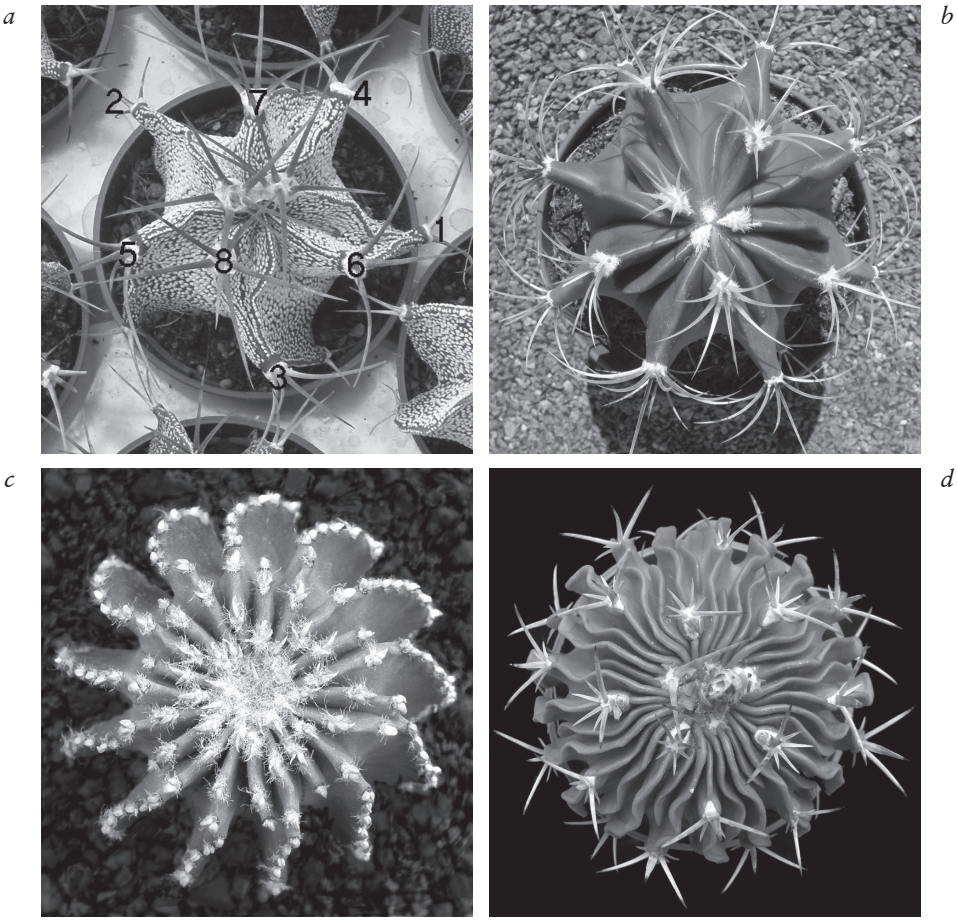


Abb. 2: *a) Astrophytum ornatum* nach dem Übergang von 5 zu 8 Rippen. Die Nummerierung der Areolen verdeutlicht hier die Entstehungsfolge («Grundwendel», bei diesem Exemplar entgegen dem Uhrzeigersinn).
b) Ferocactus histrix nach dem Übergang von 8 zu 13 Rippen,
c) Geohintonia mexicana nach dem Übergang von 13 zu 21 Rippen,
d) Stenocactus (Echinofossulocactus) spec. nach dem Übergang von 21 zu 34 Rippen.

Zentrum aus gesehen, im Winkel des Goldenen Schnittes. Dieser Winkel ist irrational und beträgt etwa 137,5°. Er teilt den Gesamtkreis so, dass der grössere Kreissektor zum Gesamtkreis im gleichen Grössenverhältnis steht wie der kleinere zum grösseren Kreissektor. (Die Drehrichtung, in der alle Areolen aufeinander in der sogenannten Grundwendel folgen, ist allerdings bei den einzelnen Exemplaren verschieden: bei a) und d) entgegen dem Uhrzeigersinn, bei b) und c) mit demselben.) Diese Anordnung bringt mit sich, dass sich nicht beliebige Areolen zu einer einigermassen in Längsrichtung des Sprosses verlaufenden Rippe verbinden können, sondern nur solche, die bezüglich ihrer Entstehung eine ganz bestimmte Anzahl von Schritten auseinander liegen. So stehen beispielsweise bei einem bestimmten Verhältnis

von Areolenstärke und Gesamtspross-Stärke Areolen in Längsrichtung des Sprosses einander nahe, die sich altersmässig jeweils um 8 Stufen voneinander unterscheiden. Sie können dann gemeinsam eine Rippe bilden. Die sieben zeitlich zwischen ihnen entstandenen Areolen liegen seitlich zu weit von ihnen ab und bilden daher eigene Rippen mit den zu ihnen wiederum jeweils im entsprechenden Entwicklungsabstand von 8 Stufen stehenden Areolen. Es folgt dann daraus ein Spross mit 8 Rippen. Die Grundwendel, auf der sämtliche Areolen ihrer Entstehungsreihenfolge nach liegen, durchläuft in diesem Falle etwas mehr als 3 Umgänge um den Spross von einer Areole bis zur 8 Stufen jüngeren und wieder auf der selben Rippe liegenden.

Ist der Spross im Verhältnis zur Areolenstärke bzw. zum senkrechten Raumanspruch der Areolen schlanker, so liegen jeder einzelnen Areole in Längsrichtung Areolen nahe genug für eine gemeinsame Rippenbildung, die nur um fünf Stufen jünger bzw. älter sind. Die Grundwendel umläuft dabei den Spross nur knapp zweimal von einer Areole bis zur fünf Stufen jüngeren, wieder auf der selben Rippe liegenden. Bei grösserem Sprossumfang wird eine solche in Längsrichtung eigentlich näher liegende Verbindung zugunsten der 8er-Verbindung aufgegeben, weil dann der *seitliche* Abstand zu den nur 5 Entwicklungsstufen auseinanderliegenden Areolen zu gross wird. Die 8 Stufen jüngeren Areolen liegen zwar nach 3 Grundwendelumgängen höher als die nur 5 Stufen jüngeren (mit 2 Grundwendelumgängen), aber dafür genauer über der Ausgangsareole. – Noch genauer darüber liegt die 13 Stufen jüngere Areole – allerdings in einem Abstand von nun knapp 5 Grundwendelumgängen. Der stets zu suchende Kompromiss zwischen einem möglichst geringen Höhenabstand und einem möglichst geringen seitlichen Abstand zwischen den sich zu einer Rippe verbindenden Areolen fällt dann zugunsten der 13-Rippigkeit aus, wenn bei steigendem Sprossumfang der seitliche Abstand zu den nur 8 Stufen entfernten Areolen zu gross und die resultierende Rippenspiralisierung zu stark wird für eine 8-Rippigkeit. Entsprechend verhält es sich bei den noch höheren Rippenanzahlen 21 und 34.

Die neu einzufügenden Rippen werden nicht in jedem Falle Schlag auf Schlag gebildet. (An den in Abb. 2a eingefügten Areolennummern beispielsweise kann abgelesen werden, dass sich Rippenteilungen bei Nr. 1, dann aber erst wieder bei Nr. 3 und 4 abgespielt haben.) Auch kommen «Provisorien» vor. Bei genauerer Prüfung wird man am Kaktus der Abb. 2d) zwei neu eingefügte Rippen finden, die bald wieder enden und auf gleicher Höhe in einem benachbarten Zwischenraum fortgesetzt werden (etwa bei «12 Uhr» und «halb 5 Uhr» im Bild). Da an der beschriebenen Geometrie der Areolenfolge aber festgehalten wird, müssen die Übergänge doch rasch vollzogen werden. Andere als die angegebenen Rippenzahlen würden eine völlig andere Areolenanordnung verlangen.

