Von Knospen und Blüten – Teil I
Ist die vegetative Knospe die strukturelle Grundlage der Blüte?

Peer Schilperoord

Vorbemerkung

Die nachfolgende Arbeit über den Vergleich der vegetativen Knospe mit der Blüte ist eine Review der Arbeiten, die seit 1790 bis heute zu diesem Thema erschienen sind, bzw. das Thema berührt haben. 1992 veröffentlichte ich in dieser Zeitschrift meine erste Arbeit zum Thema der «Zweieinheit» von Staub- und Fruchtblatt und über das Verhältnis von Staub- und Fruchtblatt zum Stängelblatt. Diese Arbeit wurde in den darauffolgenden Jahren vertieft. Das Ergebnis war die Veröffentlichung des Buches «Metamorphosen im Pflanzenreich» im Jahr 2011. In diesem Buch wurden sowohl die Ontogenese des Stängelblattes, die Entstehung des Stängelblattes im Laufe der Evolution von den Lebermoosen über die Farne bis zu den Bedecktsamigen, als auch die Forschungsergebnisse der molekularen Genetik im Hinblick auf die Metamorphose thematisiert. Bis zu diesem Zeitpunkt hatte ich eine mögliche Bedeutung der Bildung vegetativer Knospen für das Verständnis der Metamorphose der krautigen Gewächse nicht beachtet, allerdings war mir aufgefallen, dass die Evolution der Knospenbildung kein Thema war. 2015 veröffentlichte ich in dieser Zeitschrift einen Aufsatz mit dem Titel «Ein neues Modell für die Urpflanze – die mehrjährige Blütenpflanze». Mir war bewusst, dass zu diesem Thema noch eine Übersicht fehlte. Ich ging davon aus, dass einige der von mir entwickelten Ansichten möglicherweise schon bei früheren Autoren zu finden sind. Diese Vermutung war richtig und ich habe diese Autoren in der nachfolgenden Arbeit gewürdigt, die in dieser und der folgenden Elemente-Ausgabe in zwei Teilen erscheint.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befasst sich im ersten Teil mit den grundlegenden Konzepten und Methoden der Morphologie: mit dem klassischen Grundorgankonzept und mit dem Typuskonzept des Blattes; alternative Konzepte werden vorgeschlagen. Die Bedeutung der Sprossknospe für das Verständnis der Gestalt der Angiospermen hat bis anhin wenig Aufmerksamkeit bekommen. Einzig Augustin de Candolle und Agnes Arber haben die Sprossknospe mit der Blüte verglichen und sie als Grundlage

der Blüte aufgefasst. Auch zum Verhältnis zwischen dem Schuppenblatt und dem Laubblatt haben sich nur wenige Autoren geäussert. Die Arbeiten von Adriance S. Foster, Agnes Arber und Michel Guédès legen nahe, dass Schuppenblatt und Laubblatt gleichwertige Organe sind, die beide als Untertypen (Organklassen) des übergeordneten Typus «Blatt» aufzufassen sind, wie die Blütenorgane auch. Ihre Auffassung wird durch die Arbeit von Wolfgang Hagemann über die Organogenese des Angiospermenblattes unterstützt. Das widerspricht der weithin akzeptierten Ansicht von Thomas Goebel und Wilhelm Troll, die das Schuppenblatt als reduziertes Laubblatt auffassen. Der geschichtliche Teil zeigt, wie schon bei Goethe, de Candolle, Sachs, Foster, Arber, Guédès und Hagemann Alternativen angedacht, bzw. erarbeitet worden sind.

Schlüsselbegriffe: Blütenknospe, Sprossknospe, Schuppenblatt, Laubblatt, Homologie, Typus, Ontogenese

Summary

The first part of this work deals with the fundamental concepts and methods of morphology: with the classical basic organ concept and with the type concept of the leaf; alternative concepts are proposed. The importance of the shoot bud for understanding the structure of angiosperms has received little attention to date. Augustin de Candolle and Agnes Arber compared the shoot bud with the flower and regarded it as the basis of the flower. Few authors have commented on the relationship between the scale leaf and the foliage leaf. The work of Adriance S. Foster, Agnes Arber and Michel Guédès suggests that scale leaves and foliage leaves are equivalent organs, both of which can be understood as subtypes (organ classes) of the superordinate archetype «leaf», as are the flower organs. Their view is supported by Wolfgang Hagemann's work on the organogenesis of the angiosperm leaf. This contradicts the widely accepted view of Thomas Goebel and Wilhelm Troll, who regard the scale leaf as a reduced leaf. The historical section shows how alternatives have been considered or developed by Goethe, de Candolle, Sachs, Foster, Arber, Guédès and Hagemann.

Keywords: flower bud, shoot bud, scale leaf, foliage leaf, homology, type, ontogenesis

Inhaltsverzeichnis Teil I

Seite

Einleitung....8
Homologie und Analogie....9
Owen – special and serial homology....9
Darwin – homology and serial homology....10
Homologie-Kriterien....11
Remane und Eckardt....11
Hagemann – Blattontogenese....13
Die primäre Morphogenese....14
Grundorgankonzepte....17
Goethe – atomistische und dynamische Vorstellungsarten....18
De Candolle – Grundorgane klassisch....21
Sachs – vegetative und generative Grundorgane....22
Troll – ausschliesslich vegetative Grundorgane....24
Sattler – partielle Homologie, Kontinuum-Morphologie....24
Partielle Homologien von vegetativen und generativen Grundorganen....26
Viergliedriges Grundorgankonzept....26
Typologie des Blattes....28
Arber, Guédès – Laubblatt, Phyllom und Urblatt....29
Foster – Das Blatt als Schuppenblatt und Laubblatt....31
Modelle der Angiospermen....35
Die einjährige krautige Pflanze....35
Die mehrjährige holzige Pflanze....37
Literatur....39

Einleitung

Diese Arbeit befasst sich mit den morphologischen Beziehungen zwischen dem vegetativen Spross und der Blüte. Diese Beziehungen sind in der Geschichte der Morphologie auf unterschiedliche Arten erforscht und bewertet worden. Hier werden die erkenntnistheoretischen und methodischen Grundlagen der vergleichenden Morphologie untersucht. Sie beruht auf dem Vergleich ausgewachsener Strukturen und auf dem Vergleich der Organogenese dieser Strukturen. Ihre wichtigsten Konzepte sind das Homologiekonzept, das Grundorgankonzept und das Typuskonzept. Diese Konzepte werden im ersten Teil besprochen. Der im nächsten Heft folgende zweite Teil befasst sich mit den in der Literatur vorgeschlagenen Homologisierungen von Blüte und Spross. Die Reviews sind exemplarisch, die wichtigsten Ansichten sind vertreten. Die Vorgehensweise ist historisch. Das Inhaltsverzeichnis zeigt den Aufbau des Textes und dient als Orientierung.

