

Architektur und Verzweigungen in der Botanik

Ulrich Kull

Zusammenfassung

Verzweigungen treten in der Botanik bei Achsensystemen und der Blattaderung auffällig in Erscheinung. Die Verzweigungsmuster der Achsen führten zur Aufstellung der Architektur-Modelle. Bei den meisten Baumtypen zeigen die Verzweigungen eine selbstaffine Struktur; die Reiteration von Moduln ist dabei von den Umweltbedingungen abhängig. Plastizität auf der Basis reiterativer Selbstorganisationsvorgänge ist eine wichtige evolutive Anpassung der Pflanzen. - Am Beispiel der Blattaderung kann dem Problem der Genese von Gestalt nachgegangen werden; dabei ist die zirkuläre Kausalität biologischer Systeme deutlich zu machen. Analogien der Blattaderungsnetze zu Straßen- bzw. Wegenetzen in der Gestalt und in deren Genese werden an Beispielen aufgezeigt.

Einleitung

Höhere Pflanzen (darunter verstehen wir Blütenpflanzen und Farnpflanzen i.w.S.) sind unter anderem durch das Verzweigungssystem ihrer Achsen charakterisiert. Darauf ist es zurückzuführen, daß man Bäume an ihrem Habitus erkennen kann. wie uns z.B. die Reihe der nahe verwandten Arten Traubeneiche/Rotbuche/Ebkastanie (Abb. 1) zeigt. Krautige Blütenpflanzen sind vielfach ein vereinfachtes Abbild von Bäumen (sie sind auch in der Evolution aus Holzpflanzen hervorgegangen); eine besondere Betrachtung ihrer Verzweigungssysteme ist daher nur für Spezialfälle erforderlich und soll hier nicht erfolgen. Anders ist es bei den Verzweigungstypen der verschiedenen Farnpflanzen-Gruppen, die von der Evolution her primär krautig sind. Diese Verzweigungssysteme werden hier nicht betrachtet.

Verzweigungen gibt es aber nicht nur im Achsensystem der Pflanzen, sondern auch in den Leitelementen ("Adern" oder "Nerven") der Blätter. Deren Verzweigungen haben den Vorteil, daß sie näherungsweise als in einer Ebene angeordnet betrachtet werden können.

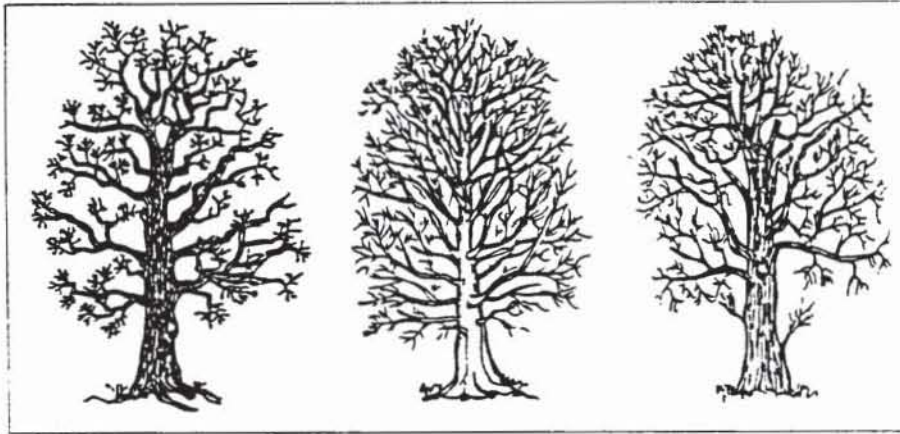


Abb. 1: Unterschiedlicher Habitus der drei nahe verwandten Arten Traubeneiche/Rotbuche/Ebkastanie. Alle drei Arten gehören zur gleichen Familie der Buchengewächse.

Architektur-Modelle

Die Untersuchung des Verzweigungsmusters von Bäumen führte zur Aufstellung von Architektur-Modellen. Dabei werden die Gestalt und Entwicklung bis zur Blüten- bzw. Fruchtbildung unter idealen Bedingungen zur Klassifikation verwendet. Eine Reihe von Alternativen im Grundbauplan ist sehr leicht zu erkennen: das Achsensystem kann unverzweigt oder verzweigt sein; eine Verzweigung kann gleichberechtigte Achsen aufweisen oder Haupt- und Nebenachsen bilden; die (relative) Hauptachse kann

einheitlich oder zusammengesetzt sein (indem ursprüngliche Nebenachsen die Hauptachse morphologisch fortsetzen: sympodialer Bau). Das Wachstum der Achsen kann aufrecht sein, kann eine deutliche horizontale Komponente zeigen oder kann sich im Verlauf der Entwicklung stark ändern. Eine Verzweigung kann kontinuierlich oder rhythmisch (z.B. immer nach einer Blütenbildung) erfolgen. Diese Alternativen dienen der Unterscheidung der insgesamt 23 Architekturmodelle (ausführlich dargestellt im Standardwerk (1), vgl. auch (2) und (3)).

Einachsiger-unverzweigt sind die einfachsten Modelle von HOLTUM (mit endständigen Blüten, dadurch Wachstum begrenzt) und von CORNER (mit seitenständigen Blüten, daher Wachstum im Prinzip unbeschränkt, vgl. Abb. 2 und 3). Liegt ein mehrachsiges System mit nur basaler Verzweigung vor, so spricht man von TOMLINSONs Modell, mit dichotomer Verzweigung durch gleichwertige Teilung der Endknospe erhält man SCHOUTEs Modell (Abb. 2).

Bei einer Gliederung in Stamm und Äste, wie sie der Laie für einen "normalen" Baum erwartet, können die Verzweigungen im einfachsten Fall gleichwertig sein. Diese Bedingung führt zu der Baumgestalt von LEEUWENBERGs Modell, die leicht identifiziert werden kann, auch wenn ihre Ausbildung und Trageleistung im einzelnen in Abhängigkeit von Umwelt-Anpassungen sehr unterschiedlich ist (Abb. 4, vgl. Lit. (3) u. dortige Abb. 1). Dieser LEEUWENBERG-Typus wird auch zu Modellrechnungen über Verzweigungssysteme herangezogen (vgl. z.B. Lit. (4), dortige Abb. 7). Sind die Verzweigungen nicht mehr gleichrangig, so daß eine sympodial aufgebaute Hauptachse (und entsprechend eine Achsenhierarchie) entsteht, so kommen wir zu KORIBAs Modell. Als Beispiel sei *Alluaudia comosa* gezeigt (Abb. 5), ein Baum oder Strauch, der an seiner charakteristischen "Hurrkan"-Gestalt schon von weitem zu identifizieren ist.

