

Zum Typus des Blattes

Laubblattmetamorphose, Gegenläufigkeit und Verjüngungstendenz, eine kritische Analyse

Einleitung

In Veröffentlichungen in den Elementen der Naturwissenschaft der letzten 30 Jahre spielt der Begriff der Gegenläufigkeit eine wesentliche Rolle. Jochen Bockemühl (1966, 1967) stellte beim Vergleich von Blattmetamorphosereihen mit der Ontogenese individueller Blätter eine Gegenläufigkeit der Bildebewegung fest. Er charakterisierte die Bildebewegung der Blattmetamorphose mit den Begriffen Stielen, Spreiten, Gliedern und Sprießen. Jene der individuellen Entwicklung eines Folgeblattes charakterisierte er mit den gleichen Begriffen, aber mit der umgekehrten Reihenfolge: Sprießen, Gliedern, Spreiten und Stielen. Der Gedanke der Gegenläufigkeit der Bildebewegungen im Laubblattbereich wurde u.a. von Göbel (1988) und Suchantke (1982, 1990, 1999) aufgenommen. Suchantke sprach von einer Verjüngungstendenz der Laubblattmetamorphose und übertrug den Gedanken auf die Blütenorgane (1982) und die Evolution der höheren Pflanzen (1990).

In diesem Beitrag zu dem Thema analysiere ich in erster Linie die Aufsätze Bockemühls, da sie oft zitiert werden. So schreibt Göbel (1988), dass Bockemühl «die morphologischen <Urbilder> im Sinne Goethes, aus denen jedes Laubblatt der Pflanze komponiert ist,» entdeckt hat, und Suchantke (1999) stuft die Ergebnisse als «revolutionär und neu» ein.

In diesem Beitrag berücksichtige insbesondere die Arbeit von Hagemann (1970) Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter, sowie die Arbeit von Troll (1937,1939). Bis jetzt ist die ausführliche Arbeit von Hagemann noch nicht und jene von Troll zuwenig in dieser Zeitschrift berücksichtigt worden.

Gegenläufigkeit der Bewegungen, Kritik der Darstellungsart

Bockemühl fasst seine Ergebnisse 1982 (S. 38f.) wie folgt zusammen:

«In Abb. 1 (*Lepidium sativum*, Gartenkresse) sind einige Stufen der Blattformenfolge den Entwicklungsphasen des unteren Blattes gegenübergestellt. An dieser Gegenüberstellung bemerkt man die Gegenläufigkeit der Bewegungen, wenn man in der denkenden Beobachtung eine Form in die andere überführt und dabei auf die verschiedenen *Tätigkeiten* achtet, die man dazu in Gang setzen muss. Unterscheiden lassen sich vier solcher Tätigkeiten, die zwar meistens gleichzeitig wirken, deren Intensität aber wechselt. So herrschen bei der Entwicklung des einzelnen Blattes (Abb. 1 unten) aufeinanderfolgend vor:

1. Das *Sprießen*: Eine Spitze (a), die hier nur durch die starke Vergrößerung als stumpfer Kegel erscheint, wächst linear heraus mit der Tendenz von der Pflanze weg nach außen.
2. Das *Gliedern*: Die Elemente werden vervielfältigt, sodass sich nun mehrere Spitzen bilden und auseinanderstreben (b–g).
3. Das *Spreiten*: Hier geht das Wachstum in die Fläche mit der Tendenz zur horizontalen Ausbreitung in der ganzen Peripherie (f–i). Anders als beim Rainkohl setzt hier bei der Kresse schon im ersten Blatt das Spreiten verhältnismäßig spät ein, sodass das Gliedern schon eine teilweise Absonderung von Fiederteilen bewirkt hat. So bleibt das Spreiten

auf diese beschränkt. An den Fiederblättchen tritt dann auch zum fertigen Blatt hin das gegliederte Sprießen mehr in den Hintergrund, sodass sie rundlicher erscheinen als auf den früheren Entwicklungsstadien.

4. Das *Stielen*: Die das ganze Blatt durchziehenden Hauptadern bündeln und strecken die linearen Leitungssysteme. Am reinsten tritt diese Tätigkeit bei der Stielbildung in Erscheinung. Die Wachstumsrichtung weist im Gegensatz zum Sprießen zur Pflanze hin. Weil das Stielen verhältnismäßig früh einsetzt (f), hilft es mit, die Fiederteile voneinander zu sondern. Das nach unten hin später angelegte Paar ist daher in (i) am weitesten von den anderen entfernt.

In der Formenfolge der fertigen Blätter, die in Abb. 1 oben von rechts nach links verläuft, herrschen