Bei den ebenfalls bei Stammsukkulenten (z.B. *Euphorbia mayuranathanii*) und anderen Pflanzen vorkommenden nur 3-rippigen Sprossen umläuft die Grundwendel den Spross von einer Areole zur nächsten derselben Rippe nur reichlich einmal, bei 5, 8 und 13 Rippen, wie schon erwähnt, etwa 2, 3 bzw. 5-mal, bei 21 Rippen dann etwa 8-mal, bei 34 Rippen etwa 13-mal (bei 55 Rippen 21-mal etc.). Immer ist es abwechselnd einmal etwas mehr, einmal etwas weniger als die angegebene Anzahl von Umgängen, wobei die letztere aber zunehmend genauer eingehalten wird. Dadurch liegen die Nachfolgerareolen mit höherer Fibonacci-Nummer eben genauer über der Ausgangsareole und haben bei grösserem Sprossumfang und entsprechend grösserem seitlichem Abstand jüngerer Areolen trotz ihres grösseren vertikalen Abstands die höhere «Attraktivität» als Rippenbildungspartner.

Man kann sich die beschriebenen Verhältnisse gut an dem Kiefernzapfen mit nummerierten Schuppen veranschaulichen, der in der Abb. 3 gezeigt ist. Seine Schuppen sind ebenso «goldschnittig» angeordnet wie die Areolen der in Abb. 2 gezeigten Kakteen, und man erkennt die abwechselnde Lage der Schuppen mit den Fibonacci-Nummern 2, 3, 5, 8, 13 usw. links und rechts der durch die Schuppe 0 laufenden Senkrechten, sowie deren zunehmende Annäherung an die letztere. (Die ebenfalls zur Fibonacci-Folge zählende Nr. 1 liegt so weit ab von der durch 0 verlaufenden Längsachse, dass sie auf die Rückseite des Zapfens fällt und daher im Bild nicht zu sehen ist.)



Abb. 3: Zapfen der Meerkiefer (*Pinus maritima*) mit teilweise nummerierten Schuppen (Schuppe 0 willkürlich gesetzt). Die Nummern einer 5er-, einer 8er- und einer 13er-Spirale weiss, die Fibonacci-Zahlen schwarz, abwechselnd links und rechts der Senkrechten durch 0 und mit zunehmender Annäherung an dieselbe.

Allerdings gehen diese Schuppen trotz ihrer Anordnung in z.T. gut erkennbaren (sogenannten diagnostischen) Spiralen keine festen Verbindungen miteinander ein, wie sie in der Rippenbildung bei den hier betrachteten Kakteen und anderen Stammsukkulenten vorliegen. Würden sich am gezeigten Zapfen Rippen ausbilden, so wären es im Hauptteil desselben vermutlich 13. Zwar sind hier auch die 5er- und 8er-Spiralen durch direkte Nachbarschaft der betreffenden Schuppen gut erkennbar (diagnostisch), doch sind die Reihen mit den jeweils 13 Stufen auseinander liegenden Schuppen die steilsten unter den diagnostischen, und die Annäherung an die Längsachse des Sprosses ist gewöhnlich entscheidend bei der Rippenbildung. – Im oberen, schmaler werdenden Teil des Zapfens bleiben die Schuppen zunächst noch ähnlich gross wie im breiteren Zapfenteil, so dass andere Nachbarschaftsverhältnisse eintreten müssen als im letzteren. Aber dies geschieht fliessend unter Abänderung der mehr oder weniger eckigen Schuppenform, je nach dem, ob die Schuppe nun 4, 5 oder 6 direkte Nachbarn hat. Man sieht z.B., wie sich die steil von links unten durch die markierte Schuppe 24 nach rechts oben durch die Schuppe 89 verlaufende 13er-Spirale allmählich auflöst. Die zu ihr gehörigen Schuppen berühren sich immer weniger und schliesslich nicht mehr. Dafür haben sich die Schuppen der flach von rechts unten nach links oben verlaufenden 3er-Spiralen einander so weit angenähert, dass sie sich berühren und nun als «diagnostisch» gewordene Spiralen die 13er-Spiralen unterbrechen. Da keine Rippenbildung, keine festen Brücken zwischen den Schuppen bestehen, verläuft dieser Übergang völlig unauffällig. Würden die Zapfenschuppen wie die betrachteten Kakteenareolen an gleichmässigen Verbindungen untereinander festhalten und dieselben in parallelen, nicht durchkreuzbaren Rippen zum Ausdruck bringen, so müsste der Zapfen etwa auf der Höhe von Schuppe 89 mehr oder weniger abrupt von der 13-Rippigkeit zur 8-Rippigkeit zurücksetzen, weil nun die 8er-Spiralen die steilsten diagnostischen sind. 5 Rippen würden dabei blind enden, während sich bei den verbleibenden 8 die Spiralrichtung umkehrte (vgl. Abb. 4).

Zwischenresumee

Was liegt nun, verallgemeinert, den beschriebenen Diskontinuitäten zugrunde? – Wir haben bei der Erklärung der vorgefundenen Verhältnisse einige Voraussetzungen machen müssen, die auch durch die Wirklichkeit nahegelegt wurden. So war eine Voraussetzung, dass die Rippen- bzw. Areolenstärke weitgehend konstant bleibt und nicht im gleichen Masse wie die Stärke des Sprossscheitels zunimmt. Ausserdem war vorauszusetzen, dass der Winkelabstand zwischen den aufeinander folgenden Areolen



Abb. 4: Gleicher Zapfen wie in Abb. 3, diesmal mit eingezeichneten hypothetischen Rippen entsprechend der sich wandelnden Nachbarschaftsverhältnisse (siehe Text).

gleich bleibt. Wir haben «Kräfte» anzunehmen, die dieses Konstantbleiben bei veränderten Begleitumständen bewirken. Bzw. wir haben nach den Ursachen zu suchen, warum diejenigen Kräfte, die eine Veränderung, ein Wachstum bewirken, auf die genannten konstant bleibenden Grössen keinen Einfluss haben.

Die Konstanz des «goldschnittigen» Divergenzwinkels zwischen den aufeinander folgenden Areolen bzw. Zapfenschuppen verweist zunächst auf eine Art Abstossungskraft, die zwischen ihnen wirksam sein muss. Eine neue Anlage kann nur in möglichst grossem Abstand von den ihr vorausgehenden, schon mehr erstarkten entstehen. Sonst würde sie von denselben für deren eigene Ausbildung vereinnahmt werden. – Würde nur ihre unmittelbare Vorgängerin auf ihren Entstehungsort Einfluss nehmen, so würde sie derselben opponiert entstehen; also mit einem Divergenzwinkel von 180° – wofür es auch genügend Beispiele gibt, etwa unter den Jungpflanzen einkeimblättriger Gewächse (Monocotyledonen) und weiteren Pflanzen auch unter den Kakteen (siehe unten). Wirkt die vorletzte Anlage noch mit auf die Lage einer neuen Anlage ein, so wird die letztere nicht wieder

direkt über ihr liegen, sondern seitlich versetzt, wenn auch wegen des grösseren *vertikalen* Abstands nicht so weit versetzt wie gegenüber ihrer *unmittelbaren* Vorgängerin. Wirken nun sehr viele in gleichmässigen Abständen nacheinander entstandene Areolenanlagen in entsprechender Weise aufeinander ein, so kann das beschriebene Spiralennetz entstehen, in dessen Knotenpunkten sich die Areolen befinden.[2]

Nun könnte man mit der Erkenntnis des Gesetzmässigen in der Areolenanordnung leicht geneigt sein, die letztere zu verabsolutieren. Die Natur belehrt uns aber schon durch das Phänomen der Rippenbildungen, dass neben dem Prinzip der Abstossung, des Abstandnehmens auch ein polares Prinzip des Verbindens als wirksam gedacht werden muss. Es ist ja auch einleuchtend, dass z.B. die Versorgung neuer Anlagen durch bereits funktionierende Organe zu geschehen hat und sich insofern neben das Abstandhalten auch ein Prinzip des Verbindens, des Nähe-Suchens stellen muss. Ein Verständnis der Anzahlen, in denen die Rippen auftreten können, sowie der Zahlensprünge, die bei veränderten Voraussetzungen zu beobachten sind, ergibt sich, wie gezeigt, erst unter Berücksichtigung des Zusammenwirkens der beiden gegensätzlichen Prinzipien. Fehlt (wie beim Kiefernzapfen) der entsprechende Ausdruck des einen Prinzips, so fehlen auch die sonst so charakteristischen Entwicklungssprünge. Die ganze Art, wie eine Pflanze auf gegebene äussere Verhältnisse reagiert, «beruht darauf, dass die eine Kraft in ihrer Begegnung mit einer andern eine Wirkung hervorbringt; während andere Kraftrichtungen gegeneinander unwirksam sind.» Erst, wenn die Erstarkung des Kaktussprosses so weit fortgeschritten ist, dass die z.B. vorhandenen 8 Rippen zu stark spiralisiert werden und die Areolen der steileren 13er-Spiralen einander nahe genug gerückt sind, findet ein Schritt von 8 zu 13 Rippen statt. Bis dahin ist das Bestreben, die Rippenanzahl der Erstarkung anzupassen, unwirksam.