Eine deutliche Gliederung in Haupt- und Nebenachsen findet man z.B. bei RAUHs Modell (Abb. 6), dem bei uns Bergahorn und Waldkiefer zugehören. Die jeweiligen Seitenachsen sind hier stets kleinere Abbilder des Achsensystems. Weißtanne, Eibe und die Mehrzahl der Araukarien (Abb. 7) gehören zu MASSARTs Modell, bei dem die Hauptachse senkrecht wächst, die Seitenachsen aber horizontal. Ein Bautypus, bei dem sich die Achsen allmählich während der Entwicklung aufrichten, liegt bei TROLLs Modell vor, hierzu gehört z.B. die Rotbuche (Abb. 8). Diese Beispiele mögen hier genügen.

Die Architektur-Modelle verkörpern einen Idealtypus, nämlich das erblich vorgegebene Verzweigungsmuster. In der Ausgestaltung ist dieses variabel, zum einen weil Proportionsunterschiede auftreten (dies zeigen z.B. die verschiedenen Beispiele für das LEEUWENBERG-Modell), zum anderen weil die Festigkeit der Achsen unterschiedlich ist. Letzteres kann durch die Umweltverhältnisse wie auch durch genetische Unterschiede bedingt sein (dies zeigen z.B. die von vielen Baumarten bekannten Trauerformen, die in Parkanlagen häufig zu finden sind: Trauerweide, Trauerbuche, Trauerzeder usw.).

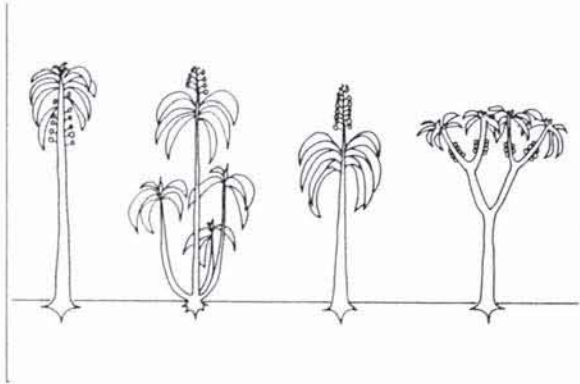
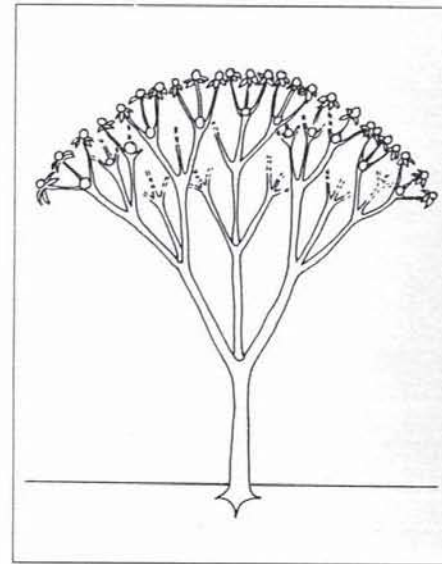


Abb. 2: Einfache Architekturmodelle. Von links nach rechts: CORNERs Modell, TOMLINSONs Modell, HOLTUMs Modell, SCHOUTEs Modell. (Nach TOMLINSON, verändert aus Lit. 5).



a) Schema des Modells nach TOMLINSON, aus Lit (5);



c) Frangipani-Baum Plumeria (in den Tropen überall gepflanzt).



Abb. 3: Baummelone, *Carica papaya* (CORNERs Modell).

Abb. 4: LEEUWENBERGs Modell:

b) Schrauben*palme* Pandanus (von Madagaskar);



Infolge der Einflüsse und Störungen von seiten der Umwelt wird das ideale Verzweigungssystem häufig nicht ausgebildet. Das reale Erscheinungsbild eines Baumes weicht deshalb vom Architektur-Modell mehr oder weniger ab. Dem trägt man dadurch Rechnung, daß man das reale oder "opportunistische" Modell in die Betrachtung einführt. Außer bei den einachsigen Architektur-Modellen zeigen opportunistische Modelle vielfach eine unregelmäßige Wiederholung von Baueinheiten. Diese Reiteration ist möglich, wenn die Baueinheiten Modul-Charakter haben. Eine solche nicht voraussagbare Wiederholung der Moduln kann eine Anpassung an veränderte Bedingungen, eine Folge von physiologischem Stress ("Angsttriebe", sind z.B. im Rahmen der Waldschäden zu beobachten) oder von mechanischen Verletzungen sein. Die Reiteration wird also in diesen Fällen vor allem durch Umweltfaktoren bestimmt; es wurde aber am Beispiel von RAUHs Modell bereits darauf hingewiesen, daß Reiteration auch zu den Bauplan-Eigentümlichkeiten verschiedener Modelle gehört.

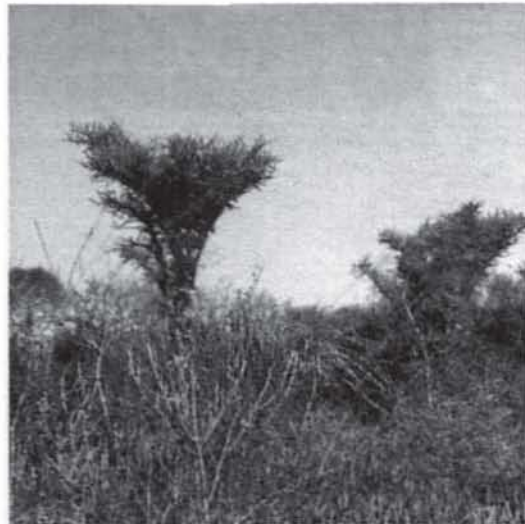


Abb. 5: Beispiel für KORIBAs Modell: *Alluaudia comosa* (Didieraceae) im Trockenbusch in Südwest-Madagaskar.