Hinterfragt werden insbesondere das Grundorgankonzept und der Typusbegriff des Blattes, wie sie von Troll geprägt wurden. Trolls Grundorgankonzept nimmt keine Rücksicht auf die Ontogenese der Pflanze. Das Konzept mit den drei Grundorganen Wurzel, Sprossachse und Blatt ist statisch. Zudem bleiben die generativen Organe, Sporangien und Gametangien, unberücksichtigt. Darauf hat bereits Sachs hingewiesen. Die Ontogenese ist ein dynamischer Prozess. Das hier vorgeschlagene dynamische Gliederungskonzept berücksichtigt die schrittweise Bildung der verschiedenen Organe.

Troll nimmt als Modell für den Typus des Blattes das klassische Stängelblatt mit Blattgrund, Blattstiel und Blattspreite. Das Stängelblatt eignet sich aber, wie Foster darlegte und Arber und Guédès bestätigten, nicht als allgemeiner Typus, von dem die anderen Blattorgane abgeleitet werden können. Das Stängelblatt ist ein Untertypus des allgemeinen Typus. Es ist eine Organklasse, wie die Organklassen der Blüte auch. Der übergeordnete Typus ist der gemeinsame Nenner aller Blattformen. Hagemann hat in seiner grundlegenden Arbeit über die Ontogenese der Angiospermenblätter mit seiner Unterscheidung zwischen primärer und sekundärer Morphogenese ein Kriterium für das Homologisieren entstehender Strukturen gegeben.

Das Aschenputtel der Morphologie ist die vegetative Knospe. Die Knospe hat die Fähigkeit sich zur Blüte zu steigern. Die Sprossknospe und die Blütenknospe sind ähnliche Strukturen. Die vegetative Sprossknospe, so die These dieser Arbeit, bildet die Grundlage für die generative Blütenknospe. Bei dieser Ähnlichkeit handelt es sich um eine partielle Homologie. Partiell und nicht vollständig, weil die Sporenbildung, die ein wesentliches Merkmal der Blüte ist, bei der Sprossknospe fehlt. Für *Arber* (1950) sind Spross- und Blütenknospe eindeutig verwandte Organe, nach ihr vergleicht man am besten die Blüte mit einer Knospe und nicht mit einem Zweig. Das Thema ist in der Morphologie nicht aufgegriffen worden. In der Phylogenetik wird die Bedeutung der Knospenbildung in der Evolution

ebenfalls stiefmütterlich behandelt. Auch die Genetik, die in den letzten 30 Jahren die Botanik geprägt hat, hat sich (noch) nicht mit dem Thema befasst. So fehlen Modelle für die Beschreibung der Differenzierung in Schuppen- und Laubblätter und für den Übergang vom Zweig zur Knospe.

Als Modell für die Blütenpflanze dient in der Regel eine einjährige, krautige Pflanze. Dieses Modell findet sich schon bei Goethe. Die einjährige krautige Pflanze erscheint zwar einfacher und somit leichter zu durchschauen, aber ihre Einfachheit beruht auf einer Vereinfachung. Diese Vereinfachung verschleiert wichtige Zusammenhänge. Das umfassendere Modell wäre eine holzige, knospenbildende Pflanze.

Das Ziel dieser Arbeit ist eine Erneuerung von Goethes Metamorphosenlehre unter Berücksichtigung der Entwicklungen in der Botanik, seit Goethe seinen «Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären» 1790 veröffentlichte.

Homologie und Analogie

Der Homologie-Begriff hat sich im Laufe der Geschichte ständig weiterentwickelt, siehe für eine Übersicht u.a. *Hall* (2001), *Ochoterena et al*. (2019) und *Minelli* (2022). In der vorliegenden Arbeit, die sich mit Fragestellungen beschäftigt, die den Bauplan der Angiospermen betreffen, geht es um Homologie im Sinne von Darwin, Remane und Eckardt. Wir befassen uns nicht mit den Kriterien, die für die Homologisierung auf der Ebene von Familien, Genera oder Arten erarbeitet worden sind. Darwin hat Owens Homologie-Begriff und Goethes methodischen Ansatz mit der Phylogenie verbunden. Ich gehe hier kurz ein auf die Geschichte der Begriffe und auf die Kriterien für die Feststellung von Homologien, um Missverständnissen vorzubeugen.

Owen – special and serial homology

Owen, Biologe, vergleichender Anatom und Paläontologe definierte 1843 in seinen «Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animal» den Begriff «Homologie». Im Glossar heisst es:

«Homologue. (Gr. homos; logos, speech.) The same organ in different animals under every variety of form and function.» (S. 379) und:

«Analogue. A part or organ in one animal which has the same function as another part or organ in a different animal. See Homologue.» (S. 374)

Die Begriffe Homologie und Analogie sind eng miteinander verwoben. *Hall* (2001) betont die Klarheit der Begriffe: *«Owen's definitions are deceptively simple, especially as they are limited to structures, and within structures to organs. Organs that are the same in different animals (or plants) are homologous, even if they serve different functions in those organisms. Organs that are not the same in different organisms, but that serve the same function, are analogous.»* Owen unterschied spezielle (special) und serielle (serial) Homologie.