So ist es nahe liegend, auch andere «Bestrebungen» der Pflanze anzunehmen, als die bisher ins Auge gefassten. Z.B. ist die Spannung zwischen der Tendenz, möglichst längs zur Sprossachse verlaufende Verbindungen zwischen den Areolen auszubilden, und ihrer möglichen Realisierung natürlich bei den bisher ins Auge gefassten Verhältnissen besonders in den Zwischenphasen der Entwicklung (vor dem Umschlag in eine neue Rippenorientierung) sehr hoch und nie völlig aufgehoben. Bei einer Organ-

2 Die bereits bekannten geometrischen Stellungsverhältnisse von Pflanzenorganen auf das Prinzip des Abstandhaltens zurückgeführt zu haben, wird im allgemeinen Wilhelm Hofmeister wegen seiner diesbezüglichen Darstellung von 1868 zugeschrieben.

anordnung nach dem Goldenen Schnitt gibt es ja keine genau übereinander liegenden Areolen (bzw. Zapfenschuppen o.a.). Die Rippenbildung wird durch diese Anordnung immer mehr oder weniger stark spiralisiert (bei 3, 8, 21 usw. Rippen in der Grundwendelrichtung, bei 5, 13, 34 usw. Rippen entgegen derselben). Ein gewisses «Ideal» des Verbindungsprinzips verlangt ebenso wie das «Ideal» kleinerer Anpassungsschritte, die weniger grosse Spannungen zwischen Rippen- und Gesamtsprossstärke auftreten lassen, andere Verhältnisse als die bisher betrachteten.

Indem wir uns so, angeregt durch die beobachtbaren Tatsachen, denkend in die «Bestrebungen» der Pflanze einzuleben versuchen, kommen wir zu Hypothesen. Die Erkenntnis der Spannung zwischen Kräften, die doch jeweils für sich als zum Wesen der Pflanze gehörige anzuerkennen sind, lässt nach solchen Alternativen zu den vorgefundenen Verhältnissen suchen, durch die die Spannungen vermieden würden. Und die Vielfalt der in der Natur vorzufindenden Gestaltungen regt an, sie mit den hypothetisch anzunehmenden in Beziehung zu setzen. Die Natur selbst führt die Experimente durch, an denen abgelesen werden kann, ob die hypothetisch anzunehmenden Konsequenzen bestimmter Abwandlungen tatsächlich mit den Tatsachen übereinstimmen oder nicht. Zugleich kann das bei diesen Abwandlungen konstant bleibende «Urpflanzliche» immer besser, immer mehr von den Zufälligkeiten der konkreten Umstände gereinigt erfasst werden. Solchen Abwandlungen des vorläufig erfassten Prinzips der Wechselwirkung unterschiedlicher Kräfte wollen wir uns nun widmen. Wir werden dabei auf weitere «Kräfte» oder «Bestrebungen» aufmerksam, die aber doch stets zusammen ein harmonisches Ganzes bilden.

Erweiterungen

In Abb. 5 ist ein Kaktus zu sehen, der das Wachstum von 3 seiner 8 Rippen ziemlich gleichzeitig eingestellt hat, obwohl er dabei erstarkt ist. Eine zunächst frappierende Ausnahme von der Regel in ihrer bisher erfassten Form! Bei genauerer Untersuchung stellt sich heraus, dass hier eine recht plötzliche Erstarkung der Einzelrippen bzw. auch der Areolen stattgefunden hat. Sie ist verhältnismässig stärker als diejenige des Gesamtsprosses, so dass zum Ausgleich eben die Rippenanzahl reduziert werden musste. Bei anderen Kakteen sind solche Umschwünge in der Rippen- und Areolenstärke noch auffälliger, etwa bei dem in Abb. 6 gezeigten *Cereus peruvianus var. tortuosus* oder den beliebten *Epiphyllum*- und manchen *Disocactus*-Arten mit ihren breiten, blattartig flachen, also nur 2-rippigen Sprossen, welche aber zunächst «normal» mehrkantig wachsen.



Abb. 5: *Astrophytum myriostigma f. nudum*, der wegen einer Erstarkung seiner Rippen, die gegenüber der Sprosserstarkung überproportional ist, das Wachstum von drei Rippen plötzlich beendet und die Rippenanzahl damit wieder von 8 auf 5 reduziert hat.

a



b

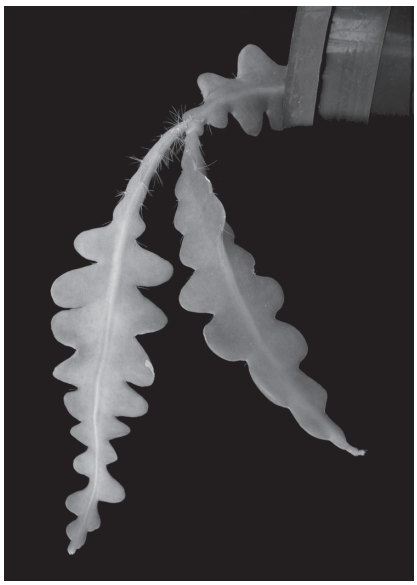


Abb. 6: a) Junger *Cereus repandus (peruvianus) f. tortuosus* mit seiner recht deutlichen und abrupten Erstarkung der Rippen und Areolenfelder (Vergrösserung der Areolenabstände). Die Rippenanzahl wurde hier von 5 auf 4 reduziert. Die ungewöhnliche Spiralisierung der Rippen scheint der im Text besprochenen Tendenz zu widersprechen, möglichst vertikale Areolenverbindungen durch Rippeneinschub auszubilden. Sie macht uns aber nur auf einen weiteren zu berücksichtigenden Zusammenhang aufmerksam: den zwischen der Rippenanzahl und der Stärke des zentralen Sprossachsenteiles. Beides ist nicht unbedingt voneinander abhängig und aneinander angepasst. Der schmale Zentralteil erlaubt keine Vermehrung der starken Rippen und somit auch keine Entspiralisierung derselben.
b) Zwei Triebe des Blattkaktus' *Epiphyllum anguliger*, an denen der Übergang von der basalen Mehrrippigkeit zur Zweirippigkeit erkennbar ist. Die mit diesem Übergang verbundene Vergrösserung der verbleibenden beiden Rippen formt eine Art «Blattspreite» am zuvor gebildeten «Blattstiel». Wie diese Spreite nicht spiralisiert, sondern flach sein kann, wird weiter unten im Text diskutiert.

Man könnte hier fragen, was zu solch einer plötzlichen Erstarkung der Areolen, die sogar über das zur Erhaltung der bisherigen Rippenanzahl notwendige Mass hinausgeht, geführt hat. Eine wohl im Folgenden noch plausibler werdende Antwort könnte sein, dass die im Zuge der Sprosserstarkung zunehmende Spiralisierung bzw. Horizontalisierung der «Grundwendel», also der geringer werdende Altersabstand zwischen den aufeinander folgenden Areolen, zu gruppenweisen Fusionen derselben und somit zu ihrer neuen Grössenordnung geführt hat.

Ausser der schon betrachteten Tendenz zu mehr oder weniger *vertikalen* Zusammenschlüssen in der Rippenbildung gibt es unverkennbar auch die Tendenz zu *horizontalen* Fusionen. Am eindrücklichsten können wir das vielleicht dort erleben, wo zwar die Blätter noch in gleichmässigen, goldschnittigen Schritten nacheinander am Sprossscheitel erscheinen, aber diese Gleichmässigkeit in ihrer vertikalen Verteilung nachträglich bei der Strekkung der Sprossachse aufgeben und sich zu Wirteln zusam-menschliessen. Die Abb. 7 zeigt dies an einer allerdings nicht zu den Kakteen gehörigen Pflanze. Sprünge – von Wirtel zu Wirtel – sind hier also in der vertikalen



Abb. 7: Ein Trieb von *Peperomia verticillata* mit 5-zähligen Blattwirteln. Er demonstriert die Tendenz der Blätter, sich trotz sukzessiver Entstehung (im Divergenzwinkel des Goldenen Schnittes) gruppenweise zusammenzuschliessen.