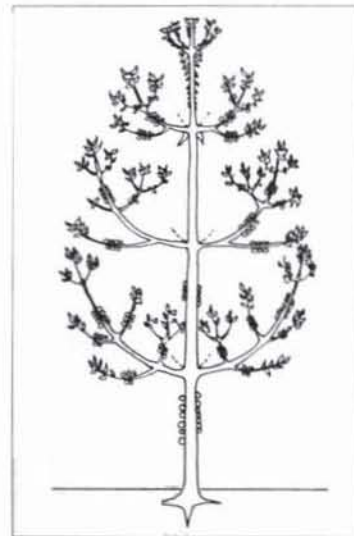
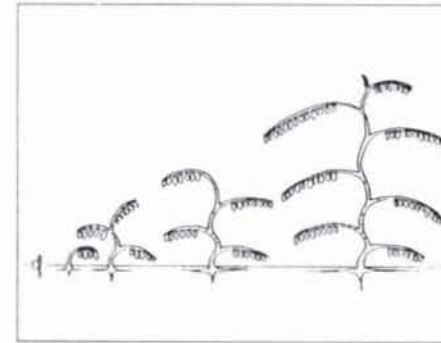


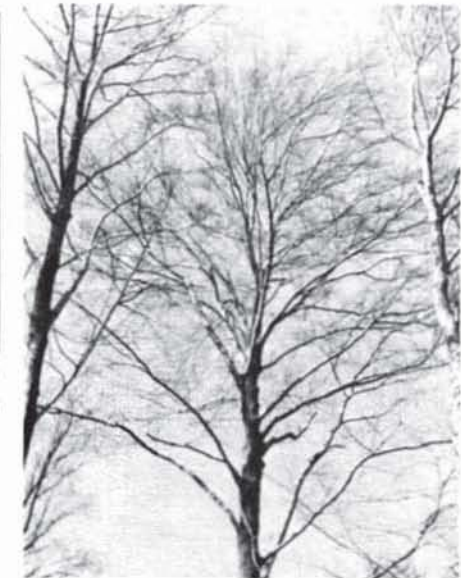
Abb. 6: RAUHs Modell, Schema nach TOMLINSON (aus Lit. 5).



Abb. 7: Beispiel für MASSARTs Modell: Araukarie.



a) Schema des Modells, mit der Entwicklung der Achse während des Wachstums der Pflanze (nach TOMLINSON, aus Lit. 5);



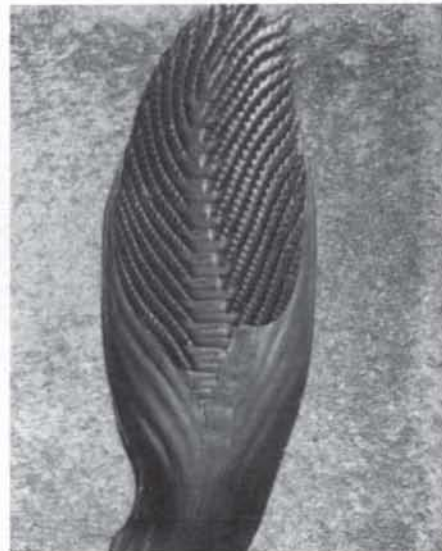
b) Rotbuche als Beispiel (Bild: A. HERBIG)

Abb. 8: TROLLs Modell:



a) Baum der Reisenden (*Ravenala madagascariensis*);

Abb. 9: Beispiele für Metamerie bei Pflanzen.



b) Blütenstand der Raphia-Palme (*Raphia ruffa*).

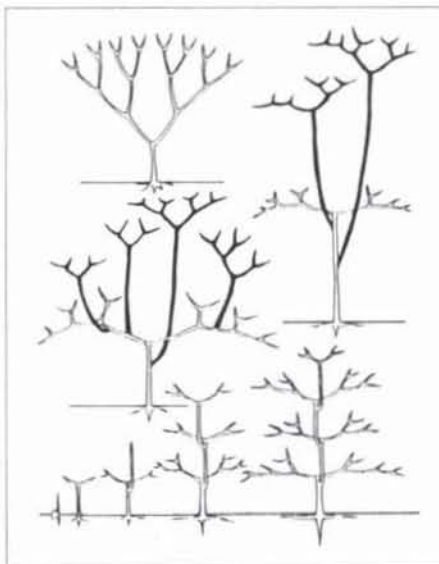


Abb. 10: Architektur-Kontinuum bei Reiteration.

Links oben: LEEUWENBERGs Modell, ohne Reiteration.

Links Mitte: Reiteration bei LEEUWENBERGs Modell.

Rechts oben: Konzentration der Reiterationen im apikalen Bereich des Stammes: Es entsteht eine Architektur, die jener von PREVOSTs Modell (unten dargestellt, mit Ontogenese) sehr ähnlich ist. Derartige Übergänge sind bei verschiedenen Pflanzenarten gefunden worden; sie erfolgen vor allem dann, wenn die Pflanze durch äußere Einflüsse geschädigt wurde.

(Nach HALLÉ, Lit. 7, umgezeichnet aus Lit. 5).



Abb. 11: Mammutbaum oder Wellingtonie (*Sequoiadendron giganteum*), Sequoia Natl.-park, Kalifornien.

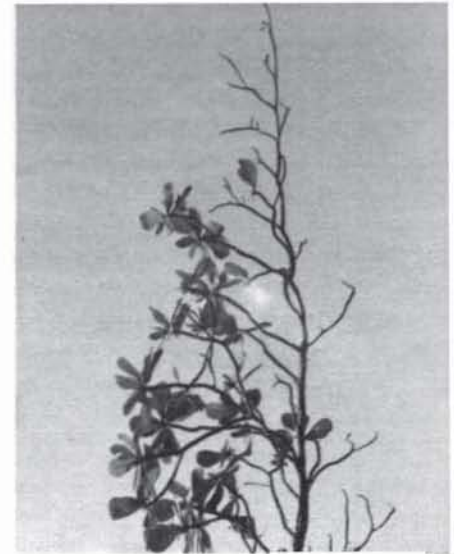


Abb. 12: Zweig von *Terminalia catappa*.

Reiteration

In der Gestaltbildung von Lebewesen ist Reiteration ein häufiges Phänomen. In ihrer einfachsten Form ist es eine Wiederholung völlig gleicher Baueinheiten gleicher Größe (Metamerie). Als Beispiele aus dem Bereich pflanzlicher Verzweigungssysteme seien der Madegassische Baum der Reisenden (*Ravenala madagascariensis*) und der Blütenstand der *Raphia*-Palme angeführt (Abb. 9). Bei *Ravenala* sind die völlig gleichgestalteten Blätter fächerartig angeordnet (das Architektur-Modell von *Ravenala* ist TOMLINSONs Modell, vgl. Abb. 2); beim *Raphia*-Blütenstand folgen die einzelnen Einheiten fiederartig aufeinander. Weit verbreitet sind Reiterationen, bei denen jeweils kleinere Wiederholungen der Grundeinheit das Gesamtsystem aufbauen. Es liegt dann eine selbststaffine Struktur vor, die als Fraktal beschrieben werden kann. Einfache Beispiele sind viele Farnblätter (z.B. Wedel von Wurmfarne und Adlerfarn). Der Aufbau des ganzen Systems auf der Basis der Selbstaffinität hat den Vorteil, daß relativ wenige Gene eine komplex erscheinende Gestalt hervorbringen können. So wie das komplizierte Nervensystem der höheren Tiere (und des Menschen) nicht in Einzelheiten erblich festgelegt sein kann (weil so viele Gene gar nicht vorhanden sind) und wesentlich unter Beteiligung von Selbstorganisationsvorgängen aufgebaut wird, so entstehen auch komplexe Gestalten bei Pflanzen unter Mitwirkung der Selbstorganisation - neben das genetische tritt das epigenetische System (vgl. 5). Dies erhöht die Plastizität des Organismus; so wird es z.B. dem Baum möglich, auch bei Störungen von außen die Lichtenergie möglichst effektiv zu nutzen und so den Energie-Input aufrecht zu erhalten

(vgl. 6). Die Plastizität durch reiterative Selbstorganisation wird zusätzlich gesteigert, wenn die Wiederholung ihrerseits variiert werden kann. Dann kann bei den Architekturmodellen sogar ein Modell ein anderes "imitieren"; man spricht auch von einem Architektur-Kontinuum (Abb. 10; vgl. 7).