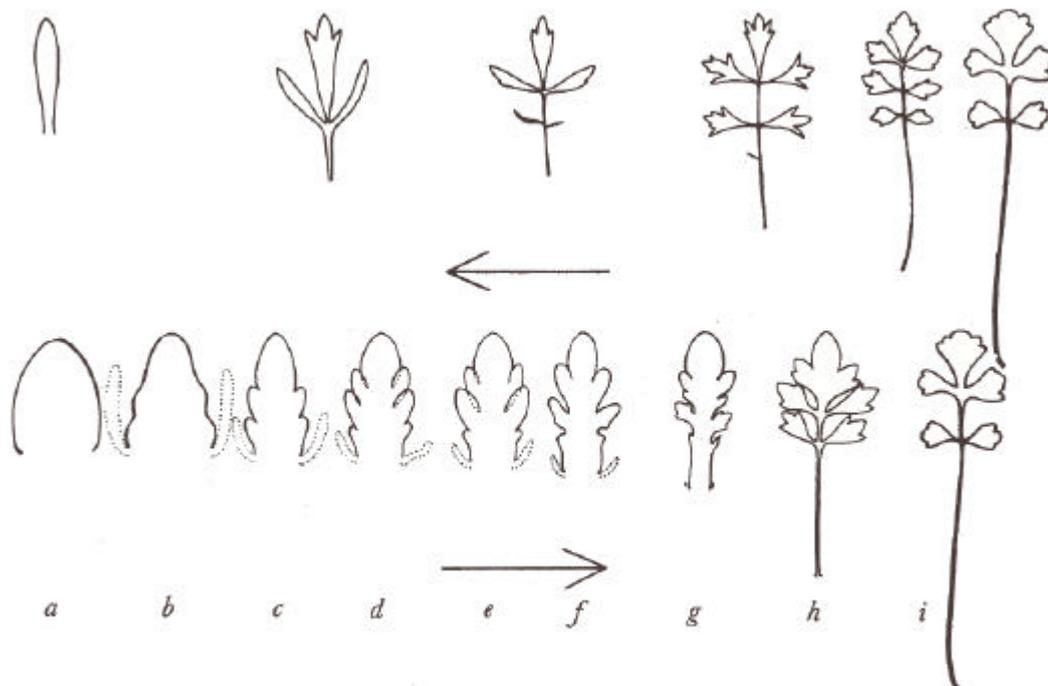


Abb. 1: Schematische Darstellung der Gegenläufigkeit der Bewegungen der Laubblattmetamorphose (obere Reihe) und der Blattentwicklung (untere Reihe) (Bockemühl 1982, S. 39)

dagegen zuerst im Bild die Wirkungen vom Stielen und Spreiten vor. Die Gliederung nimmt bei den folgenden Stufen zu, vermindert sich aber wieder, bis zuletzt das Sprießen die Oberhand gewinnt.»

Für den Vergleich der Formen in Abb. 1 hat Bockemühl die Größenverhältnisse verändert. Er schreibt dazu (1982, S. 19): «Um die Formen nebeneinanderstellen zu können, mussten die Größenverhältnisse verändert werden. Das ergibt naturgemäß Verzerrungen. Für unsere Betrachtungen erwies sich eine Darstellung am günstigsten, bei der jeweils der Spreitenteil der verschiedenen Stadien auf gleiche Größe gebracht wurde.»

Dazu muss man bemerken:

1. Bockemühl fasst die meristematische Anlage (a) schon als Spreitenteil auf. In diesem Stadium hat aber noch keine Gliederung in die verschiedenen Blattmeristeme stattgefunden. Die Bezeichnung Spreitenteil ist nicht richtig. Genau genommen vergleicht Bockemühl die Entwicklungsstadien eines Blattes von den rein meristematischen Anfängen bis zum ausgewachsenen Blatt.
2. Bockemühl stellt fest, dass die Spitze «nur durch die starke Vergrößerung als stumpfer Kegel erscheint». Die Vergleichbarkeit ist offensichtlich problematisch. Als gleichmäßiger Kegel tritt das Meristem allerdings nicht auf. Auf Grund der Lage am Sprossscheitel weist die Gestalt des sich bildenden Blattmeristems automatisch eine Dorsiventralität auf mit einer etwas längeren abaxialen Seite (Hagemann 1970, S. 313).¹
3. Hagemann (1970) hat gezeigt, dass die Blattanlage nicht linear von der Pflanze wegstrebt, sondern sich krümmt und den Vegetationspunkt *schuppenartig* umhüllt. Wir haben es nicht mit einer sprießenden Gestik der jungen Blattanlage zu tun, sondern mit einer umhüllenden Gestik.
4. Rein auf Grund eines Vergleichs der Abbildungen muss man sagen, dass das Spreiten bei (a–e) viel deutlicher ausgeprägt ist als bei (f–i). Bockemühl stellt das Gegenteil fest. Selbstverständlich ist es so, dass das Spreiten später auftritt, durch die Darstellungsart kommt das aber nicht zum Ausdruck.
5. Abbildung 1b zeigt punktiert die Konturen der Anlagen beider Stipeln. Die Stipeln werden weiter nicht berücksichtigt. Göbel (1988) hat dieses Thema aufgegriffen, worauf ich noch zurückkomme.

Auf Grund der ersten vier Einwände muss man Bockemühls These der Gegenläufigkeit der Blattformenfolge und der Entwicklungsphasen zunächst als nicht bewiesen zurückweisen. Je jünger das Blattentwicklungsstadium, desto unähnlicher ist es den Formen der Blattmetamorphosereihe. Die Verzerrungen, die Bockemühl mit seiner Darstellungsart bewusst in Kauf nimmt, sind zu gross. Konzentrieren wir uns jetzt auf den Kern seiner Ausführungen: Bockemühl stellt eine *Gesetzmäßigkeit* in der Reihenfolge der Entwicklungsschritte von der Blattanlage bis zum voll ausgebildeten Folgeblatt fest. Diese sei der Reihenfolge in der Blattmetamorphose vom Keim- bis zum Hochblatt *entgegengesetzt*. Im Folgenden soll dieser Gedanke, den wir im Ansatz auch bei Troll (1937 und 1939) finden, weiter verfolgt werden. Zuerst sei aber auf die Unterschiede zwischen Bockemühl und Troll eingegangen.