Anordnung der Blätter zu finden. – Eine Steigerung solcher Zusammenschlüsse zu einem neuen Ganzen kann wohl der plötzlichen Areolenvergrösserung zu Grunde liegend gedacht werden. Jede der nun grossen Areolen entspricht einer ganzen Areolengruppe, wobei sich allerdings die nächste zu einer Grossareole zusammengeschlossene Gruppe nicht, wie bei den Wirtelbildungen, quasi noch einmal durchwachsend *über*, sondern *neben* ihren Vorgänger stellt wie ein («sympodial») fortsetzender Seitentrieb sich neben einen in Blütenbildungen erschöpfenden Vorgänger stellt.[3] So wären die plötzlichen Areolenvergrösserungen eine Art noch im vegetativen Bereich bleibender Vorläufer der Blüten- oder auch Blütenstandsbildung.

Wie oben schon erwähnt kommen neben den mehr oder weniger *plötzlichen* häufig auch *kontinuierlich* erscheinende Vergrösserungen der Rippen bzw. aufeinander folgenden Areolen vor. Wir hätten nun anzunehmen, dass diesem scheinbar einfachen Erstarken einer einzigen Areolenanlage, wenn auch weniger auffällig, ebenfalls Zusammenschlüsse von immer mehr potentiell selbständigen Areolenanlagen zu Grunde liegen.

Ein noch höherer Grad von stufenweiser «Einebnung» als bei der in Abb. 7 gezeigten *Peperomia* liegt bei den gewöhnlichen wirteligen Blatt- bzw. Areolenstellungen vor, über die W. Troll sagt:

> *«Die Wirtelstellung wird von zwei Gesetzmässigkeiten beherrscht, der Regel der Aequidistanz und der Regel der Alternanz. Die erstere besagt, dass die an einem Knoten befindlichen Blätter* (respektive Areolen, Zapfenschuppen o.a., M.G.) *daran in gleichen seitlichen Abständen verteilt sind. Dazu kommt die Alternanz, d.h. die Blattorgane aufeinander folgender Wirtel wechseln in ihrer Stellung in der Weise miteinander ab, dass die des einen Wirtels in die Lücken zwischen denen des nächst oberen oder unteren fallen.»*
>
> (*Troll* 1937, S. 97)

Die Abb. 8 zeigt einen solchen Fall. Die Rippenanzahl beträgt dadurch natürlich stets das Doppelte der Anzahl auf einer Höhe stehender Areolen und kann nur eine gerade sein (in unserem Falle 16). Eine auch nur einigermassen gleichmässig fortlaufende Nummerierung der Einzelareolen über mehr als zwei Wirtel hinweg, bei der auch die Areolen auf einer Rippe gleichmässige

3 Auch die Blütenbildungen sind ja nur komplexere horizontalisierte Vereinigungen einzelner Organanlagen zu einem neuen Ganzen. Zu ihrer Verwandtschaft mit Einzelblatt-Bildungen, vgl. *Gädeke* 2017.

Zahlenabstände aufweisen, ist hier gar nicht möglich (siehe auch *Gädeke* 2012). Bei den beiden äusseren Blattorgan-Kreisen einer Rosenblüte, die, anders als die in Abb. 7 gezeigten Wirtel, schon äquidistant und alternierend sind, kann wegen des Mangels an Vertikalverbindungen gerade noch fortlaufend nummeriert werden, und die Nummerierung entspricht auch der gradweisen Ausdifferenzierung der Kelchblätter (die ersten beiden mit «Bart» – also noch stärker laubblattartig gefiedert –, das dritte mit einem «halben Bart», das vierte und fünfte «bartlos») sowie der gegenseitigen Überdeckung der Blütenblatt-Seiten. (siehe Abb. 9). Bei mehreren alternierenden und untereinander Rippen bildenden Wirteln bildet jeder Wirtel einen Kreis für sich, innerhalb dessen eine Reihenfolge der Einzelblätter bzw. -areolen bedeutungslos wird.

Bei alternierenden Wirteln können sich Rippen zwischen den jeweils zwei «Etagen» auseinanderliegenden Areolen ausbilden. Sie sind dann vollkommen gerade, nicht spiralisiert. Da die Rippenbildung auch im Falle nicht-wirteliger Areolenanordnung in der Regel möglichst längs der Sprossachse erfolgt, kann man sagen, dass Rippenbildungen bei alternierend-wirteliger Areolenanordnung gewissermassen das Ideal der Rippengestaltung darstellen. Das Verbindungsprinzip kommt hier wie

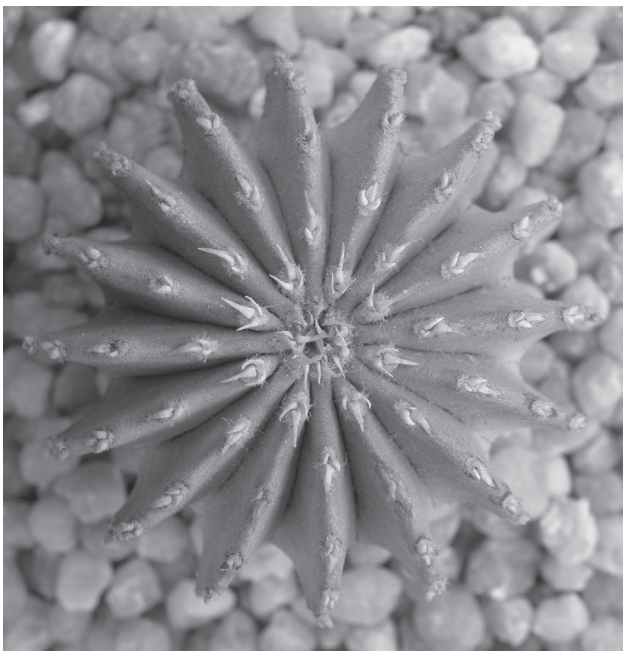


Abb. 8: *Geohintonia mexicana* mit alternierenden 8-zähligen Areolenwirteln und dementsprechend 16 Rippen.

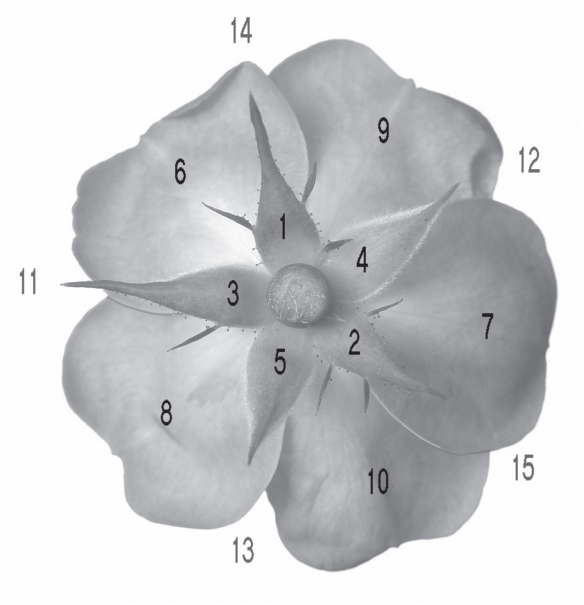


Abb. 9: Rosenblüte von unten mit nummerierten Kelch- und Kronblättern. Der dritte Nummernkreis vor den Kelchblattspitzen gibt die Nummern an, die sich theoretisch bei einem dritten Wirtel und entsprechender Fortsetzung wie zwischen Kelch und Krone ergeben würden. Der Zahlenabstand dieser Nummern zu den Nummern der darunter stehenden Kelchblätter wäre hier teilweise 8, teilweise 13 und somit nicht gleichmässig. Bei Blattstellungen mit mehr als zwei alternierenden Wirteln ist eine gleichmässig fortlaufende Nummerierung der Organe, die auch zu gleichen Nummernabständen auf den Längsreihen führt, nicht möglich – ausser bei dem Sonderfall der einzähligen «Wirtel» bzw. der zweireihigen (distichen) Organstellung (siehe unten).

auch in der Vereinigung mehrerer Areolen in einem Wirtel besonders rein zum Ausdruck. Andererseits wird es dabei auch von einer besonderen Wirksamkeit des Abstandhaltens kompensiert: Äquidistanz und Alternanz bringen dieses letztere Prinzip hier zum Ausdruck, während sie bei den durch Abb. 7 illustrierten Verhältnissen noch fehlen.