Seitenachsen; Opportunistische Architektur

Bei der Mehrzahl der Architekturmodelle lassen sich Haupt- und Seitenachsen (Äste, Zweige) unterscheiden. Bei zahlreichen Baumarten kann sich der Winkel zwischen Haupt- und Seitenachse altersabhängig verändern, normalerweise durch Ausbildung von Reaktionsholz nach weitgehend abgeschlossenem Längenwachstum des jeweiligen Jahres. Die Winkelveränderungen beeinflussen die Blattpositionen und damit deren Ausrichtung zum Licht. Die Reaktionsholzbildung kann zur Abwärts- oder Aufwärtsbewegung der Seitenachse führen. Mit zunehmendem Alter einer Seitenachse kommt es oft zu weiteren Lageveränderungen, nun vor allem zu Abwärtsbiegungen infolge der Massenzunahme. Winkelveränderungen treten auch als Anpassung an mechanische Beanspruchung durch Umwelteinflüsse auf. So bilden Pflanzen, die über lange Zeit eine Schneeauflast zu tragen haben, mehr Reaktionsholz aus. Außerdem können die Seitenachsen stärker gebogen sein. Dies gilt z.B. für die Legföhre (Latsche) Sie ist mit der Waldkiefer eng verwandt, aber ihr Achitektur-Modell ist infolge der stark opportunistischen Architektur kaum mehr zu erkennen. Ein anderes Beispiel für sehr unterschiedliche Gestalt infolge einer evolutiven Anpassung an unterschiedliche Umweltverhältnisse sind die Mammutbäume Kaliforniens. Der Mammutbaum der feuchten Küstengebirge (Redwood, *Sequoia sempervirens*), der unter allen Nadelbäumen die größte Höhe erreicht, ist schlank gebaut; die Wellingtonie (*Sequoiadendron giganteum*) der trockenen mittleren Gebirgslagen ist demgegenüber viel massiger (Abb. 11)

Natürlich sind nicht nur die Verzweigungswinkel in vertikaler Richtung wichtig für die Gestaltbildung, sondern auch jene in der Horizontalen. Sie müssen so sein, daß die Blätter möglichst gleichen und hohen Lichtgenuß haben. An einfachen Fällen ließ sich der Einfluß des Verzweigungswinkels auf die effektiv arbeitende Blattfläche berechnen. Für den tropischen Baum *Terminalia catappa*, der jeweils fingerförmig angeordnete Blattgruppen am Ende von Seitenzweigen ausbildet (Abb. 12), ergab sich, daß die vorliegende Blattanordnung bezüglich Lichtausnutzung ziemlich optimal ist. Keiner weiteren Erklärung bedarf der Befund, daß die Zahl der Verzweigungen und die Größe der Blätter negativ miteinander korreliert sind.

Die Plastizität, die sich aus den Möglichkeiten der Reiteration und der Veränderung von Verzweigungswinkeln ergibt, führt dazu, daß ein bestimmtes Architekturmodell sehr unterschiedliche Anordnungen der Blätter aufweisen kann. Da die Blätter aber durch die Assimilation die neuen Bausteine der Pflanze liefern, wirkt ihre Effizienz auf den Weiterbau des Verzweigungssystems zurück. Veränderungen der Umwelt müssen daher Änderungen der Architektur im genetisch vorgegebenen Rahmen zur Folge haben. Das Ausmaß dieser opportunistischen Reaktionsweise der Pflanze ist selbst

wieder durch erbliche Anpassung im Evolutionsprozeß zustande gekommen. Einfache Architekturmodelle (z.B. HOLTUMs oder CORNERS Modell) haben meist eine geringere morphologisch-mechanische Adaptionfähigkeit als komplex-verzweigte Modelle. (Außerdem besteht auch eine unterschiedliche physiologische Plastizität verschiedener Arten, die nicht mit jener der Architektur korreliert, aber hier nicht zu erörtern ist.)

Bei starker Konkurrenz oder durch extreme Umwelteinflüsse kann die Gestalt einer Pflanze erheblich verändert werden (Abb. 13) Will man in Modellen der Verzweigungssysteme dem "Opportunismus" der Pflanze (als der Reaktion auf Umweltfaktoren) Rechnung tragen, so muß man stochastische Prozesse einführen

Optimierung

Die Gestaltplastizität führt, wie schon erwähnt, häufig zu der Optimierung des Verzweigungssystems in der individuellen Entwicklung hinsichtlich der hauptsächlichlichen Selektionsfaktoren. Erblich festgelegte Konstruktionsunterschiede sind in der Evolution entstanden. Dabei erfolgte ebenfalls eine Optimierung für die jeweils gerade wichtigen Aufgaben, so daß die Konstruktion diese möglichst effizient erfüllen konnte Diese Effizienz betrifft stets mehrere Faktoren gleichzeitig

- mechanische Eigenschaften. der Energieaufwand für die Konstruktion soll möglichst gering sein (vgl. 6)
- die Energiewandlung: darunter sind die physiologischen Vorgänge der Zelle zu verstehen (Photosynthese, Assimilatverwertung, Speicherung, Aufbau der Bausteine für die Konstruktionen), die ihrerseits der Selektion unterliegen (8)
- die Erhaltung: die aufgebauten Konstruktionen müssen erhalten werden, auch gegen äußere Störungen (oder potentielle Störungen, denen nur vorbeugend begegnet werden kann, wie z.B. Pilzbefall, Tierfraß)