Die Blattmetamorphosereihen im Spiegel der Blattontogenesereihen

Wo sieht Bockemühl Unterschiede zu Trolls Arbeit? Bockemühl (1982, S. 19):

«Man hat sehr hervorgehoben (z.B. Goebel 1928, Troll 1939), dass sowohl die Primärblätter als auch die Hochblätter als «Hemmungsformen» der Folgeblätter zu verstehen seien, während sich in den Folgeblättern der Typus am vollständigsten verwirkliche. Dem kann man weitgehend zustimmen und darüber hinaus doch zu der Frage kommen, welcher Art diese Hemmungen sind. Werden nicht gerade durch deren besondere Art an den verschiedenen Organen Gesetzmäßigkeiten offenbar, die das Pflanzenwesen in seiner Dynamik besser verstehen helfen? Gehen nicht mit den Hemmungen «Förderungen» in anderer Hinsicht einher?

Von der positiven Beantwortung dieser Fragen wird es abhängen, ob Primär- und Hochblätter als besondere Ausprägungsformen des Typus erscheinen und nicht nur als unvollständige Folgeblätter. Es würde dadurch leichter, den Typus im Wandel der Formen als bewegliche Gestalt zu erblicken,

anstatt ihn auf eine bestimmte Form festzulegen.»

Bockemühl kann also nachvollziehen, wieso Troll die Hochblätter als Hemmungsformen betrachtet. Daraufhin schließt er die interessante Überlegung an, dass, wenn etwas gehemmt wird, etwas anderes gefördert wird.

Der Behauptung im nächsten Abschnitt, dass Troll die Primär- und Hochblätter nicht als besondere Ausprägungsformen des Typus auffasst, sondern nur als unvollständige Folgeblätter, müssen wir genauer nachgehen. Bockemühl verdeutlicht seine Sichtweise beim Beschreiben des Zusammenhangs der Blattontogenese mit der Blattmetamorphosereihe (Bockemühl 1982, S. 33.): «Es hilft aber, eine Vorstellung zu bilden vom Typus als einer Bewegungsgestalt. Die mittlere Blattform, das ‹Folgeblatt›, ist davon zwar ein besonders sprechendes, aber doch nur eines unter vielen Abbildern.» Bockemühl sieht also in jedem Blatt ein Abbild des Typus. Troll (1984) schreibt zum Typus u.a.: «Es ist der Sinn morphologischer Untersuchungen, die Vielgestaltigkeit, sei es einer ganzen Organismengruppe oder einzelner Organe, so weit zu klären, dass sie sich aus quantitativen Schwankungen um einen Typus als beherrschendem Bauprinzip ableiten lässt.» Bei Troll enthält der typische Bau eines Laubblattes ein Unterblatt, das einen mit Nebenblättern versehenen Blattgrund ausbildet, und ein Oberblatt, das in Stiel und Spreite gegliedert ist (Troll 1984, Abb. 13, S. 107)². Die Beweglichkeit, die Bockemühl mit dem Begriff «Bewegungsgestalt» fordert, ist aber auch Voraussetzung für das Aufdecken der Zusammenhänge bei Troll.

Nun sind für Troll die Hochblätter nicht nur unvollständige Folgeblätter, er stellt die Primär- und Hochblätter ebenfalls in einen größeren Zusammenhang. Troll beschreibt im ersten Kapitel des sechsten Abschnitts mit dem Titel «Die Gestaltung der Laubblätter» im ersten Absatz die *Primärblätter* zunächst als Hemmungsformen der Folgeblätter, betont dann aber die Abhängigkeit der Blattgröße von der Erstarkung der Sprossachse. In diesem Sinne heben die «Förderung» der Hauptachse und die Kräftigung des Sprosses die Hemmung auf. Entsprechend betont er für die Gestalt der *Hochblätter* die Abhängigkeit der Blattform von der Blühreife. «Insbesondere ist es der Eintritt oder die Vorbereitung auf das Blühen, das sich vielfach in einer Änderung der Blattbildung anzeigt, womit keineswegs bloß die Entstehung der stets nur in der Blütenregion auftretenden Hochblätter gemeint ist; häufig genug ist der Beginn der Blühreife auch schon an einer Umbildung der Laubblätter zu erkennen. Am deutlichsten sind die diesbezüglichen Phänomene bei den Halbrosenpflanzen zu beobachten ...» Troll (1939, S. 1388ff.) Er betrachtet die Gestalt einzelner Organe also in Zusammenhang mit der ganzen Pflanze und nimmt wahr, wie die Blüte sich schon früh in der Blattmetamorphose ankündigt (Troll 1939, S. 1393).

Vergleichen wir das Vorgehen von Bockemühl und Troll noch genauer. Der Gedanke, dass die Blattformenfolge den Stufen entspricht, die das Folgeblatt in seiner Entwicklung durchläuft, hat Troll schon bei Wretschko (1864) gefunden (auch Bockemühl 1982, S. 20 weist auf diese Arbeit hin). Wir finden ihn bei Troll (1939, S. 1389) wie folgt formuliert:

«Angenommen, ein Folgeblatt durchlaufe, nachdem es den primordialen Zustand verlassen und die Gliederung in Unter- und Oberteil erfahren hat, die Stadienfolge A, B, C, D, E. Fallen darin der Reihe nach die Stadien E, D, C und B aus, so resultieren Blattformen, deren Entwicklung wir durch die Formeln

A, B, C, D [E]

A, B, C [D, E]

A, B [C, D, E]

A [B, C, D, E]

versinnbildlichen können. Lesen wir diese Reihe in Richtung des Pfeiles, so führt sie uns die an der Sprossachse einander aufwärts folgenden Formen der Primärblätter vor Augen, die somit in dieser Reihenfolge Stufen entsprechen, welche das Folgeblatt in seiner Einzelentwicklung durchläuft.»