> *«Special homology. The correspondence of a part or organ, determined by its relative position and connections, with a part or organ in a different animal; the determination which homology indicates that such animals are constructed on a common Type […]*
> *Serial homology. «If it be admitted that the general type of the vertebrate endo-skeleton is rightly represented by the idea of a series of essentially similar segments succeeding each other longitudinally from one end of the body to the other, such segments being for the most part composed of pieces similar in number and arrangement, and though sometimes extremely modified for special functions, yet never so as to wholly mask their typical character,—then any given part of one segment may be repeated in the rest of the series, just as one bone may be reproduced in the skeletons of different species, and this kind of repetition or representative relation in the segments of the same skeleton I call serial homology. […]. I call such serially related or repeated parts ‹homotypes›.»*
>
> (*Owen* 1848, S. 7–8)

Darwin – homology and serial homology

Darwin greift die Arbeit von Owen auf. Der Homologie-Begriff spielt in Darwins Evolutionslehre eine zentrale Rolle. Die erste Ausgabe von «Origin of Species» erschien 1859 noch ohne Glossar mit Definitionen. Spätere Drucke wurden mit einem Glossar vervollständigt. Darwins Definition von Homologie lautet:

> *«Homology. – That relation between parts which results from their development from corresponding embryonic parts, either in different animals, as in the case of the arm of man, the fore-leg of a quadruped, and the wing of a bird ; or in the same individual, as in the case of the fore and hind legs in quadrupeds, and the segments or rings and their appendages of which the body of a worm, a centipede, &c., is composed. The latter is called serial homology. The parts which stand in such a relation to each other are said to be homologous, and one such part of organ is called the homologue of the other. In different plants the parts of the flower are homologous, and in general these parts are regarded as homologous with leaves.»*
>
> (*Darwin* 1894, S. 409)

Anstelle von «special homology» heisst es bei Darwin einfach «homology». Owens Bezeichnung «serial homology» behält Darwin bei. Den Begriff «homotype» verwendet er nicht.

Wie der Text zeigt, erläuterte Darwin seine Homologie-Definition auch mit einem Beispiel aus der Botanik. Darwin stellte fest, dass die Blütenorgane untereinander und mit dem Blatt homolog seien. Wir werden

seine Feststellung im Laufe dieser Arbeit noch genauer analysieren. Darwins Definition von Analogie lautet:

> *«Analogy. – The resemblance of structures which depends upon similarity of function, as in the wings of insects and birds. Such structures are said to be analogous, and to be analogues of each other.»*
> (*Darwin* 1894, S. 405)

Anstelle von Analogie ist es heute üblich, Strukturen mit gleicher Funktion aber unterschiedlicher Abstammung als Homoplasien (*Wagenitz* 2008) zu bezeichnen. In diesem Text bleibe ich bei dem Begriff Analogie.

Homologie-Kriterien

Das ursprüngliche Verfahren, um Homologien festzustellen, nämlich den Vergleich ausgewachsener Strukturen, ergänzte Darwin mit dem Vergleich heranwachsender Strukturen (*Friedman* & *Diggle* 2011). Beide Verfahren sind gleichbedeutend, sie ergänzen sich. Bereits *De Candolle* betonte die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte am Beispiel einer sicheren Interpretation des Perikarps (1827b, S.3). So kann man in strittigen Fällen, wo der Vergleich ausgewachsener Strukturen keine Schlussfolgerung zulässt, den Vergleich der Entstehungsgeschichte dieser Organe hinzunehmen, um festzustellen, ob eine Homologie vorliegt oder nicht. *Remane* (1952) und *Eckardt* (1964) haben sich ausführlich mit der Frage befasst, welche Kriterien es für die Homologisierung von Strukturen braucht.

Remane (1952) unterscheidet drei Hauptkriterien: das Lagekriterium, das Kriterium der speziellen Qualität und das Stetigkeitskriterium:

1. Homologie ergibt sich bei gleicher Lage in vergleichbaren Gefügesystemen (S. 33).

2. Ähnliche Strukturen können auch ohne Rücksicht auf gleiche Lage homologisiert werden, wenn sie in zahlreichen Sondermerkmalen übereinstimmen (S. 46). Die Sicherheit wächst mit dem Grad der Kompliziertheit und der Übereinstimmung der verglichenen Strukturen.

3. Selbst unähnliche und verschieden gelagerte Strukturen können als homolog erklärt werden, wenn zwischen ihnen Zwischenformen nachweisbar sind, so dass bei Betrachtung zweier benachbarter Formen, die unter 1 bzw. 2 angegebenen Bedingungen erfüllt sind. Die Zwischenformen können der Ontogenie der Strukturen entnommen sein oder echte systematische Zwischenformen sein (S. 49).

Das erste und das zweite Kriterium sind die ältesten. Das Lagekriterium war entscheidend für die Homologisierung der Schädelknochen von Fischen, Reptilien und Säugetieren im 18. Jahrhundert (*Owen* 1843, 1848). Das Stetigkeitskriterium spielte in Goethes Botanik (1790) bereits eine entscheidende Rolle.

Das zweite Kriterium, das Kriterium der speziellen Qualität, kann zu Missverständnissen führen, wenn man Remanes Erläuterungen dazu nicht berücksichtigt. Die Formulierung weckt den Eindruck, dass eine Homologisierung auch bei festgestellter Lageungleichheit möglich ist. Es geht Remane aber darum, dass man, falls die Lagegleichheit nicht sicher bestimmt werden kann, was bei Fossilien oft der Fall ist, mit Hilfe dieses Kriteriums trotzdem Homologien feststellen kann.

Das dritte Kriterium der Übergangs- oder Zwischenformen, spielt in dieser Arbeit eine wichtige Rolle bei der Frage nach den Beziehungen zwischen den Gliedern des Laubblattes (Blattgrund, Blattstiel und Blattspreite) und den Blütenorganen.