Die Erhaltung von Konstruktionen bzw. die Reparatur von Störungen ist besser bei sich verzweigenden, iterierbaren Systemen möglich. Die Iterationsfähigkeit schafft ihnen ein Mehr an Plastizität gegenüber der Umwelt. Dagegen sind Systeme ohne Verzweigung als Tragesysteme oft energetisch vorteilhafter (vgl. 6), vor allem dort, wo die Lichtintensität hoch und eine sehr große Blattoberfläche deshalb nicht erforderlich ist Daher sind im Evolutionsprozeß solche unverzweigten Systeme (HOLTUMs und CORNERS Modell) immer wieder entstanden. Außerdem kann ein zunächst kaum oder gar nicht verzweigter Bautypus die prinzipielle Iterierbarkeit und damit Plastizität im Genom beibehalten (z.B. TOMLINSONs Modell). Da auch bei Wassermangel wenig verzweigte Systeme einen Selektionsvorteil erlangen können, findet man in entsprechenden Gebieten häufig solche Bautypen, die entweder durch das Architektur-Modell oder durch die opportunistische Architektur bestimmt sein können (Abb 14)



- a) Baum gepflanzt in einem Botanischen Garten: zeigt näherungsweise die ideale Architektur.
- b) Baum am natürlichen Standort im Trockenwald: zeigt die opportunistische Architektur, wie sie sich im Bestand ausbildet. (Anmerkung: Es handelt sich nicht um die gleiche, aber zwei nahe verwandte Arten mit gleichem Architektur-Modell.)

a und b: Baumförmige Wolfsmilch-Arten (aus dem Trockenwald von Südmadagaskar).

Abb. 13: Opportunistische Architektur.



- c und d: Kaktus *Rhipsalis* (in Madagaskar).
- c) Häufige epiphytische, hängende Form ("Hängemodell").
- d) An küstennahen Felsen in Felsspalten aufrecht wachsende Form. (Anmerkung: Es ist bisher ungeklärt, ob es sich um die gleiche Art oder zwei verschiedene Arten handelt.)



Abb. 14: Reduktion der Verzweigung bei einem Baum des Trockenwaldes (produktionsbegrenzender Faktor ist die Wasserverfügbarkeit, nicht das Licht; *Alluaudia ascendens*, Südmadagaskar).

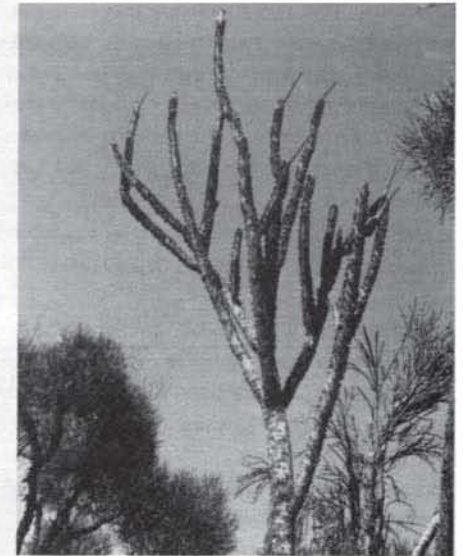


Abb. 15: Verzweigte Sukkulente aus dem Trockenwald Südmadagaskars. Vorne: der "Kraken-Baum", *Didiera trollii*; in der Mitte im Hintergrund *Alluaudia dumosa*.



Allerdings ist das Verzweigungssystem der Pflanze niemals auf nur eine Aufgabe allein optimiert. Es ist ja nicht nur ein System mit der Funktion der Kraftübertragung, sondern auch ein Versorgungssystem (Funktion des Transports) und kann außerdem noch Speicherungsfunktion haben. Es ist eine allgemeine Regel, daß biologische Konstruktionen auf mehrere Aufgaben hin entwickelt und daher fast nie auf nur eine optimiert sind. - Das Verzweigungssystem der Leitbahnen im Blatt (Blattadern) ist primär ein Versorgungssystem; andere Funktionen treten demgegenüber zurück und können daher in grober Näherung vernachlässigt werden. Dies macht Blattader-Systeme vorteilhaft für manche Modell-Überlegungen (siehe unten).

Die Versorgung steht in enger Beziehung zum Energiegewinn der Pflanze; ohne gute Wasserversorgung gibt es keine hohe Assimilationsleistung. Wie am Beispiel der Abhängigkeit der effektiven Blattfläche vom Verzweigungsmuster gezeigt wurde, ist auch die Tragfunktion nicht unabhängig von der Assimilationsleistung.

Ein so komplexes Optimierungsproblem wie das Verzweigungssystem eines Baumes ist wohl nur in stark vereinfachenden Modellen quantitativ zu erfassen. Dabei wird man solche Fälle heranziehen, bei denen die limitierenden Faktoren einigermaßen überschaubar sind (z.B. verzweigte Sukkulente, Abb. 15). Einfacher ist die Modell-Nachbildung vermutlich beim Verzweigungssystem der Blattadern, wo eine Funktion weit überwiegt. Aber hier liegt nicht eine grundsätzlich offene Verzweigung vor, sondern eine Netzstruktur, an die nur als die jeweiligen Enden noch offene Verzweigungen anschließen.

Blattaderung

Eine allgemeine Typisierung der Blattaderungen existiert bis heute nicht. Charakteristisch ist das Vorliegen eines Hauptstranges oder auch mehrerer gleichwertiger Hauptstränge und von Verzweigungen, die davon ausgehen und sich dann in gleicher Weise weiter verzweigen (Abb. 16). Es liegt auch hier Selbstaffinität vor und man kann der Blattaderung eine fraktale Dimension zuordnen. Die offenen Verzweigungen der Enden sind stets von weichen Zellen (Pneus) völlig eingehüllt. (Auf diesem Niveau endet dann die Beschreibung als Fraktal.) Die Selbstaffinität des hierarchischen Gesamtsystems bedeutet auch hier, daß relativ wenig genetische Information für die Bildung des Netzes erforderlich ist und die Entwicklung unter Selbstorganisation erfolgt.

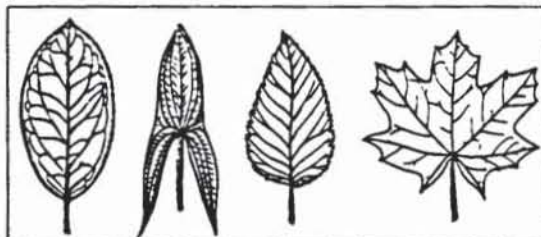


Abb. 16: Beispiele für Blattaderungsmuster.

Genese der Gestalt

Die Entstehung des Blattaderungs-Musters geht aus von einzelnen Zellen. Dabei ist aber die Gesamtgestalt, die sich entwickelt, vorgegeben als Bauplan der Verzweigung bzw. des Netzwerkes. Wie es möglich ist, daß wenig Erbinformation ein komplexes Muster hervorbringen kann, zeigt z.B. das Modell von GIERER und MEINHARDT (9).