Das folgende Schema vergleicht die Einteilung der Entwicklungsphasen der Laubblätter bei Bockemühl und Troll. Das primordiale Stadium bei Troll habe ich mit A bezeichnet. Ein Unterschied ist, dass Bockemühl die Phase des Gliederns nicht weiter unterteilt hat. Er macht den Versuch, «aus dem gesamten Gestaltungsvorgang verschiedene Bildetendenzen herauszusondern, denen die Wachstumsvorgänge folgen» (Bockemühl 1982 S. 18). In diesem Zusammenhang macht es für ihn keinen Unterschied, was ausgegliedert wird; entscheidend ist, dass sich der Vorgang des Sprießens vervielfältigt.

Stadien bei Bockemühl	Stadium bei Troll
1 Sprießen	A Anfangsstadium
2 Gliedern	B Unter- und Oberblattstadium
	C Anlage von Stiel und Spreite
	D Anlage der Fiedern
3 Spreiten	E Flächenwachstum
4 Stielen	F Längenwachstum von Blattstiel und Rhachis ³

Der Unterschied liegt also nicht in dem, was verglichen wird, sondern in der Blickrichtung bei der Charakterisierung. Für Troll erscheint die Blattmetamorphosereihe vom vollständig ausgebildeten Laubblatt bis zum Hochblatt als eine Reihe, in der sukzessiv *bestimmte Elemente* nicht mehr ausgebildet werden. Bockemühl geht so vor, dass er einerseits die sukzessive Zurücknahme der verschiedenen *Bildetendenzen* betont. Andererseits weist er auf zwei einander sich durchdringende und entgegen gesetzte Zeitströme hin. Bockemühl (1982, S. 42) schreibt: «Bei der Pflanze haben wir in der Formenfolge der Blätter eine Reihe fertiger Bilder vor uns, die wir zum Anlass genommen haben, eine der Pflanze zugrunde liegende ideelle Bewegung zu beobachten. Die Tendenzen dieser ideellen Bewegung werden nun von der sich real umgestaltenden Blattform in umgekehrter Reihenfolge durchlaufen.» Was bei Bockemühl zum Thema wird, ist bei Troll angedeutet: «Insbesondere ist es der Eintritt oder die Vorbereitung auf das Blühen, das sich vielfach in einer Änderung der Blattbildung anzeigt ...»

Reihenfolge der Blattontogenesestadien

Sind die einzelnen Entwicklungsstadien beliebig austauschbar oder ist die Reihenfolge fixiert? Bockemühl und Troll postulieren eine starre Reihenfolge. Hagemann hat sich die Aufgabe gestellt, in bezug auf Troll dieser Frage besonders nachzugehen. Dazu hat er die Entwicklung der Blattanlagen von vielen verschiedenen Arten untersucht. Er beschreibt die primäre Morphogenese, die Gestaltbildung des primären Meristems, das sich als Randmeristem präsentiert. Diese Phase ist sehr kurz und in der Regel bei einer Länge von ungefähr einem Millimeter schon abgeschlossen. Weiter beschreibt er die sekundäre Morphogenese, zu der u.a. die Flächenbildung (das Spreiten) und die Stielbildung (das Stielen) gehören⁴, die zur endgültigen Gestalt des Blattes führen. Er kommt zum Schluss (Hagemann 1970S. 390):

«Das Blattentwicklungsschema, welches Troll (1939. S. 963) in die Buchstabenfolge ABCD ... gekleidet hat, sieht demnach für verschiedene Pflanzen bzw. Pflanzengruppen der Angiospermen

verschieden aus. Konkret: Der Schritt von A nach B z.B. entspricht nicht immer der Gliederung der Blattanlage in Unter- und Oberblatt, der Schritt von B nach C nicht immer der Gliederung von Stiel

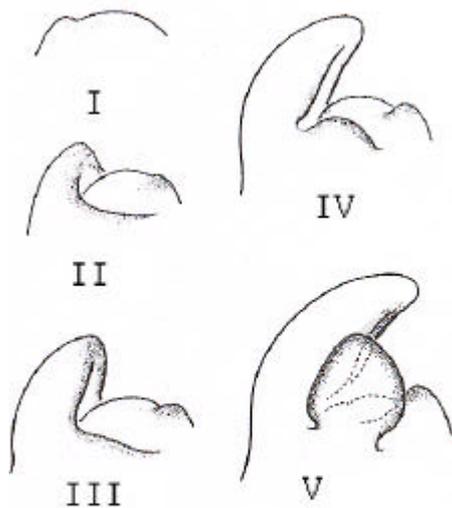


Abb. 2: Die Entwicklung einer Blattanlage in schematisierter Form bis zu den ersten Gliederungsvorgängen (Hagemann 1970, S. 309) Die Lage des tätigen Urmeristems ist punktiert. Die Blattanlage entsteht als Wulst (I), dehnt sich um den Sprossvegetationspunkt aus (II), erlischt an der Blattspitze und in der zukünftigen Stielregion frühzeitig (IV). Die weiterhin tätigen vier Abschnitte erzeugen die Spreitenflügel und Stipeln (V).

und Spreite usw. Vielmehr muss die typische Folge der Entwicklungsschritte für jede Pflanze oder Pflanzengruppe besonders festgestellt werden. Es gibt also keine allgemein gültige Typologie der Entwicklung der Angiospermenblätter.»