Remane war Zoologe. Eckardt griff als Botaniker Remanes Arbeit auf. In seiner Zusammenfassung heisst es:

> *«Aus unseren Darlegungen geht hervor, dass wir unter Homologie die sogenannte ‹spezielle Homologie› verstehen, d.h. die Entsprechung von Strukturen bei verschiedenen Organismen. Allein diese Art von Homologien hat eine unmittelbare Auswirkung auf die Taxonomie, während die sogenannte ‹seriale Homologie›, besser Homonomie, sich auf die Identität verschiedener Strukturen eines Einzelorganismus bezieht, ein Phänomen, das in seinem ontogenetischen Zustandekommen natürlich für die spezielle Homologie von grösstem Interesse ist.»*
>
> (*Eckardt* 1964, S. 90)

Eckardt (1964) gibt ein Beispiel für das Kriterium der speziellen Qualität. Sprossbürtige Wurzeln sind, auch wenn sie nicht an der Wurzel, sondern an der Sprossachse auftreten (Lagekriterium), auf Grund ihrer spezifischen Merkmale sofort als Wurzeln erkennbar. Zu dieser spezifischen Qualität gehört die endogene Veranlagung, denn Blätter und Seitensprosse werden an der Sprossachse exogen veranlagt.

Sind die Strukturen, die verglichen werden, sehr verschieden, dann reduziert sich die Zahl der gemeinsamen Merkmale stark. Für das Blatt bleiben dann als spezifische Merkmale die seitliche Lage an der Sprossachse (Lagekriterium), das begrenzte Wachstum und die bifaziale Veranlagung (Kriterium der speziellen Qualität). Die bifaziale Veranlagung, die Bildung einer Unter- und Oberseite unterscheidet das Blatt von der radiärsymmetrisch veranlagten Achse. Ob das Blatt nach seiner Veranlagung unifaziale, das heisst radiärsymmetrische, Abschnitte bildet, spielt für die Homologisierung keine Rolle.

Hagemann – Blattontogenese

Die Formenvielfalt der Blätter lässt sich also einerseits an den fertigen Formen und andererseits an den Bildungsprozessen studieren, die zu dieser Formenvielfalt führen. Für die Feststellung von Homologien braucht es beide Blickrichtungen. *Friedman* und *Diggle* (2011) haben die Geschichte des Studiums der Organogenese seit der bahnbrechenden Arbeit von *Wolff* (1759) bis und mit Darwin beschrieben. Einen eminent wichtigen Beitrag aus neuerer Zeit zur Blattontogenese leisten die «Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter» von *Hagemann* (1970). Er unterscheidet zwischen primärer Morphogenese, sekundärer Morphogenese und Histogenese.

1. *Primäre Morphogenese*: Während dieser Phase vergrössert sich die Blattanlage. Eine Gliederung der Anlage erreicht die Pflanze, indem sie stellenweise das Wachstum zurücknimmt oder gar anhält und es an anderen Stellen fortsetzt. Diese Phase dauert so lange, bis die Grundform des zukünftigen Blattes entstanden ist.

2. *Sekundäre Morphogenese*: Während der zweiten Formbildungsphase werden keine neuen Organe oder Organglieder mehr angelegt. Die angelegten Teile wachsen heran, bis die definitiven Grössenverhältnisse, die Proportionen der Glieder, festgelegt sind. Die Proportionen sind in dieser Phase variabel.

3. *Die Histogenese oder Gewebedifferenzierung*: Unter Histogenese fasst man alle Entwicklungsvorgänge zusammen, die das Gewebe in Haut-, Grund- und Leitgewebe differenzieren.

Die drei Schritte laufen nebeneinander ab. Die Übergänge zwischen der primären Morphogenese und der Histogenese, sowie zwischen der primären und der sekundären Morphogenese sind fliessend. Bereits sehr früh in der Entwicklung sieht man an gewissen Stellen Haare entstehen, sie zeigen, dass die primäre Morphogenese an diesen Stellen abgeschlossen ist. Ein zweiter Hinweis, dass die Morphogenese zu Ende geht, ist die Bildung von Vakuolen in den sich streckenden Zellen. Die sekundäre Morphogenese kann bereits zu einer erheblichen Dehnung der Blattfläche geführt haben, auch wenn Randbereiche sich noch in der Phase der primären Morphogenese befinden und neue Strukturelemente entstehen. Die Unterscheidung zwischen primärer und sekundärer Morphogenese braucht es, um – wie noch gezeigt wird – Fehler beim Homologisieren zu vermeiden. Das von Troll betonte Prinzip der variablen Proportionen (*Troll* 1937, 1939, 1954) zur Beschreibung der Formenvielfalt eignet sich dagegen für die Beschreibung der Formenvielfalt von Strukturen mit gleichem Grundmuster. Dieses Prinzip lässt sich nicht auf die Phase der primären Morphogenese anwenden.

Die primäre Morphogenese

Schauen wir die primäre Morphogenese genauer an: Die primäre Morphogenese fängt mit der *Ausgliederung* der Blattanlage an der Sprossspitze an. Diese kündigt sich an durch eine flächenmässige Vergrösserung (*Erstarkung)* des kleinzelligen apikalen Meristems. Die sich heranbildende zukünftige Blattanlage wird seitlich aus dem sich ständig erneuernden Gewebe am Scheitel der Sprossspitze ausgegliedert. Kurz bevor sich die Blattanlage wölbt, wird festgelegt, welcher Teile sich zur Blattoberseite und welcher sich zur Blattunterseite entwickeln wird (*dorsiventrale Polarisierung*). *Long* und *Barton* (2000) konnten bestimmte Genprodukte, die die Pflanze für die Differenzierung in Blattober- und Unterseite braucht, bereits vor einer sichtbaren Wölbung nachweisen. Die Dorsiventralität unterscheidet die Blattbildung von der radiären Achsenbildung. Das Blattmeristem entsteht als ein leicht ovales Bildungsgewebe, das sich von der Mitte aus zu wölben beginnt. Ein Randmeristem bildet sich (*Hagemann* 1970, 2005). Abb. 1 zeigt die Ontogenese eines Stängelblattes der Sumpfdotterblume mit Ochrea[1]. Das Blatt der Sumpfdotterblume gehört zu den komplizierteren Blättern, weil es eine scheidenartige, häutige Ochrea bildet. Abb. 2 ist ein allgemeines Schema, das die wesentlichen Bildungsvorgänge zeigt.