Das Blatt hat in ausgewachsenem Zustand aber auch eine bestimmte Größe und Form. Wie die Begrenzung vorgegeben ist, wissen wir nicht. Sie muß sich bei der Genese der Gestalt allmählich herausbilden, wobei randlichen Zellen, die sehr früh (in anderer Lage) vorhanden sind, eine besondere Rolle zukommen dürfte. Die Aderverzweigungen entstehen mit dem Blattwachstum als hierarchische Strukturen. Einige sehr früh angelegte Leitungsbahnen werden zu den Hauptadern, die dann auch Tragfunktion übernehmen.

Die Genese der Gestalt zeigt die zirkuläre Kausalität der Systeme (Abb. 17) in Form der wechselseitigen Bedingtheit von Struktur und Dynamik (Funktionen). Diese zirkuläre Kausalität ebenso wie die Selbstähnlichkeit der hierarchischen Strukturen macht das Problem der Genese biologischer Gestalt zu einem Thema der Synergetik.

Die Gestaltbildung geht zurück auf molekulare Vorgänge, ihre Realisierung erfolgt aber erst durch makroskopische Interdependenzen. Dabei greifen genetische und epigenetische Faktoren wechselseitig ineinander. Dynamik (Stoffwechsel) und Begrenzung (Strukturen) müssen von der zellulären Ebene an gleichzeitig und gleichwertig vorhanden sein. Der Systemcharakter biologischer Objekte kehrt auf jedem Organisationsniveau wieder; er reicht bis zur Stufe des menschlichen Geistes, auf der das zunächst

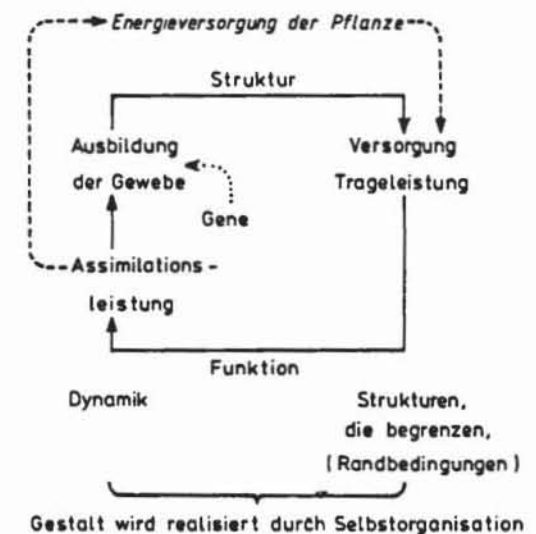


Abb. 17: Genese der Gestalt durch Selbstorganisation läßt die zirkuläre Kausalität erkennen.

reduktionistische Naturbild des Naturwissenschaftlers durch die Prinzipien des Konstruktivismus ergänzt wird, der manche Anklänge an LEIBNIZens Monadenlehre aufweist. Das Individuum konstruiert die Welt durch die Selbstorganisation des Gehirns (10, 11). Das Paradigma der Synergetik wird damit auch zu einer Basis der Wissenschaftstheorie. Unaufgelöst bleibt die Antinomie zwischen externer und interner Realität; wir haben nur den von DELBRÜCK gewiesenen Ausweg, wonach die Trennung von res extensa und res cogitans eine Illusion ist (12). Aber auch diese Annahme hat, ebenso wie die LEIBNIZsche Lösung der prästabilierten Harmonie, metaphysischen Charakter und ist damit, wie wir zumindest seit KANT wissen, einer wissenschaftlichen Diskussion nicht zugänglich.

Die Genese von Gestalt hat neben dem ontogenetischen Aspekt, von dem wir hier ausgegangen sind, auch einen phylogenetischen Aspekt: Wie ist eine bestimmte Gestalt im Evolutionsvorgang zustande gekommen? Auf einige der relevanten Faktoren sind wir am Beispiel der Verzweigungssysteme der Achsen bereits eingegangen (vgl. auch 5).

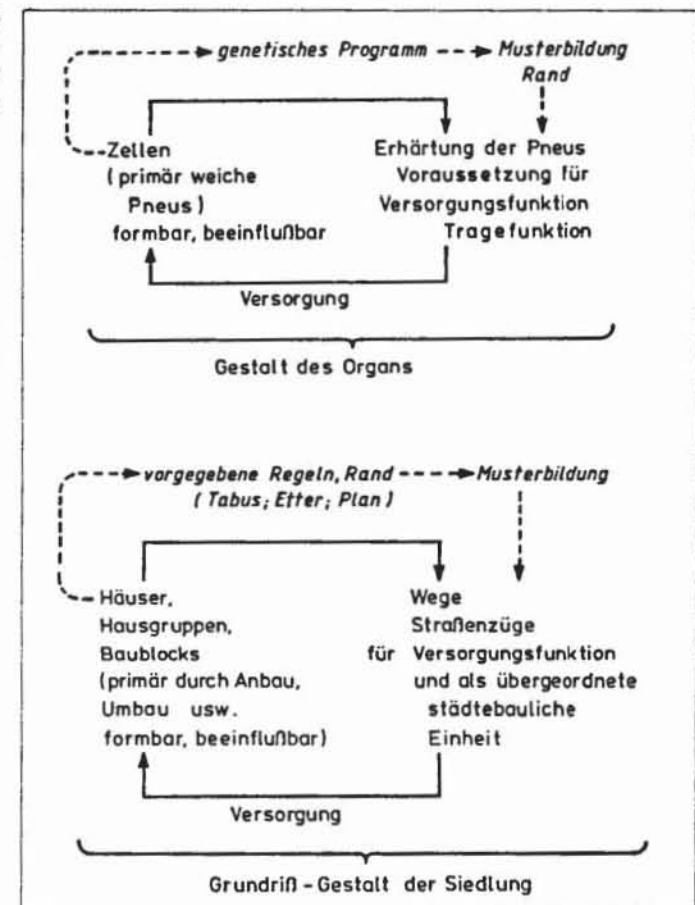
Evolutive Vorgänge sind gesteuert durch Gesetzmäßigkeiten und Zufallsereignisse. Was hierbei unter "Zufall" subsummiert wird, ist aber von zweierlei Art. Es kann einmal sein ein Mangel an Information, die wir wegen der großen Zahl der Freiheitsgrade des Systems gar nicht erlangen können (dies ist subjektiver Zufall infolge des begrenzten Intellekts des Menschen, er wäre vom LAPLACEschen Dämon zu überwinden). Zum anderen kann Zufall eine Auswirkung der quantenmechanischen Unschärfe sein, die infolge der Verstärkung im molekularbiologischen Geschehen makroskopische Folgen hat (dies ist "objektiver" Zufall, der die prinzipielle Nichtvorhersagbarkeit von Evolutionsvorgängen über längere Zeit hinweg begründet). Leider werden in der Evolutionsbiologie bis heute diese beiden verschiedenen Begriffe von Zufall nicht getrennt.