Übrigens ist auffallend, dass die nur 2-rippigen, also flachen Sprosse z.B. der beliebten Oster- und Weihnachtskakteen (aus den Gattungen *Hatiora* und *Schlumbergera*) oder der oben schon im Zusammenhang mit der plötzlichen Rippen- und Areolenvergrösserung erwähnten *Epiphyllum*- und *Disocactus*-Arten ebenfalls die Spiralisierung vermissen lassen (siehe Abb. 6b). Sie wäre zu erwarten, wenn man hier von goldschnittig aufeinander folgenden Areolen ausginge, die sich entlang von zwei Rippen miteinander verbinden. So ist es sinnvoll, auch diese Sprosse als den Gesetzen der Wirtelbildung mit ihrer Äquidistanz und Alternanz folgende anzusehen. Die Anzahl der zu einem Wirtel gehörigen Areolen wäre hier allerdings auf 1 reduziert bzw.

der ganze Wirtel ist zu einer Areole zusammengefasst. Bei den in Abb. 8 gezeigten Wirteln beträgt der Winkelabstand zwischen zwei benachbarten Areolen eines Wirtels natürlich 1/8 des Vollkreises, d.h. 45°. Der nächste Wirtel kann als um die Hälfte dieses Winkels – 22,5° – gegenüber seinem Vorgänger versetzt angesehen werden. Bei einem einzähligen «Wirtel» wäre ein Winkelabstand der Areole zu ihrer «Nachbarin» – d.h. zu sich selbst – von 360° anzunehmen. Der nächste «Wirtel» wäre dann um die Hälfte dieses Winkels, also 180°, gegenüber seinem Vorgänger versetzt. So stehen die Areolen hier zweireihig, aber in nicht-spiralisierten Reihen wie auch sonst bei streng alternierenden Wirteln.[4]

Haben wir es nun mit Pflanzen zu tun, die auf die Anordnung ihrer Organe in alternierenden Wirteln «Wert legen», ohne auf eine bestimmte Anzahl von Organen innerhalb eines Wirtels festgelegt zu sein, so werden bei einem Übergang von 3er- zu 4er-Wirteln oder von 4er- zu 5er-Wirteln usw. im Zuge einer Sprosserstarkung und im Falle von Rippenbildungen natürlich auch Sprünge auftreten: Zweiersprünge (von 6 zu 8 bzw. von 8 zu 10 usw. Rippen). Z.B. bei dem baumartig gross werdenden argentinischen Kandelaberkaktus *Echinopsis terscheckii* (Synonym u.a. *Trichocereus terscheckii,* Abb. 10) und einigen seiner näheren Verwandten lassen sich solche Sprünge beobachten. Aber anders als bei den zuvor betrachteten Verhältnissen ändert sich dabei der Winkelabstand zwischen zwei benachbarten Organen (Blättern oder Areolen) sprunghaft. Bei einem Trieb mit 4er-Wirteln z.B. beträgt der Winkelabstand zwischen den Organen eines Wirtels natürlich 1/4 des Vollkreises (90°), und der nächste Wirtel ist um 1/8 des Vollkreises (45°) gegen seinen Vorgänger versetzt. Bei 5er-Wirteln haben die Organe eines Wirtels untereinander einen Winkelabstand von 72° und die aufeinander folgenden Wirtel erscheinen gegenüber ihren Vorgängern und Nachfolgern um 36° versetzt. Eine neue «Kraft» fällt also hierbei auf, die wiederum im Zusammenwirken mit der Wachstumskraft spezielle Wirkungen hervorbringt bzw. andere Kräfte wie diejenigen, die eine Winkelkonstanz intendieren, unwirksam macht.

4 Schwieriger zu erklären scheint mir vorerst die mangelnde Spiralisierung bei manchen 3-rippigen Sprossen, etwa der Kakteengattung *Hylocereus*. Die Stellung der einzelnen Areolen benachbarter Rippen zueinander ist dabei ausserordentlich variabel und scheint somit auch kaum noch mit der 3-Zahl der Rippen in bedingendem Zusammenhang zu stehen. Parallelen ergeben sich zu den merkwürdigen Varianzen zwischen Wechselständigkeit und Paarbildung («Jochbildung») in der Fiederstellung gefiederter Blätter oder Farnwedel.

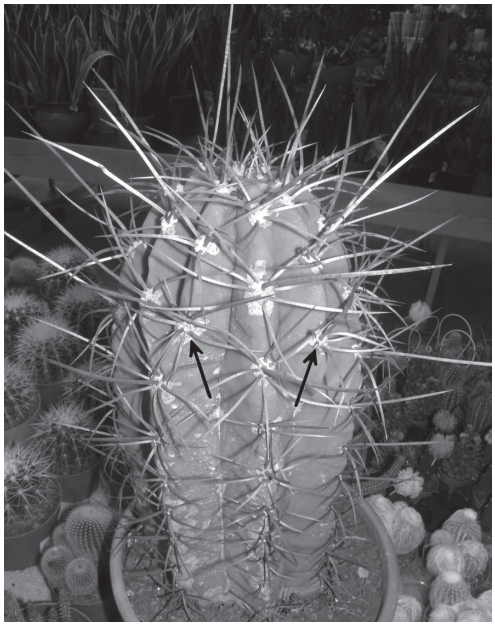


Abb. 10: *Echinopsis terscheckii.* Die beiden Pfeile weisen auf die ersten Areolen im Zuge der Sprosserstarkung neu eingefügter Rippen. Die Areolenanordnung ist hier sprunghaft von alternierenden 4er-Wirteln (8 Rippen) zu alternierenden 5er-Wirteln (10 Rippen) übergegangen – was allerdings aus dem Foto nicht zu ersehen ist.

So kann man von einer Beobachtung zu anderen Beobachtungen fortschreiten und bemerken, wie die konkreten Gestaltungen stets «Kompromisse» erfordern, die unter bestimmten Umständen tragbar erscheinen, unter anderen aber durch ganz andere ersetzt werden. Wir können bemerken, wie in der Organstellung mit streng alternierenden Wirteln das Spiralisierungsprinzip, das in den «goldschnittigen» Verhältnissen so deutlich zu Tage tritt, in den Hintergrund gedrängt erscheint. Eine bis zur «Einebnung» ganzer Organgruppen zu Wirteln fortgeschrittene Spiralisierung macht es möglich, die Spiralisierung von Knoten zu Knoten aufzugeben und zur unspiralisierten reinen Alternanz der Wirtel überzugehen.

Aber wir hatten schon bei der Erklärung der goldschnittigen Stellungsverhältnisse bemerkt, dass streng alternierende Stellung wie bei den zweireihig-wechselständigen Blättern bzw. Areolen eigentlich voraussetzt, dass immer nur der unmittelbare Vorgänger auf die Ausgestaltung seines Nachfolgers einwirkt. Oder wir müssten annehmen, dass die Abstossungskraft, mit der der Vor-Vorgänger eines Wirtels auf den letzteren einwirkt, wegen seiner alternierenden Stellung richtungsmässig zu «unentschieden» ist, um eine Abweichung von seiner eigenen Lage bei seinem «Enkel» zu bewirken. Dieser Voraussetzung genügen die gewöhnlichen Wirtelbildun-

gen offenbar. Doch ist anzunehmen, dass auch Wirtel sich unter anderen Umständen ebenso wie Einzelareolen in ihrer Stellung nach mehr als bloss ihrem unmittelbaren Vorgänger zu richten haben. Es müsste dann Wirtelbildung mit goldschnittiger Spiralisierung einhergehen. Das ist auch nicht selten der Fall. Abb. 11 zeigt einen Kaktusspross, bei dem stets zwei Areolen gleichaltrig sind, also einen Wirtel bilden, wobei diese Wirtel aber spiralig aufeinander folgen, nicht alternierend. (Ansonsten würde natürlich eine 4-Rippigkeit resultieren.) Sie folgen einander nun im halbierten Winkel des Goldenen Schnittes – bei 3er-Wirteln im gedrittelten Winkel usw.[5]