An der Sprossspitze bildet sich durch die Art des Wachsens von selbst ein Differenzierungsgefälle. An der Spitze befindet sich das teilungsfähige Gewebe, zur Basis hin nimmt die Teilungsfähigkeit zugunsten der Differenzierung ab. Die etwas älteren Zellen der Blattunterseite strecken sich, die jüngeren der Oberseite strecken sich später. Dadurch krümmt sich die Blattanlage zur Sprossspitze hin. Später bei der Entfaltung des Blattes wird diese zeitlich bedingte Krümmung wieder rückgängig gemacht. Gleichzeitig mit der Krümmung verbreitert sich die Basis der Blattanlage. Benachbartes Gewebe wird zum Wachstum angeregt und in die Anlage aufgenommen, inkorporiert (*Inkorporation*). Gleichzeitig nimmt der Durchmesser der Sprossachse zu. Die Folge ist, dass aus der kleinen rand- oder wulstförmigen Wölbung eine *schuppenförmige* Struktur hervorgeht. Diese wächst schneller als die Sprossspitze, sie eilt voraus und fängt an die Sprossspitze zu umhüllen (siehe Abb. 1b, 1c und 2.2). Das Sprossbildungsgewebe ist von allen Seiten umhüllt. Die Pflanze schafft hier einen eigenen, von der Umgebung abgeschlossenen Raum.

Wir unterscheiden die folgenden Entwicklungsphasen:

---

1 Die Ochrea oder Nebenblattscheide ist eine durch die Umbildung der Nebenblätter entstandene, meist häutige Röhre, welche die Basis des folgenden Stängelglieds umschliesst.

- *Erstarkung* des apikalen Meristems, Vergrösserung, Kräftigung des meristematischen Gewebes[2].
- *Ausgliederung* des Blattbildungsmeristems vom Sprossmeristem.
- *Polarisierung* der Blattanlage, die zur Entstehung einer Ober- und einer Unterseite der Blattanlage führt.
- *Meristeminkorporation*: Vergrösserung der Ansatzstelle, Eingliederung von Bildungsgewebe durch Anregung des Wachstums von benachbartem Gewebe und Eingliederung in die bestehende Anlage.
- *Meristemfusion*: Verschmelzung von Bildungsgewebe, wenn die Inkorporation von zwei Seiten her stattfindet und dadurch die beiden Seiten miteinander verbunden werden.
- *Meristemfraktionierung*: Unterteilung von Bildungsgewebe durch Aussetzen oder Verlangsamen des Wachstums an bestimmten Stellen der Anlage.

Die Meristemfraktionierung führt zur Gliederung von Spreite und Blattgrund (Abb. 1d), aber auch zur möglichen Gliederung der Blattspreite (Abb. 1h). Das Ausmass der Gliederung hängt von ihrem Beginn ab. Die Übergangsstelle von Blattgrund (Ansatzstelle des Blattes) und Blattspreite ist der Ort des zukünftigen Blattstieles.

Die Bildung einer schildförmigen (peltaten) Blattanlage geschieht durch Meristeminkorporation und Meristemfusion. Von den Rändern her weitet sich das Randmeristem ausgehend von beiden Randmeristemen quer über die Ansatzstelle des Blattstiels und fusioniert in der Mitte. Diese Struktur wird auch als Querwulst bezeichnet. Sowohl die schlauchförmigen (ascidiaten) als auch die gefalteten (plikaten) Fruchtblätter bilden einen Querwulst (*Weberling* 1981, *Leins* & *Erbar* 2008). Wir kommen darauf zurück bei der Behandlung der These von *Buzgo et al.* (2004) und *Specht et al.* (2009), dass die Entwicklungsstadien der Blütenorgane von *Amborella trichopoda* eine durchgehende Reihe bilden.

Meristeminkorporation und -fusion spielen auch eine Rolle bei der Bildung eines unifazialen (radiären) Blattstiels und ebenso bei der Fusion der Blattbasen von gegenständigen Laubblättern. Bildungsprozesse können, müssen aber nicht stattfinden. Das Verständnis der Vielfalt der Blattformen ergibt sich durch den Nachvollzug der Bildungsprozesse kombiniert mit dem Vergleich ausgewachsener Blattformen. Es ist die Kombination des dynamischen Aspektes der Ontogenese mit dem statischen Aspekt von ausgewachsenen Blättern, die zum Verständnis führt.

---

2 *Hagemann* & *Gleissberg* (1996), S. 130 verwenden die Begriffe blastozone growth (= Wachstum des Blastozons) und corroboration (= Erstarkung). Sie vermeiden den Begriff Meristem, der zu sehr die Zellteilung betont. Die Zellen sind nicht komplett geteilt, das Protoplasma verbindet alle Zellen.

Die Beschreibung der Blattontogenese ist gleichzeitig die Beschreibung der Bildung von zwei Grundorganen, von der Sprossachse und von den Blättern.