Blattaderung und Straßennetze

Das Netzmuster der Blattaderung und deren Verzweigungshierarchie findet eine interessante Entsprechung im Straßen- bzw. Wegenetz von Siedlungen (13). Auch dieses dient primär dem Massentransport (Abb. 18). Die Ähnlichkeit des Straßennetzes einer arabischen Stadt mit ihren Sackgassen (= verzweigte offene Enden) mit der Blattaderung ist auffällig. Aber auch in mittelalterlichen Stadtgrundrissen Europas sind analoge Wegenetze zu finden, so z.B. in Rom (Abb. 19a). Andere Stadtteile Roms auf dem gleichen Plan zeigen die Sackgassen nicht, weil diese in diesen sozial andersartigen Bereichen in die Höfe der Palazzi und ins Innere der reicheren Häuser verlegt sind (Abb. 19b). Vermutlich wurde dann dieser Typus durch die bürgerliche Bauweise der letzten Jahrhunderte übernommen. Heute werden aber Sackgassen als Wohnstraßen durch Planung wieder angelegt.

Die Grundrißentwicklung Roms vom frühen Mittelalter an zeigt Parallelen zur Gestaltgenese einer Blattaderung. Vorgegeben waren: eine zu Ende der Antike nach drastischem Bevölkerungsrückgang der Stadt weit außerhalb gelegene (also quasi "ideale")

Abb. 18: Genese von Gestalt beim biologischen Organ und bei der Entwicklung einer Siedlung.



Begrenzung (die Aurelianische Mauer); Teile des antiken Straßennetzes (und damit auch ein "Programm", wie überhaupt Straßennetze auszusehen haben) - und die spätantiken Titelkirchen, bei denen aber bereits ausgehend von einem Zufallsphänomen eine Weiterentwicklung zu erkennen ist. Der Zufall besteht darin, daß die Hauptkirchen Lateran/St. Peter/St. Paul drei der Endpunkte eines Kreuzmusters festlegen, dessen Mittelpunkt das Kolosseum ist (14). Von diesen Vorgaben aus entwickelt sich die mittelalterliche Siedlung weitgehend ohne Rücksicht auf sonstige Reste der Antike vor allem auf dem alten Marsfeld. Mit ihrem weiteren Wachstum wurde die Transportleistungsfähigkeit des mittelalterlichen Gassensystems zu gering. So wird nun die Phase der Selbstorganisation und Aggregation im Bereich der alten Quartiere und der Siedlung entlang den Ausfallstraßen unterbrochen durch planerische Prozesse der Renaissance: erste Straßendurchbrüche (Via Giulia) entstehen und antike Straßenzüge (von der Piazza del Popolo aus) werden wieder aufgenommen (vgl. Abb. 7b in (3)). Die Folge sind neue Selbstorganisationsvorgänge. Die Wechselwirkung zwischen gesetzmäßigen (pla-

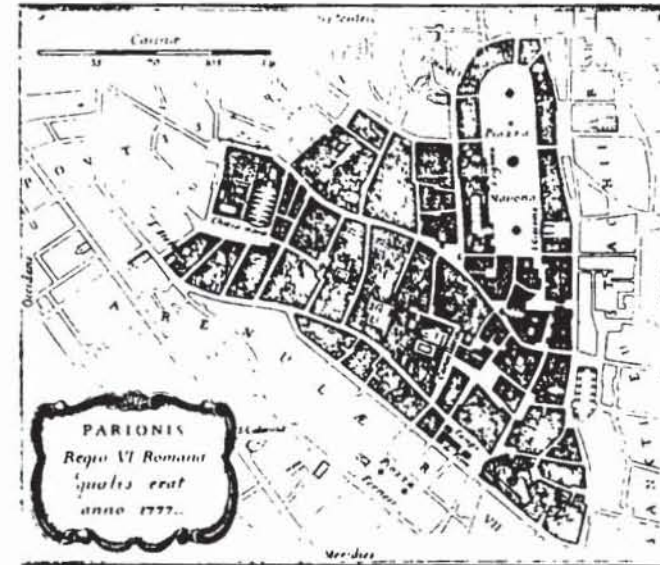
nerischen) Prozessen und nichtgeplanten Vorgängen setzt sich fort mit der bewußten Ergänzung der antiken Straßenzüge unter Einbeziehung der kirchlichen Bauten unter Sixtus V. So entsteht der organische Stadtgrundriß, bis dann nach 1870 die moderne Planung Schachbrettmuster ohne Rücksicht auf die Topographie angliedert und auch ganze Baublocks niedergelegt werden. Die weitere Entwicklung braucht hier nicht verfolgt zu werden. - Für andere Städte könnten Entwicklungslinien aufgezeigt werden, die den gleichen allgemeinen Gesetzmäßigkeiten gehorchen (Abb. 20).

Die Wegenetze vor allem der kleinen Einheiten der alten Stadtquartiere (außerhalb der großen Hauptstraßen) zeigen fast immer bevorzugt mehr oder weniger unregelmäßige Vierecke. Diese findet man auch häufig im lokalen Bereich der Blattaderungsfelder. Die Hauptadern zeigen - ebenso wie die Hauptstraßen der Städte - oft ein ganz anderes Muster, weil sie als die ersten Versorgungsbahnen schon zu Beginn der Entwicklung angelegt werden. Bei der Entwicklung des Blattes entstehen dann zahlreiche Zellen, die versorgt werden müssen, bei der Stadtentwicklung entstehen Parzellen und darauf Gebäude. Diese Einheiten bestimmen das weitere Wachstum der lokalen Versorgungswege. Dieser Befund erklärt für beide Gebilde, weshalb das überregionale und das lokale Wegenetz oft voneinander deutlich verschiedene Winkel aufweisen. Im lokalen Blattaderungsnetz treten durchaus auch rechte Winkel auf. Insoweit ist also die Ansicht, daß es in der Natur keine rechten Winkel gebe, unrichtig.

Die geschilderten Parallelen zwischen der Genese der Blattaderung und des städtischen Wegenetzes sollten einer gleichartigen mathematischen Behandlung zugänglich sein. Dies aber heißt, daß sie dann nicht durch eine nur äußerliche Analogie verursacht sind, sondern daß ihnen ein gleiches allgemeines Prinzip zugrunde liegt. (Letzlich sucht die Wissenschaft dabei nach der "platonischen Idee"!). Angemerkt muß werden, daß bei einer solchen Parallelisierung davon abgesehen wird, daß die Stadt ein dreidimensionales Gebilde ist und der Aufriß auf den Grundriß zurückwirkt.