Dass auch solche Verhältnisse durchaus eine Eigendynamik annehmen und nicht ohne Weiteres in beliebige andere überführbar sind, demonstriert dieser Kaktus deutlich. Er ist gerade rasch von der 10-Rippigkeit zur 16-Rippigkeit übergegangen, um bei zunehmender Erstarkung doch an der Stellung seiner Areolen in 2er-Wirteln festhalten zu können. So entsprechen seine Rippenanzahlen stets dem Doppelten von Fibonacci-Zahlen (im vorliegenden Falle 5 und 8). Es hat kein Übergang von der 10-Rippigkeit zur ja in gewisser Hinsicht deutlich näher liegenden 13-Rippigkeit – also von einer verdoppelten zu einer einfachen Fibonacci-Zahl stattgefunden. Die

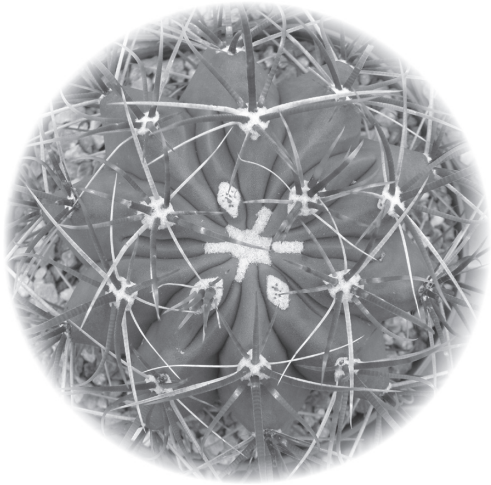


Abb. 11: *Ferocactus gracilis* mit paarweise gleichalten Areolen (2er-Wirteln), die im halbierten Winkel des Goldenen Schnittes aufeinander folgen. Die Pflanze hat bei ihrer Erstarkung an dieser Areolenanordnung festgehalten, indem sie durch rasche Einfügung von 6 neuen Rippen von der 10- zur 16-Rippigkeit überging (verdoppelte Fibonacci-Zahlen 3, 5 und 8).

5 Unter den einheimischen, nicht sukkulenten Pflanzen zeigen die Karden (*Dipsacus*) sehr schön solche spiralig aufeinander folgenden Blattwirtel – besonders deutlich in den Überwinterungsrosetten und den ebenso dicht stehenden Hüllkelchen (Involukren) der Blütenköpfe.

Wirtelbildung blieb stabil. Ihr zugrunde liegend ist eine durchaus eigene «Kraft» ins Auge zu fassen, aber diesmal in der Form, dass Wirtelgliederzahl und Divergenzwinkel dabei konstant bleiben – anders als bei den durch Abb. 10 illustrierten Verhältnissen mit steigender Zahl der Wirtelglieder.

Bemerkenswert ist auch, dass solche «Vererbung» einmal von einem Spross eingeschlagener Verhältnisse stattfindet, obwohl andere Sprosse der gleichen Art, ja sogar des gleichen Pflanzenexemplars anderen Verhältnissen folgen können. *Ferocactus gracilis* beispielsweise wächst oftmals ebenso mit Einzelareolen und der einfachen Fibonacci-Folge entsprechenden Rippenanzahlen wie sein in Abb. 2b gezeigter naher Verwandter *Ferocactus histrix*.

Fortgesetzte Beobachtungen bei ausreichender Liebe zum Detail belehren uns, dass die Möglichkeiten der Natur, die von uns jeweils für sich als so einleuchtend erlebten und daher gern verabsolutieren Verhältnisse durch ein Wirksammachen weiterer «Kräfte» abzuwandeln, ziemlich gross sind. Es kann hier Vollständigkeit ihrer Darstellung nicht angestrebt werden. Lediglich war mit der Darstellung einer gewissen Palette vorkommender Verhältnisse etwas eben jener Gefahr vorschneller Reduktionen vorzubauen. Und zugleich soll doch auch ein Gefühl dafür vermittelt werden, dass all die vorkommenden Möglichkeiten als blosse Abwandlungen des Zusammenwirkens der polaren Prinzipien von Auseinander-Entwicklung (Abstandhalten) und Zusammenfassen zu verstehen sind und dabei durchaus logisch erscheinende Parameterzusammenhänge ins Auge fallen, die uns die sonst so rätselhaften Entwicklungssprünge verständlicher machen.[6] – Die Darstellung der natürlichen Möglichkeiten soll aber doch nicht abgeschlossen werden, ohne wenigstens – mit kurzen Seitenblicken auf benachbarte weitere Phänomene – noch einmal zu den in der Abb. 1 gezeigten Verhältnissen zurückzukommen. Diese mögen uns zunächst wegen ihrer scheinbar nur geringfügigen Sprunghaftigkeit als die einleuchtendsten erschienen sein. Doch geben sie uns nun gerade deswegen neue Rätsel auf: Unter welchen Umständen können wohl Einer-«Sprünge» in der Rippenanzahl im Zuge der Sprosserstarkung auftreten? Gewiss nicht unter den bisher betrachteten Umständen eines Festhaltens an der Wirtelbildung oder am einmal angenommenen Divergenzwinkel zwischen benachbarten Areolen.

Schauen wir hier auf die Art der Abfolge bzw. Anordnung der Einzelareolen und nicht nur auf die zunächst so einleuchtend «sanfte» Rippenver-

6 Zu einigen weiteren modifizierenden Faktoren von Blattstellungsmustern siehe *Gädeke* 2012. Dort auch eine ausführlichere Darstellung des neueren ideengeschichtlichen Hintergrundes der Blattstellungslehre.

mehrung, so kommen wir zu folgendem Ergebnis. In Scheitelnähe, also *nach* der Einfügung der neuen Rippe, ist eine spiralige Anordnung der Areolen unverkennbar. Allerdings liegt immer nur eine Rippe zwischen zwei direkt aufeinander folgenden Areolen. Der Divergenzwinkel ist hier also sehr viel kleiner als derjenige des Goldenen Schnittes. Bei den konkret vorhandenen 21 Rippen beträgt er, wenn man von einer leichten Spiralisierung dieser Rippen absieht, 2/21 des Vollkreises, also etwa 34,3° (Goldener Schnitt, wie gesagt, ca. 137,5°). Verbindet man in gleicher Weise wie im Bereich *nach* der Rippeneinfügung benachbarte Areolen auch im älteren Sprossbereich *vor* der Rippeneinfügung, so offenbart sich, dass hier die Areolen in geschlossenen (wenn auch wegen der bevorstehenden Änderung der Verhältnisse etwas «verbeulten») Kreisen, also in Wirteln angeordnet sind. Es sind hier 10er-Wirtel, deren alternierende Folge zur Ausbildung der 20 Rippen Gelegenheit gibt.

Hier haben wir also nebeneinander wirtelige und spiralige Stellung; allerdings eine spiralige Stellung, die viel «Verwandtschaft» mit der wirteligen zeigt: In beiden Fällen liegt jeweils in horizontaler Richtung eine Rippe zwischen zwei benachbarten Areolen. Und auch in vertikaler Richtung sind die – auf einer Rippe – benachbarten Areolen jeweils durch eine «Etage» (einen Wirtel bzw. einen Spiralumgang) voneinander getrennt. Auch ein Festhalten an *diesen* Verhältnissen kann also zur bestimmenden «Kraft» werden; verbunden mit der durchaus einleuchtenden «Bestrebung» der Pflanze, auf eine kontinuierliche Erstarkung des Sprosses mit möglichst kontinuierlicher Erhöhung ihrer Rippenanzahl zu reagieren. Aber es erfordert dies eben einen im Grunde recht dramatischen Wechsel zwischen wirteliger und spiraliger Organstellung. Die flachen Spiralumgänge der Grundwendel ähneln hier in sich geschlossenen Kreisen so stark, dass auch eine entsprechende Organanordnung wie in Kreisen gleichaltriger Anlagen möglich ist.