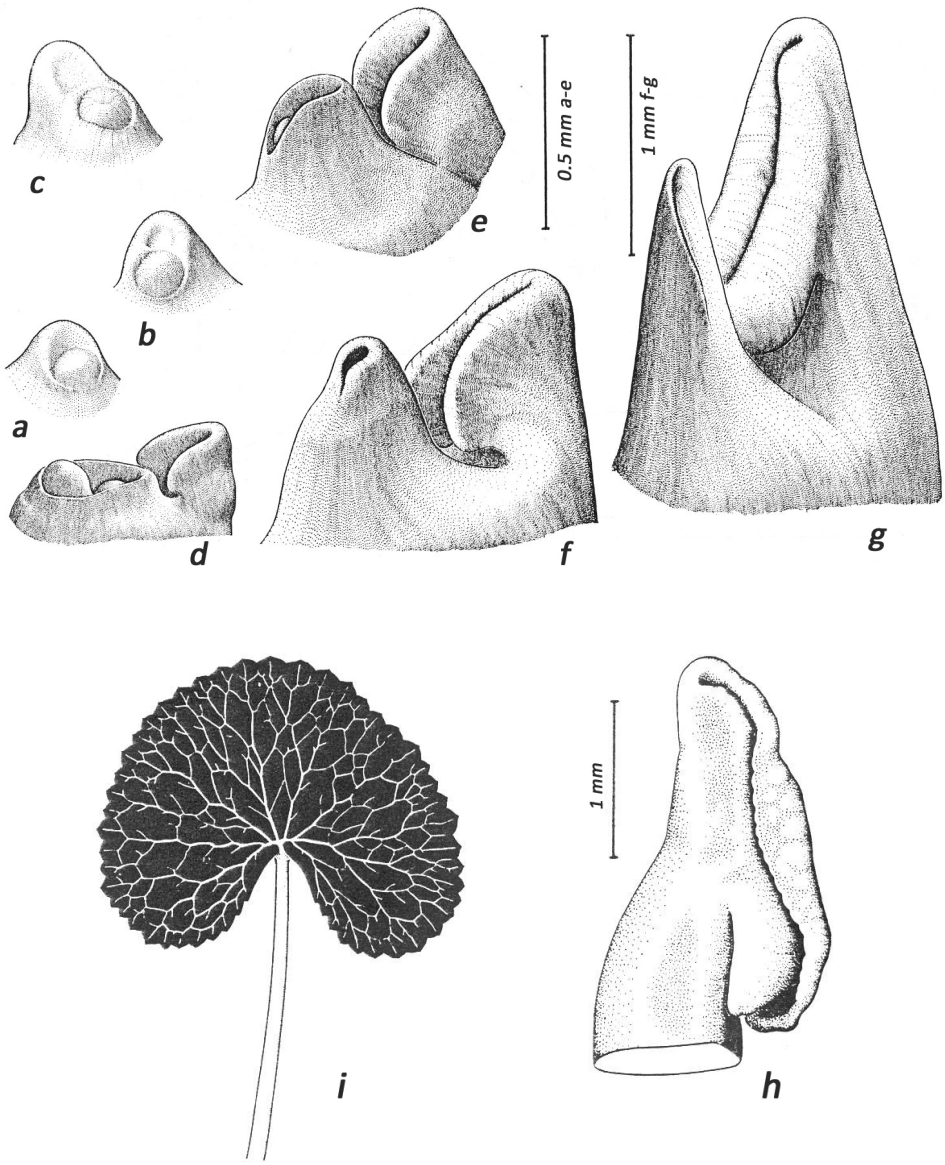

Abb. 1: Blattentwicklung von *Caltha palustris* a) Ungegliederte Blattanlage, die den Achsenkörper noch nicht vollständig umfasst. b) Der Umfassungsvorgang ist abgeschlossen. c) Die Ochrea ist angelegt, die Unterblattrandmeristeme haben sich median vor der Spreitenanlage vereinigt. Das nächste Blatt wird ausgegliedert. d–f) Ochrea und Spreitenanlage wachsen heran, letztere völlig gleichmässig am ganzen Rande. g) Die Spreitenränder schieben sich übereinander. Der Blattstiel verlängert sich. h) Das ganze Spreitenrandmeristem zerfällt simultan in Blattzähne. i) Entfaltete Spreite. *Hagemann* (1970, S. 310 f.).

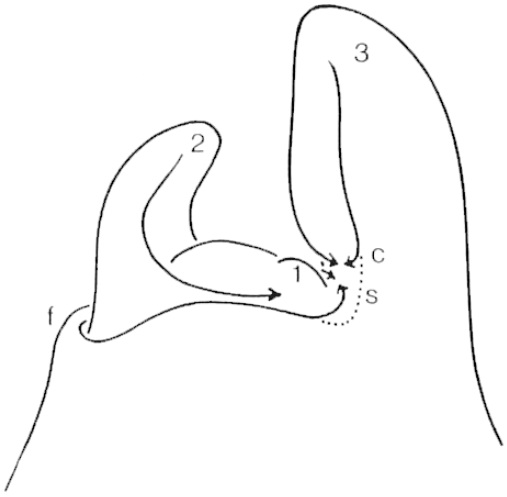

Abb. 2: Schema der Gestaltungsprozesse eines Schildblattes mit Ochrea. Die schematische Darstellung geht einen Schritt weiter als in Abb. 1, weil eine schildförmige Spreite angelegt wird, die bei der Sumpfdotterblume fehlt. Die Pfeile zeigen die sich ausdehnenden Randmeristeme an. 1, 2 und 3 bezeichnen die aufeinander folgende Blattanlagestadien. Das erste Blatt hebt sich gerade von der halbkuppelförmigen Sprossspitze ab, das zweite Blatt zeigt die Gestalt einer Hohlschuppe, das dritte Blatt umfasst bei f die gesamte Anlage und fängt an, bei der Stielansatzstelle S die Veranlagung der Ochrea abzuschliessen. C bezeichnet die Stelle, wo die Randmeristeme der Spreitenanlage fusionieren, was zur Schildform führt. *Hagemann* & *Gleissberg* (1996, S. 127).

Grundorgankonzepte

Die Geschichte der Morphologie zeigt, dass es mindestens drei Grundorgankonzepte gibt. Die Definition des bekanntesten und allgemein akzeptierten Konzeptes lautet (*Sitte et al.* 1991, S. 170)*: «Der Cormus als bewurzelter Spross baut sich aus den drei Grundorganen Achse, Blatt und Wurzel auf. Die Grundorgane sind nicht miteinander homologisierbar, und sie üben verschiedene Basisfunktionen aus.»* Dieses Grundorgankonzept wurde vor allem von *Troll* (1954, S. 3) geprägt. Dieses klassische, bausteinartige Konzept gibt es bereits im 19. Jh. u.a. bei *Braun* (1850, S. 120) *«So erscheinen uns denn Stengel, Blatt und Wurzel als wesentlich verschiedene Theile des vegetabilischen Organismus, als auf der Verschiedenheit der Bildungsrichtungen des Pflanzenlebens beruhende* Grundorgane *desselben.»* Der erste, der das klassische Grundorgankonzept in einer wissenschaftlichen Publikation bereits zu Lebzeiten von Goethe veröffentlicht hat, war *De Candolle* (1827a). De Candolle bezeichnete die Sprossachse, das Blatt und die Wurzel als die wichtigsten Organe, als die Grundorgane der Pflanze, die in allen Richtungen modifiziert werden können. Er war aber nicht der erste, der das Wort Grundorgan verwendete. Goethe bezeichnete um 1797 das Blatt als Grundorgan. De Candolle konnte das allerdings nicht wissen.