Als abweichende Beispiele bringt Hagemann die Entwicklung des Stengelblattes von *Oenothera biennis*. Das Blatt ist gekennzeichnet durch einen sehr schmalen Blattgrund. Eine Gliederung in Unter- und Oberblatt (ABC) findet nicht statt. Dann kann die Gliederung der Blattspreite sowohl vor der Gliederung in Unter- und Oberblatt (D–C) stattfinden (*Helleborus*) als auch danach (*Tropaeolum majus*) (C–D) oder gar ausbleiben (*Caltha palustris*, *Magnolia yulan*) (CDE). Weitere komplizierende Phänomene sind, dass Gestaltelemente der Spreite, auf das Unterblatt übergreifen können, so z.B. bei Blattgrundverlaubungen. Bei *Achillea millefolium* z.B. greift die Fiederbildung auf das Unterblatt über. Als letztes Beispiel seien noch die Stipeln erwähnt: Ihre Anlagen erscheinen bald vor, bald nach dem Einsatz der Fiederbildung.

Weitere Bildetendenzen

Die Arbeit von Hagemann bietet die Möglichkeit, Bockemühls Arbeit zu vertiefen und zu korrigieren. In Abbildung 2 gibt Hagemann einen schematischen Überblick über die ersten Entwicklungsstadien des primären Blattrandmeristems. Ich nehme an, dass Bockemühls Phase des Sprießens mit Stadium II in Abbildung 2 identisch ist. Hier bildet sich eine hohlschuppenförmige Gestalt aus. Statt von Sprießen und Spitzen müssen wir von «Schuppenbildung» reden. Bockemühl hat sich die Aufgabe gestellt, «aus dem gesamten Gestaltungsvorgang verschiedene Bildetendenzen herauszu-sondern, denen die Wachstumsvorgänge folgen». Nun haben sich bis zur Hohlschuppenbildung noch zwei wesentliche Bildetendenzen entfaltet, die Bockemühl nicht unterscheidet. Einerseits bildet das Randmeristem eine dorsi-ventrale Polarität; Blattober- und Blattunterseite entstehen. Diese Polarität ist neuerdings bestätigt worden durch molekular-genetische Untersuchungen (McConnell/Barton 1998) und ist entscheidend für das Verständnis des Blattes. Andererseits bildet sich eine basal-

apikale Polarität aus. Es entstehen der basale Insertionspol und der freie apikale Pol, eine Polarität, die entscheidend ist für die Unterscheidung in Unter- und Oberblatt. Man muss also Bockemühls Begriff des Sprießens ersetzen durch die Begriffe *Bildung der Blattunter- und -oberseite*, *Bildung eines freien apikalen und eines gebundenen basalen Pols* sowie *Schuppenbildung*.

Zum Gliedern schreibt Bockemühl (1982, S. 18): «Die Elemente werden vervielfältigt, so dass sich nun mehrere Spitzen bilden und auseinanderstreben.» Weiter heißt es an dieser Stelle: «Die erste Tätigkeit, die wir so beobachten, sei Sprießen genannt. Eine Spitze bildet sich heraus und wächst in einer bestimmten Richtung weiter. Indem sich dieser Vorgang vervielfältigt, setzt das Gliedern ein.» Bockemühl präzisiert den Begriff des Gliederns bewusst nicht. Er unterscheidet nicht, ob jetzt das Blatt Fiederanlagen bildet oder ob die Grenze zwischen Spreite und Stiel angelegt wird. In dieser Allgemeinheit ist der Begriff identisch mit den Begriffen «Randmeristemfraktionierung» und «primäre Morphogenese» von Hagemann. Unter primäre Morphogenese versteht Hagemann: Entwicklungsvorgänge, die sich im Urmeristem abspielen, wie z.B. die Blattbildung am Sprossvegetationspunkt oder die Ausgliederung von Fiederanlagen aus dem Randmeristem einer Blattanlage. Unter sekundäre Morphogenese versteht Hagemann: «Wachstumsvorgänge, die in halbmeristematischen Zonen abspielen. Bei ihnen werden keine neuen Organe angelegt. Vielmehr werden bei der sekundären Morphogenese die Proportionen der Anlage nach vorhandener Organe verändert» Würde der Begriff des Spreitens identisch sein mit dem Begriff der sekundären Metamorphose, dann hätte man nichts gegen die Feststellung von Bockemühl, dass die Phase des Spreitens immer nach der Phase des Gliederns kommt, einzuwenden. Aus der Beschreibung der unterschiedlichen Blattbildung bei Rainkohl und Kresse geht aber hervor, dass mit dem Begriff des Spreitens auch Vorgänge der primären Morphogenese gemeint sind: «Anders als beim Rainkohl setzt hier bei der Kresse schon im ersten Blatt das Spreiten verhältnismäßig spät ein, sodass das Gliedern schon eine teilweise Absonderung von Fiederteilen bewirkt hat. So bleibt das Spreiten auf diese beschränkt.» Nun hat Hagemann gezeigt, dass die Bildung der Blattspreitenform mit dem Gliedern oder mit dem sich gleichmässig Ausdehnen des Randmeristems während der primären Morphogenese zusammenhängt. In diese Phase kommt das Spreiten mal vor, mal nach der Gliederung.