Wie dramatisch im Grunde der äusserlich so unauffällige Wandel hier ist, wird deutlicher, wenn vergleichbare Übergänge sich einmal bei geringerer Rippen- bzw. Blattreihenanzahl abspielen. Die Abb. 12 zeigt einen solchen Fall (allerdings wiederum an einem Nicht-Kaktus). Gut zu sehen ist hier auch, dass die 6 Blattreihen bei alternierenden 3er-Wirteln vollkommen gerade verlaufen, während die 7 Blattreihen – wie stets bei dieser Art spiraliger Blattstellung – ebenfalls spiralisiert sind (und zwar in entgegengesetzter Richtung wie die Grundwendel; siehe dazu *Gädeke* 2012). Die Dramatik solcher Sprünge macht wohl auch verständlich, dass viele Pflanzen eher gleich zwei neue Rippen einfügen durch Aufspaltung zweier Blatt- bzw. Areolenanlagen, um an der wirteligen Blattstellung festhalten zu können – wie bei dem in Abb. 10 gezeigten Beispiel. Die Fähigkeit der

Augen oder Blattanlagen, sich aufzuspalten, um z.B. Wirtelbildungen mit mehr Anlagen pro Wirtel zu ermöglichen, verweist auf eine verborgene Vielheit in der Einheit jeder Anlage. So wird auch von dieser Seite her plausibel, dass in einer grossen Areole ein Zusammenschluss mehrerer kleiner Anlagen gesehen werden kann, deren Vorläufer sich am jüngeren Spross noch einzeln entfaltet haben (vgl. Abb. 5 und 6).



Abb. 12: Milder (Sechseckiger) Mauerpfeffer (*Sedum sexangulare*). Hier kommen ausser der goldschnittigen Blattanordnung in 5 spiraligen Längsreihen (nicht abgebildet) eine 6-reihige Anordnung (namengebend) durch alternierende 3er-Wirtel (in a) und c) links) sowie eine 7-reihig spiralige Anordnung (in a) und c) rechts) vor. Eine Ausnahme stellt ein Trieb dar, der von der 6-zeiligen zur 7-zeiligen Anordnung übergegangen ist (in b) ganz rechts). Die bei 6-Zeiligkeit geraden Zeilen werden dabei abrupt spiralisiert. In a) Darstellung der Triebe von oben, in b) von der Seite (hier ein 7-zeiliger Trieb links, ein 6-zeiliger in der Mitte), in c) Triebe von unten mit Markierung der Entwicklungsfolge.

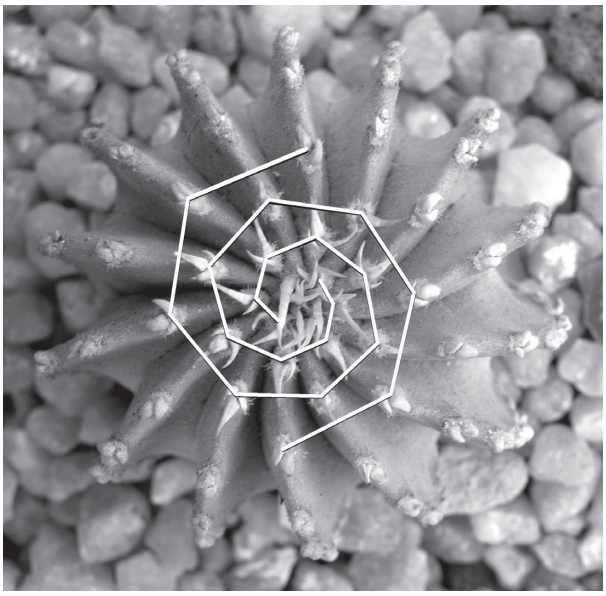


Abb. 13: *Geohintonia mexicana* mit 14 Rippen bei spiralig und unter Überspringung jeweils einer Rippe aufeinander folgenden Paaren gleichaltriger Areolen. Die gleichalten Areolen stehen sich um 180° gegenüber, die nächstjüngeren bzw. -älteren sind um ca. 2/14 des Vollkreises dagegen versetzt. Vergleiche die anderen in Abb. 2c und 8 gezeigten Areolenstellungen bei der selben Art!

Übrigens können auch die nicht-goldschnittig spiraligen Anlagenstellungen vervielfältigt, also mit Wirtelbildung kombiniert auftreten. Die Abb. 13 zeigt einen solchen Fall. Hier sind stets zwei Areolen gleichaltrig, bilden also einen Wirtel, und diese Wirtel folgen einander spiralig statt im 2/7- Winkelabstand (wie die Einzelblätter beim Milden Mauerpfeffer) im (ungefähren) 2/14-Winkelabstand. 14-Rippigkeit ist oft mit dieser Art der Areolenstellungs-Geometrie verbunden. Theoretisch wären hier auch alternierende 7-zählige Wirtel möglich, die dann statt spiralisierter Rippen gerade Rippen mit sich brächten. Sie scheinen mir jedoch, zumindest bei dieser Pflanzenart, selten verwirklicht zu sein.

Da die Abb. 2c, 8 und 13 vergleichbar erstarkte Sprosse derselben Pflanzenart (*Geohintonia mexicana*) zeigen, haben wir hier wiederum ein schönes Indiz für die «Verwandtschaft» auch jener «Kräfte» untereinander, die in ihrem Zusammen- und Gegeneinanderwirken doch zu durchaus verschiedenen und nicht ohne weiteres ineinander überführbaren geometrischen Verhältnissen führen. Wenn auch oftmals «Vorlieben» einer Pflanzenart oder -gattung für bestimmte Blattstellungen existieren, die sich gewiss aus ihrem jeweiligen morphologischen Kontext verstehen liessen, gibt es doch

besonders bei den Kakteen mit ihren dicht stehenden Augen und dem daraus resultierenden relativ leichten Eingehen neuer Beziehungen zwischen denselben fast überall zahlreiche Abweichungen von der Regel. Gerade sie regen an, die logischen Beziehungen zwischen dem Verschiedenen zu suchen.

Auch in anderen neueren Untersuchungen zur Phyllotaxis – von *Gola* (1997 und 2006), *Fierz* (2015) und *Rutishauser* (2019) – wird hervorgehoben, dass die Diversität der Blattstellungsmuster, die sich oft an einer und derselben Pflanze findet, einen aufmerksameren Blick auf die sich in der Musterbildung selbst offenbarenden Gesetzmässigkeiten verlangt. Die gewohnten Erklärungsversuche unter Hinweis auf Anpassung an Umweltgegebenheiten oder auch auf Erbfaktoren greifen hier nicht. Eine Bevorzugung bestimmter Muster in speziellen Verwandtschaftskreisen ist zwar oft gegeben, doch wird auch sie nur aus dem organischen Kontext selbst verständlich. *Rutishauser* (u.a. 2019) erweitert solche Hinweise auf die Beziehungen verschiedener Arten zueinander und betont dabei die schon Darwin durchaus bewusste Tatsache, dass der Verweis auf zweckmässige Anpassungsvorgänge im Verlauf der Evolution wesentliche morphologische Regelmässigkeiten nicht ohne Weiteres erklären kann. Dazu sei eine stärkere Zusammenschau der Ergebnisse ontogenetisch ausgerichteter Untersuchungen mit den phylogenetischen notwendig, wie sie seit etwa zwei Jahrzehnten in der Strömung der evolutionary developmental biology (Evo-Devo) angestrebt wird. Diese «modern synthesis» sei noch in eine «extended synthesis» (Morpho-Evo-Devo) überzuführen. Rutishauser verweist in diesem Zusammenhang auch auf Goethes Arbeiten.