Das Wort findet sich in Goethes Notizen, die erst 1891[3] veröffentlicht wurden. Goethe benutzte das Wort in einem anderen, dynamischeren Sinn als De Candolle, siehe weiter unten.

Das klassische Grundorgankonzept bezieht sich auf die vegetative Pflanze. *Sachs* (1882) erweiterte das Konzept fundamental. Er unterschied zwischen vegetativen und generativen Grundorganen. Zu den vegetativen Grundorganen zählte er auch die Trichome (Haare). Zu den generativen Grundorganen zählt Sachs die Sporen- und Geschlechtszellenbehälter, die Sporangien und Gametangien. Sachs weist zudem auf die Doppelnatur von Staub- und Fruchtblatt hin. An der Staub- und Fruchtblattbildung beteiligen sich das Blatt als vegetatives Grundorgan und die Sporangien – eine Ansicht, die *Goebel* 1884 (S. 110–112) bestätigt.

Goethe – atomistische und dynamische Vorstellungsarten

Goethe hat den Begriff Grundorgan nur einmal verwendet, wie man dem Goethe-Wörterbuch[4] entnehmen kann. Interessant ist, dass auch die Begriffe Urkörper, Organische Entzweiung und Naturdualismus jeweils nur einmal in Goethes Werk zu finden sind, und zwar im gleichen Text (*Goethe* 1964)[5]. *Dorothea Kuhn,* die für die Veröffentlichung des Textes zuständig war, hat das Fragment in dem Kapitel «Versuche zur Methode der Botanik» eingeordnet. Die Überschrift «Versuche zur Methode der Botanik» stammt von ihr (*Goethe* 1986)[6]. Der Text ist eine ausführliche und inhaltlich durchkomponierte Unterlage für einen Vortrag. Goethe reflektiert sein methodisches Vorgehen. Er unterscheidet zwischen einer atomistischen und einer dynamischen Vorstellungsart. Die beiden Vorstellungsarten stehen nicht im Widerspruch zueinander, sondern sie ergänzen sich. Das aktuelle Grundorgankonzept ist ein gutes Beispiel für die von Goethe gemeinte atomistische oder mechanistische Vorstellungsart. Bei der atomistischen Blickrichtung geht es um das Zusammensetzen eines Organismus aus seinen Teilen. Bei der dynamischen Vorstellungsart geht es um den Prozess, der zu den Grundorganen führt; das Ganze ist der Ausgangspunkt, es geht um die Gliederung des Ganzen.

Wie sieht Goethes Grundorgan aus? In dem Aufsatz heisst es im dritten Kapitel unter der Überschrift «Organische Einheit»:

---

3 *Goethe* (1891), Bd. 6, S. 300–302

4 www.gwb.uni-trier.de, 20.02.2023

5 *Goethe* (1964), S. 129–134

6 *Goethe* (1986), S. 421

> *«Bei Betrachtung der Pflanze wird ein lebendiger Punkt angenommen, der ewig seines gleichen hervorbringt. Und zwar tut er es bei den geringsten Pflanzen durch Wiederholung eben desselbigen. Ferner bei den vollkommnern durch progressive Ausbildung und Umbildung des Grundorgans in immer vollkommnere und wirksamere Organe um zuletzt den höchsten Punkt organischer Tätigkeit hervorzubringen, Individuen durch Zeugung und Geburt aus dem organischen Ganzen abzusondern und abzulösen. Höchste Ansicht organischer Einheit.»*
>
> (*Goethe* 1964, S. 132)

Mit Grundorgan meint Goethe hier das Blatt. Hört man hier auf zu lesen, dann könnte man meinen, dass Goethe nur ein Grundorgan unterscheidet, das Blatt. Für das Verständnis des Abschnittes braucht es aber das Schlusskapitel mit dem Titel «Organische Entzweiung».

> *«[…] Vorher ward die Pflanze als Einheit betrachtet. Die empirische Einheit können wir mit Augen sehen. Sie entsteht aus der Verbindung vieler verschiednen Teile von der grössten Mannigfaltigkeit zu einem scheinbaren Individuo. Eine einjährige vollendete Pflanze ausgerauft. Ideale Einheit. Wenn diese verschiednen Teile aus einem idealen Urkörper entsprungen und nach und nach in verschiedenen Stufen ausgebildet gedacht werden. Diesen idealen Urkörper mögen wir ihn in unsern Gedanken so einfach konzipieren als möglich, müssen wir schon in seinem Innern entzweit denken, denn ohne vorhergedachte Entzweiung des einen lässt sich kein drittes Entstehendes denken. […]»*
>
> (*Goethe* 1964, S. 133)

Goethe betrachtet hier zunächst eine ganze Pflanze, wie sie aus der Verbindung verschiedener Teile entsteht. Zu diesen Teilen gehören das Blatt, die Sprossachse und die Wurzel. Dann wendet er seinen Blick ab von dieser ganzen Pflanze und geht zurück zu ihrem Anfangsstadium, zum Urkörper. Heute könnte man sagen zur befruchteten Eizelle, obwohl der Begriff Urkörper umfassender gedacht ist. Diese äusserlich einheitliche Gestalt ist in ihrem Innern bereits polarisiert. Was hat das mit dem Blatt zu tun? Goethe verweist hier auf den Dualismus in der Natur und im Speziellen bei der Pflanze. Den Dualismus, die organische Entzweiung, sieht Goethe in dem