Für städtische Straßen- und andere Verkehrsnetze hat FRANKHAUSER (16) gezeigt, daß sie als Fraktale beschrieben werden können. Wegen der weitreichenden Analogie sollte sein Verfahren zur Ermittlung der fraktalen Dimension in gleicher Weise auf Blattadernetze anwendbar sein und vielleicht zu deren ökologisch sinnvollen Klassifikation führen.

Abb. 19 Ausschnitte aus dem Stadtplan von Rom 1775/76 (aus FRUTAZ (Lit 14): Pianta CLXXIII)



a) Rione VI, Parione (rechts oben Piazza Navona, aus Tav. 442)



b) Rione IX, Pigna (links oben Pantheon, aus Tav. 444)

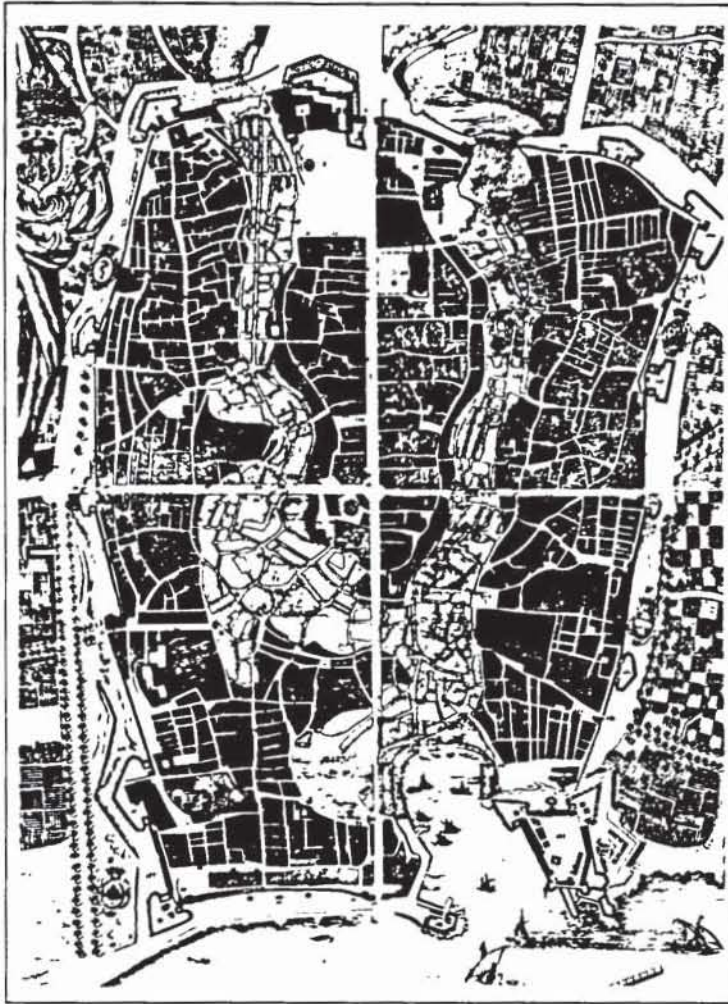


Abb. 20: Stadtplan von Palermo 1777 (aus GUIDONI, Lit.15).

Auffällig ist zunächst das Achsenkreuz. Straßendurchbrüche des 16. Jahrhunderts. Die heller dargestellten Bereiche sind erst im Spätmittelalter dauerhaft besiedelte Bachauen und ursprüngliche Hafengebiete. Sie umschließen die weitgehend normannische Kernstadt. Außerhalb der Bachtäler die mittelalterlichen Vorstädte. Oben links (im Süden der Kernstadt) die Siedlung der Kaufleute aus islamischer Zeit, die auch in der normannisch-staufischen Phase zum Teil von Arabern besiedelt blieb und den islamischen Einfluß noch deutlich zeigt. Unten links befand sich die islamische Emirats-Festung Kalsa, an ihrer Stelle entstand auf dem vorgegebenen rechteckigen Grundriß in staufischer Zeit eine sehr regelmäßige Stadtanlage. Die regelmäßigen Anlagen in den nach rechts gelegenen (nördlichen) Vorstädten sind früh-neuzeitlich.

Literatur

- (1) HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A., TOMLINSON, P.B.: Tropical trees and forests. Berlin, 1978
- (2) TOMLINSON, P.B.: Tree architecture. Amer. Sci. **71**, 191-199, 1983
- (3) KULL, U., HERBIG, A.: Pflanzen als natürliche Konstruktionen und das Prinzip Leichtbau. Natürl. Konstruktionen - Mitt. des SFB 230, Heft 1, 27-37, 1988
- (4) NEUREITHER, M.: Ein digitales Netz- und Flächenmodell und seine Anwendungen bei Formberechnungen. Natürl. Konstruktionen - Mitt. des SFB 230, Heft 2, 165-177, 1988
- (5) KULL, U.: Neuere Aspekte der Pflanzenmorphologie. Jh. Ges. Naturkunde Württemberg **142**, 5-45, 1987
- (6) KULL, U., Herbig, A.: Konstruktion, Leichtbau und Ökonomie bei Pflanzen. Natürl. Konstruktionen - Mitt. des SFB 230, Heft 3, 125-132, 1989
- (7) HALLÉ, F.: Modular growth in seed plants. Phil. Trans. R. Soc. Lond., **B 313**, 77-87, 1986
- (8) SCHULZE, E.D.: Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. In: Encyclop. Plant Physiol., New Series, Vol. 12 B: Physiological Plant Ecology II, ed. O.L. Lange et al., 615-676, Berlin 1987
- (9) MEINHARDT, H.: Eine Theorie der Steuerung der räumlichen Zelldifferenzierung. Biol. in uns. Zeit **9**, 33-39, 1979
- GIERER, A., MEINHARDT, H.: A theory of biological pattern formation. Kybernetik **12**, 30-39, 1972
- (10) FOERSTER, H. von: Sicht und Einsicht. Versuche zu einer operativen Erkenntnistheorie. Braunschweig 1986
- (11) LEIBNIZ, G.W. von: Monadologie (Reclams Univesalbibl., Nr. 7853)
- (12) DELBRÜCK, M.: Wahrheit und Wirklichkeit. Über die Evolution des Erkennens. Hamburg 1986
- (13) SCHAUR, E.: Untersuchungen zu Formen und Entstehungsprozessen menschlicher Siedlungen. Natürl. Konstruktionen - Mitt. des SFB 230, Heft 1, 105-116, 1988
- (14) FRUTAZ, A.P.: Le Piante di Roma, 3 Vol., Roma 1962
- (15) GUIDONI, E.: Die Europäische Stadt. Eine baugeschichtliche Studie über ihre Entstehung im Mittelalter. Stuttgart 1980
- (16) FRANKHAUSER, P.: Fractal aspects of urban structures. Natürl. Konstruktionen - Mitt. des SFB 230, Heft 2, 67-76, 1988