Schliesslich sei noch auf einen wegen seiner scheinbaren Selbstverständlichkeit leicht zu übersehenden, aber doch im Grunde ebenfalls durchaus dramatischen «Quantensprung» hingewiesen: den des Erscheinens von Seitentrieben. In vielen Fällen wird man nämlich nach den zuvor meist in den Blick genommenen Rippen- bzw. Blattreihen-Vermehrungen im Zuge der Sprosserstarkung vergeblich suchen. Der in Abb. 12 gezeigte Trieb mit Übergang von 6 zu 7 Blattreihen z.B. war eine Ausnahme beim Milden Mauerpfeffer, und so wird man auch bei anderen Pflanzenarten oftmals zwar durchaus verschiedene Blattstellungen an verschiedenen Trieben, aber selten an einem und demselben Trieb finden. Der Übergang nach einer einmal «eingefahrenen» Art der Blattstellung erfordert immer starke Änderungen, und so wird er häufig ganz gemieden. Seitenknospen, bei denen noch keine Verbindungsmuster zwischen den Organanlagen vorgegeben sind, machen Übergänge zu neuen Verhältnissen leichter. (Die Offenheit der Verhältnisse an Seitenknospen ist gut vergleichbar mit derjenigen, die *Gola* (2006) für Keimpflanzen verschiedener Kakteen beschreibt.) Erstarkung findet dann ihren Ausdruck eher in einer Verzweigung als in einer Änderung

der Verhältnisse am bestehenden Spross selbst – sei es, dass eine neue Art der Organstellung sich am neuen Spross auslebt, sei es, dass neue Sprosse die vermehrte Wuchskraft ableiten, ohne dabei wesentliche «Neuerungen» gegenüber ihrer Mutterachse zu zeigen. Dass eine kompensatorische Beziehung besteht zwischen einer Erstarkung eines Sprosses einerseits und einer Verzweigung desselben andererseits, liesse sich gut auch an Gegenüberstellungen nahe miteinander verwandter Kakteen demonstrieren, wobei die einen eher umfangreiche Einzelsprosse, die anderen dichte Rasen kleiner Sprosse bilden. So steht etwa *Ferocactus robustus* dem Grossteil seiner oft mächtige Einzelexemplare bildenden Gattungsgenossen als – allerdings nicht sehr zum Ruhen einladender – «Polster»-Bildner gegenüber. Seine Einzelsprosse haben gewöhnlich nur 8 Rippen.

Selbst die verschiedenen Entwicklungsphasen einer und derselben Pflanze können sich in dieser Hinsicht charakteristisch unterscheiden – so etwa die reich «kindelnde» Jugendphase von «Bauernkakteen» (*Echinopsis*-Arten) und deren umfangreiche, kaum noch neu sich verzweigende blühreife Phase.

Fazit

Wir haben eine Reihe von «Urphänomenen» kennen gelernt, die für die Erklärung spezieller morphologischer Verhältnisse massgeblich sind und keineswegs einfach als direkte Wirkungen geänderter äusserer Gegebenheiten aufgefasst werden sollten. Stets wird auffallend auf zuvor Verwirklichtes, es im Wesentlichen bewahrend, aufgebaut. Diese gesetzähnlichen Verhaltensweisen bzw. Kräftekonstellationen stehen aber nicht beziehungslos nebeneinander, sondern bilden erahnbar ein Ganzes:

- Eines bereitet das andere vor und wird dadurch (zeitlich) ausgeglichen. Z.B. scheint Rippenvermehrung (etwa bei *Astrophytum*) die spätere Areolenvergrösserung und gegebenenfalls sogar einen damit verbundenen Rippenfortfall vorzubereiten. Rippenvermehrung bedeutet ja (bei goldschnittiger Stellung) ein Instabiler-Werden der Längsverbindungen (Rippen) durch grössere Spiralumgangsferne der miteinander verbundenen Areolen und zugleich ein Flacher-Werden der Spiralumgänge, das heisst eine Annäherung an die Wirtelbildung und Areolenvereinigung.
- Jede Einseitigkeit findet ihren Ausgleich auch (räumlich) in sich selbst: Vollendete Geradlinigkeit bzw. Vertikalisierung der Rippen wird – bei alternierend wirteliger Areolenstellung – ausgeglichen durch ebenso vollendete Horizontalisierung in der Wirtelbildung selbst. – Ferner: Bei spiralig einzeln aufeinander folgenden Areolen repräsentiert zwar die einzelne Areole selbst einen ganzen Knoten

und ist nicht bloss Teil eines Organkreises an demselben, aber sie ist dafür stärker in die ganze Folge ihrer Vorgänger und Nachfolger einbezogen als ein gewöhnlicher (alternierender) Wirtel.

– Eines erklärt das andere: Wirtelbildung als Schritt in Richtung einer Zusammenfassung von vielen Areolen zu einer einzigen macht z.B. die plötzliche Vergrösserung der Areolen verständlich, sowie die Möglichkeit zur Wiederaufspaltung von Areolen. Sie selbst tritt zwar als Zwischenschritt bei den Übergängen, die sich durch sie erklären lassen, gar nicht auf, sondern wird übersprungen, weil sie nicht mit der Einzelstellung der Areolen und deren Stellung in einem bestimmten Winkel zueinander, wie sie bei den in Abb. 5 gezeigten Verhältnissen wesentlich sind, kompatibel ist, aber ideell bildet sie dennoch das Verbindungsglied zwischen den sonst unvermittelt nebeneinander stehenden grossen und kleinen Areolen.

So liesse sich noch manches anführen, was illustriert, dass die jeweils ein bestimmtes Gestaltungselement konstituierenden «Kräfte» einen Kosmos in sich bilden und durchaus nicht beziehungslos nebeneinander stehen. Die Urphänomene verbinden sich untereinander zu einem Ganzen, einem «Typus» im Goethe'schen Sinne, der trotz der äusserlichen Verschiedenheit der Gestaltungen immer wiedererkennbar ist. Auf botanischem Felde bilden sie einen Mikrokosmos – den einzelnen Organismus. Doch kann von dessen Untersuchung ausgehend die «Logik» der Beziehungen einzelner Gesetzmässigkeiten untereinander gewiss auch im grossen Ganzen zunächst anorganisch erscheinender Phänomene gefunden werden: im Makrokosmos. Wir haben aber gesehen, dass die so logisch miteinander in Beziehung stehenden Kräfte Gestaltungssprünge bewirken sowohl innerhalb einer bestimmten Areolengeometrie (wie z.B. der goldschnittigen, der alternierend-wirteligen usw.) als auch zwischen diesen Geometrien. Vergegenwärtigen wir uns, welche Klarheit im Erfassen des Wesentlichen durch einen sorgfältigen Vergleich der zunächst scheinbar ganz beziehungslosen Verhältnisse der Rippenbildung und der Areolengeometrie erreicht werden konnte, so kann das wohl ermutigen, die zunächst gleichermassen willkürlich erscheinende Vielfalt von Linienspektren auf entsprechende Weise durchsichtig zu machen und «Kräfte» kennen zu lernen, die in ihrem Zusammen- und Gegeneinanderwirken das Beobachtbare hervorbringen.

Literatur

Fierz, V. (2015): Aberrant phyllotactic patterns in cones of some conifers: a quantitative study. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 84, N°. 2, S. 261–265.

Gädeke, M. (2012): Der Typus zwischen Rationalität und Irrationalität – oder: Das geheime Gesetz des Siebensterns (*Trientalis europaea*). In: Jahrbuch für Goetheanismus. Niefern-Öschelbronn, S. 129–168.
Gädeke, M. (2017): Hochblatt und Typus. In: Elemente d. N. 107, S. 5–35.
Goethe, J.W. (1817): Die Absicht eingeleitet. In: Goethes Naturwissenschaftliche Schriften (Hrsg. R. Steiner, 1890, Stuttgart, Berlin, Leipzig), Bd. 1, S. 7ff oder Leopoldina-Ausgabe (LA), Bd. 9, 1994, Weimar.
Gola, E.M. (1997): Phyllotactic spectra in cacti: Mammilaria species and some genera from Rebutia group. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 66, N°. 3–4, S. 237–257.
Gola, E.M. (2006): Phyllotactic pattern formation in early stages of cactus ontogeny. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 75, N°. 4, S. 271–279.
Hofmeister, W. (1868): Allgemeine Morphologie der Gewächse. In: Handbuch der Physiologischen Botanik, Bd. I. Leipzig, S. 405–664.
Rutishauser, R. (2019): Ever since Darwin: Why plants are important for evo-devo research. In: *Fusco, G.* (Hrsg.): Perspectives on Evolutionary and Developmental Biology. Essays for Alessandro Minelli. Padova.
Steiner, R. (1919): 1. Naturwissenschaftlicher Kurs. Faksimile 2. Aufl. 1964. Dornach, GA 320.
Troll, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 1, Berlin (Nachdruck 1967, Koenigstein-Taunus).

Manfrid Gädeke
Am Hahnenschnabel 19
DE – 89520 Heidenheim
manfrid.gaedeke@web.de