Als wesentliche Bildungsmodi kommen bei Hagemann noch die Meristeminkorporation und die Meristemfusion hinzu. Die Meristeminkorporation beinhaltet eine Ausweitung der meristematischen Zone. Ein Beispiel einer Meristeminkorporation ist die Verbreiterung des Urmeristems des Blattes, bis es schließlich die ganze Achse umfasst. Auf der Rückseite der Achse kann es dann zu einer Fusion kommen. Ein anderes wichtiges Beispiel ist die Bildung der Querzone an der Basis der jungen Spreitenanlage von schild- und schlauchförmigen Blättern – ebenfalls eine Folge von Meristeminkorporation und Meristemfusion. Die Meristeminkorporation findet von beiden Seiten aus statt, und das neu gebildete Meristem trifft sich und verschmilzt in der Mitte. Diese Blattform findet bei Bockemühl keine besondere Erwähnung, worauf auch Göbel (1988) hingewiesen hat.⁵ Mit den Begriffen Sprießen, Gliedern und Spreiten kommt man an diese Blattform nicht heran – eine Form, die wesentlich ist für das Verständnis der Fruchtblätter. Wir sehen also, dass die Bildungstätigkeiten des primären Meristems viel reicher sind, als mit dem Begriff des Gliederns zum Ausdruck gebracht wird. Für die verschiedenen Bildungsmodi gibt es keine zeitlich fixierte Reihenfolge.

Ein weiteres Beispiel zeigt, dass die Reihenfolge von Gliedern und Spreiten nicht festgelegt ist. Hagemann geht am Schluss seiner Arbeit auf das Problem ein, wie man Blattserraturen (ein Beispiel einer Blattserratur ist der gezähnte Blattrand eines Brennesselblattes) von Blattfiedern unterscheiden kann. Der Gliederungsvorgang ist bei beiden gleich. Er schreibt: «Randserraturen entstehen, wie

Blattfiedern, durch Randmeristemfraktionierungen, die aber <verspätet> erfolgen, dann nämlich, wenn die primären Costae bereits angelegt sind.» (Hagemann 1970, S. 405)

Die Beispiele zeigen, dass die Gestaltungstätigkeiten nicht nur ihrer Art nach, sondern auch der Reihe nach sehr variabel sind. Es gibt deutlich mehr Gestaltungstätigkeiten als Bockemühl beschrieben hat. Die von Bockemühl bei mehreren Pflanzen festgestellte Reihe ist eine von mehreren Möglichkeiten.

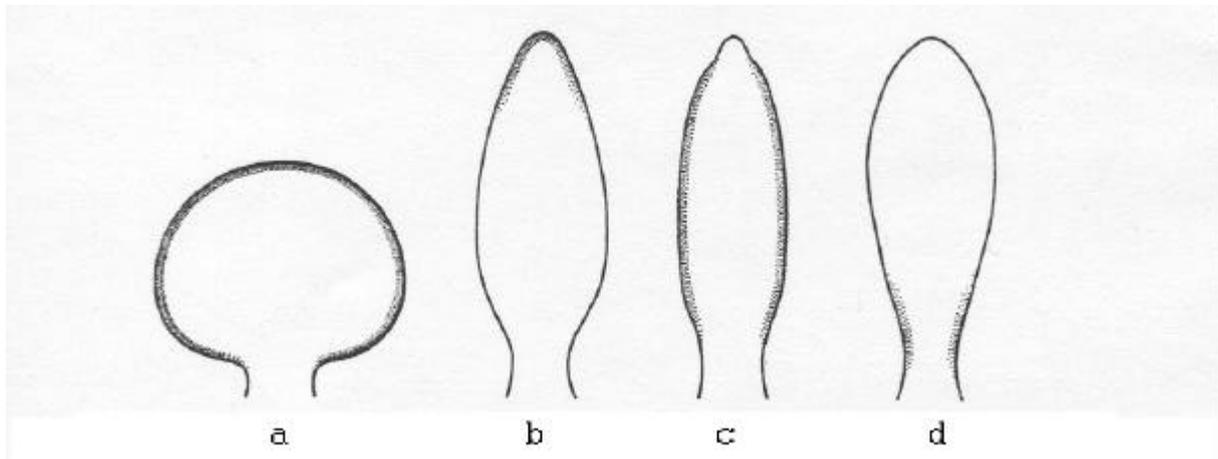


Abb. 3: Typen der Spreitenentwicklung (Hagemann 1970, S. 340)

Punktiert ist die Lage des tätigen Urmeristems: a) periplast, die Tätigkeit des Randmeristems hält insgesamt längere Zeit an; b) akroplast, die Tätigkeit des Randmeristems erlischt sukzessiv von der Spreitenbasis her; c) pleuroplast, die Tätigkeit des Randmeristems erlischt an der Spreitenspitze vorzeitig; und d) basiplast, die Tätigkeit des Randmeristems erlischt sukzessiv von der Spreitenspitze her.

Hagemanns Typus des Blattes

Hagemann hat sich in einer über hundert Seiten starken, mit vielen Bildern dokumentierten Arbeit ausführlich mit den Anfangsstadien der Blattentwicklung befasst. Sein Ansatz bei der Betrachtung der Formenfülle ist, in meinen Worten formuliert, das quellende Wachstum. Als erstes Anzeichen der Blattentstehung stellt Hagemann eine Steigerung der meristematischen Tätigkeit fest. Das gesamte meristematische Gewebe nimmt mengenmässig zu. Dann macht sich seitlich eine Wölbung bemerkbar; durch periklinale Zellteilungen entsteht ein eigener vielzelliger Blattvegetationspunkt. Diese Wölbung dehnt sich seitlich und in der Mitte aus. Es entsteht eine schuppenförmige Gestalt, weil die Zellstreckung auf der dorsalen Seite früher einsetzt als auf der noch embryonalen ventralen Seite (Abb. 2).

Die schuppenförmige Gestalt (II) des meristematischen Gebildes verkörpert nach Hagemann (1970, S. 325) bereits den Typus des Blattes in allgemeinsten Form. Hagemann zeigt, dass die grosse Mannigfaltigkeit der Blätter sich aus den einfachen schuppenförmigen Anlagen in weiteren Schritten entwickelt. Als nächster Schritt unterscheidet Hagemann (1970, S. 341) vier verschiedenen *Spreitenentwicklungstypen*. [[Abb. 3 hier]]

In Abbildung 3 sind die vier Typen wiedergegeben, wobei Typ a, der periplaste Typ, die Grundform ist, aus der sich die drei anderen durch eine vorzeitige Hemmung des Randmeristems an bestimmten Abschnitten ableiten lassen.

Ausgehend von der periplasten Grundform behandelt Hagemann die ternate Spreitengliederung, die für die Zweikeimblättrigen charakteristisch ist. Dabei entstehen durch Gliederung der Blattanlage

drei Meristemfraktionen. Daraus entsteht ein dreiblättriges Fiederblatt mit gleich großen Fiederblättchen. Diese periplast ternate Blattform ist für Hagemann Ausgangsform aller möglichen Spreitenformen bei den Angiospermen. Der beschriebene Vorgang kann sich in jeder Meristemanlage wiederholen. Am Ende bekommt man die wunderschönen Blätter, wie wir sie von der Akelei und von der akeleiblättrigen Wiesenraute (*Thalictrum aquilegifolium*) kennen. Anschliessend behandelt er die Fiederung bei den anderen drei Typen und die vielen möglichen Formen, die daraus entstehen. Soweit meine (zu) knappe Einführung in die Arbeit von Hagemann. Wer sich für die Bildebewegungen im Laubblattbereich interessiert, dem sei auch diese Arbeit empfohlen.

Hemmung und Verjüngung

Bleibt noch die Frage, wie man die Hochblätter zu charakterisieren hat. Sind sie Hemmungsformen, sind sie Ausdruck einer Verjüngung, indem nur das erste Stadium der Blattentwicklung sich entfaltet, oder sind sie Ausdruck einer Zurücknahme der Blattbildung? Interessant ist, dass Bockemühl die Gegenläufigkeit zweier Zeitenströme beschreibt, aber nicht charakterisierend aufeinander bezieht. Göbel versucht eine Charakterisierung : «Von der Wurzel bis zur Blüte zeigt die Laubblattfolge Gestaltwerte, die gemessen an der Einzelblattgenese rückwärts gerichtet sind, denn das wurzelnächste erste Laubblatt ist gestielt, das letzte, blüthenächste gespitzt. Das heißt, dass der Bildeimpuls einen jeweils jüngeren Gestaltwert *zum Ziel* hat, zu dem er strebt. Nicht der physische Leib des Laubblattes wird jünger. Alle physischen Leiber der Laubblätter sind voll ausgereift und daher gleich alt. Allein ihr Gestaltwert «jüngert»». (Göbel 1988, S. 18) Auch Suchantke spricht von einer Verjüngungstendenz der Laubblattmetamorphose und überträgt den Gedanken auf die Blütenorgane (Suchantke 1982) und auf die Evolution der höheren Pflanzen (Suchantke 1990).

Bei der Erörterung dieser Frage muss man darauf achten, in welchen Zusammenhang die Autoren die Hochblätter setzen. Sie gehen die Frage von verschiedenen Seiten an, u.a. auch aus der Blattperspektive. Dabei charakterisieren sie die Gestalt der Hochblätter auf Grund ihrer Stellung in der Blattmetamorphosereihe und auf Grund ihrer Stellung in den Entwicklungsreihen der einzelnen Blätter. Wie wir gesehen haben, erscheint für Troll das Primärblatt als Hemmungsform. Er betont, bei den Hoch- und Primärblättern was alles nicht gebildet wird. Bei Suchantke tritt die Verjüngungstendenz in den Vordergrund. Er betont, dass das Hochblatt das jüngste Stadium der Entwicklungsreihe ausbildet.

Als Ergänzung zur Blattperspektive wird bei den Autoren auch der Zusammenhang mit der ganzen Pflanze gesucht. Eine Charakterisierung nur aus der Blattperspektive heraus und da sind sich alle Autoren einig, greift zu kurz. Man sollte die Beschreibung der Metamorphose der Pflanzen erweitern zu einer alle Glieder der Pflanze umfassenden Metamorphose. Goethe hat in seinen methodischen Überlegungen die Metamorphose umfassender gedacht als er es in seinem «Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären» ausgeführt hat. Es ist das Blatt, der Knoten, das Internodium, es sind die Augen, die Wurzeln; alles ist gleichzeitig in Fluss und bedingt sich gegenseitig (Schilperoord-Jarke 2000).

Zusammenfassung

Das wichtigste Argument gegen das Konzept der Gegenläufigkeit ist: Es gibt keine fixierte Reihenfolge aller Bildungstätigkeiten. Das von Bockemühl an verschiedenen Pflanzen beobachtete Prinzip der Gegenläufigkeit ist ein Spezialfall. Zudem gibt es mehr Bildungsmodi, als Bockemühl beschrieben hat. Die Charakterisierung der ersten Phase der Blattontogenese mit dem Begriff des

Spriessens trifft nicht zu, zunächst entsteht als charakteristische Form ein schuppenartiges, die Sprossspitze umhüllendes, meristematisches Gebilde.

Die Bedeutung von Bockemühls Arbeit liegt darin, dass er mit den beiden hier besprochenen Publikationen eine begriffliche Grundlage geschaffen hat für seine späteren Charakterisierungen der Blattreihen einzelner Pflanzen und einzelner Arten und somit viel zu ihrem Verständnis beigetragen hat. Zur Charakterisierung der Bildetendenzen des einzelnen Blattes bildet die Arbeit von Hagemann die Grundlage. Wenn man sich darauf einlässt und die vielen Formen ineinander übergehen lässt, kann man die Plastizität der Blätter von innen her ahnen.

Literatur

- Bockemühl, J.* (1964): Der Pflanzentypus als Bewegungsgestalt. *Elemente d. N.* 1, S. 3–11.
- Bockemühl, J.* (1966): Bildebewegungen im Laubblattbereich höherer Pflanzen. *Elemente d. N.* 4, S. 7–23.
- Bockemühl, J.* (1967): Äußerungen des Zeitleibes in den Bildebewegungen der Pflanze. *Elemente d. N.* 7, S. 25–30.
- Bockemühl, J.* (1977): Die Bildebewegungen der Pflanzen. In: *Bockemühl, J.* et al. (Hg.): Erscheinungsformen des Ätherischen. Beiträge zur Anthroposophie, Bd. 1. Stuttgart. Enthält in leicht überarbeiteter Form die drei zitierten Aufsätze aus den Jahren 1964–1967. Sie sind auch erschienen in: *Schad, W.* (Hg., 1982): Goetheanistische Naturwissenschaft. Bd. 2, Botanik. Stuttgart. Die Zitate sind dem letztgenannten Druck entnommen.
- Goebel, K.* (1928): Organographie der Pflanzen. 1. Bd., 3. Aufl. Jena.
- Goethe J.W.*, (1790): Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha.
- Göbel, T.* (1988): Die Bildekräfte des Blattes. *Elemente d. N.* 49, S. 14–29.
- Hagemann, W.* (1970): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jb.* 90/3, S. 297–413.
- McConnell, J.R., Barton, M.K.* (1998): Leaf polarity and meristem formation in *Arabidopsis*. *Development* 125, S. 2935–2942.
- Schilperoord-Jarke, P.* (2000): Goethes Metamorphose der Pflanzen und die moderne Pflanzengenetik. In: *Heusser, P.* (Hg., 2000): Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften. Bern.
- Suchantke, A.* (1982): Die Zeitgestalt der Pflanze. In: *Schad, W.* (Hg. 1982): Goetheanistische Naturwissenschaft. Bd. 2, Botanik. Stuttgart.
- Suchantke, A.* (1990): Die Metamorphose der Pflanzen. Ausdruck der Verjüngungstendenzen. *Die Drei* 7/8, S. 514–538. Stuttgart.
- Suchantke, A.* (1999): Von der Zeitgestalt der Pflanze. In: *Arncken, T., Rapp, D., Zehnter, H.-C.*: Eine Rose für Jochen Bockemühl. Sondernummer der *Elemente d. N.*
- Troll, W.* (1937/39): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1, Vegetationsorgane. Teil 1 und 2. Nachdruck 1967, Königstein-Taunus.
- Troll, W.* (1984): Gestalt und Urbild. Gesammelte Aufsätze zu Grundfragen der organischen Morphologie von W. Troll. 3. Auflage, Köln, Wien.
- Wretschko, M.* (1864): Zur Entwicklungsgeschichte des Umbelliferen-Blattes. *Bot. Zeitung* 22, S. 305.

Peer Schilperoord

Biologe
CH-7492 Alvaneu Dorf
schilperoord@bluewin.ch

¹ Bockemühls Zeichnungen der Blattanlagen sind zu schematisch. Es gibt noch weitere Ungenauigkeiten. Studiert man die Blattentwicklungsreihe des einzelnen Blattes Nr. 9.2 bei Bockemühl (1982, S. 30) genauer – sie ist hier nicht gezeigt –, dann muss man feststellen, dass das vorletzte und das letzte Blatt große Unterschiede in der Blattnervatur aufweisen und das letzte Blatt sicher nicht aus dem vorletzten hervorgegangen ist. Dieser Fehler findet sich wieder bei Suchantke (1982, S. 75, und 1990, S. 517).

² Für Hagemann (1970) gliedert sich die Blattanlage in drei Teilen: Blattgrund, Blattstiel und Blattspreite. Er fasst Blattstiel und Blattspreite nicht unter dem Begriff Oberblatt zusammen.

³ Zuordnung von F durch Peer Schilperoord.

⁴ Für die genauen Definitionen siehe Hagemann 1970, S. 300.

⁵ Thomas Göbel hat die Idee von Bockemühl aufgegriffen und weitergeführt. Vor dem Sprießen führt er als weitere Bildetätigkeiten der Laubblattbildung erstens die Bildung des Blattprimordiums, zweitens die Differenzierung des Primordiums in Ober- und Unterblattanlage und drittens das Flügeln (Bildung von Stipeln, Niederblatt, Knospenschuppe, Blütentragblatt) ein. Das Spitzen fasst Goebel als Tätigkeit des Oberblattes auf. Mit seiner Auffassung, «die Oberblattanlage steht median, die Unterblattanlage paarig lateral», führt er allerdings ohne Rücksichtnahme auf Untersuchungen anderer Wissenschaftler eine neue Definition von Unter- und Oberblatt ein. Mit seiner Aussage: «Die Knospenschuppen (von *Prunus persica*) werden im