> *«[…] Keim der Wurzel und des Blatts. Sie sind mit einander ursprünglich vereint, ja eins lässt sich nicht ohne das andere denken. Sie sind einander ursprünglich entgegengesetzt. Wir beantworten die Frage warum die Wurzelkeime sich abwärts, die Blätterkeime sich aufwärts entwickeln dadurch, dass wir sagen sie seien einander nach*

dem allgemeinen Naturdualism(u)s, der hier in ihnen spezifiziert ist, entgegengesetzt. […]»

(*Goethe* 1964, S. 133)

Die beiden genannten Organe bedingen sich gegenseitig. Die drei Grundorgane Blatt, Achse und Wurzel brauchen sich funktionell betrachtet gegenseitig, weil sie unterschiedliche Funktionen ausüben. Goethes Ansatz geht darüber hinaus, er ist allgemeiner.

«[…] Wenn nun ein solches Wesen (Pflanze) ursprünglich und anfänglich in seinem Ganzen mit einem Gegensatz gedacht wird, so werden wir in seinen Teilen auch eine solche Trennung wieder finden [...] bis wir endlich den Gipfel der organischen Trennung die Scheidung in zwei Geschlechter erreichen.»

(*Goethe* 1964, S. 134)

Die bekannteste Hypothese von Goethe lautet «Alles ist Blatt» (*Goethe* 1977, S. 58). Liest man die Hypothese bis zum Schluss, dann heisst es dort: *«Der Hauptgrund dieser Hypothese ist die Betrachtung dass der Keim oder das zu entwickelnde aus mehr Theilen besteht die mit einander verwandt sind sich aber in der Entwicklung einander aufheben [...]»*. Es geht also um Teile, die sich gegenseitig bedingen (aufheben) und somit sind wir bei der Wurzel und beim Blatt. Die Vortragsunterlage greift den letzten Satz auf und führt ihn weiter unter dem Aspekt der organischen Entzweiung.

Das Fragment ist Fragment geblieben, Goethe hat seine ausführliche Skizze nicht weiterentwickelt und in eine wissenschaftliche Publikation münden lassen. Das wäre auch nicht möglich gewesen, weil wichtige Entdeckungen noch nicht gemacht waren. Die Funktionsweise der Wurzel, die Bedeutung der Wurzelhaube und der Wurzelhaare waren noch nicht bekannt, die Sporangien und Gametangien noch nicht beschrieben.

Goethe hat sich nach dem Verfassen des Textes bis zu seinem Tod noch mit der Metamorphose befasst. Für ihn war das Thema nicht abgeschlossen, er stiess auf Probleme, wie z.B. das ungeklärte Verhältnis zwischen Farnsporen und Samen[7], ein Problem, das mit dem damaligen Erkenntnisstand nicht gelöst werden konnte. Einige Jahrzehnte später entdeckte *Leszczyc-Suminski* (1848) den Generationenwechsel bei den Farnen, und *Hofmeister* entdeckte 1851 den Generationenwechsel bei den Samenpflanzen. Es war auch *Hofmeister* (1849), der die Bedeutung des Pollenschlauches für den Befruchtungsvorgang entdeckte.

Goethe (1964) bemerkte auch, dass das Fruchtblatt nicht vom Staubblatt abzuleiten sei. Für ihn waren die Übergänge, die es von den Kelch- zu den Kronen- und Staubblättern gibt, ein deutlicher Beleg für die enge Verwandtschaft der genannten Organe:

---

7 *Goethe* (1964), S. 53

«[...] der Übergang des Kelches in die Blumenblätter, der Blumenblätter in Staubfäden lässt sich mit Augen sehen und mit Händen greifen.» Aber: *«Zur Erklärung aber wie der weibliche Teil sich entwickle ist ein ganz neuer höchst beschwerlicher und gefährlicher Weg anzutreten, wo man beinah verzweifeln möchte, ob man fähig sei, einen deutlichen Begriff davon mitzuteilen.»* Folgen wir Goethes Konzept der organischen Entzweiung mit unseren heutigen Erkenntnissen, dann sehen wir eine Gliederung in Spross und Wurzel, in Blattober- und Blattunterseite, in Blattspreite und Blattgrund, in Staublatt und Fruchtblatt, in Mikro- und Makrosporangien bzw. Mikro- und Makrogametangien. Auch den Gegensatz von Knospe und Zweig bzw. Schuppenblatt und Laubblatt kann man als Beispiele für die organische Entzweiung nehmen.

Mit dem Prinzip der Entzweiung, zu dem auch die organische «Vereinung» gehört, geht Goethe aufs Ganze. Das Prinzip ist dem Grundorgankonzept übergeordnet. Das Prinzip «Organische Entzweiung» ist ein Universalschlüssel für Goethes Modell der Urpflanze. *Goethe* (1977, S. 365) schreibt über die Urpflanze in einem Brief an Charlotte von Stein (8. Juni 1887) *«Die Urpflanze wird das wunderlichste Geschöpf von der Welt über welches mich die Natur selbst beneiden soll. Mit diesem Modell und dem Schlüssel dazu, kann man alsdann noch Pflanzen ins Unendliche erfinden […]»*.

Das Gesetz ist so allgemein, dass, es für Wissenschaftler, die sich ausschliesslich mit konkreten Bildungsprozessen befassen, als bedeutungsloser Allgemeinplatz erscheinen muss. Genetiker beschreiben *Einzelfälle* des universalen Prinzips, z.B. mit ihren Modellen für die Bildung des Spross- und des Wurzelpols (*Jürgens* 1994) oder für die Differenzierung in Blattober- und Blattunterseite (*McConnell* & *Barton* 1998).

De Candolle – Grundorgane klassisch

Der Begriff Grundorgan findet sich zum ersten Mal in einer wissenschaftlichen Veröffentlichung bei *De Candolle* (1827a, S. XVI). Sprossachse, Wurzel und Blatt charakterisiert er als *«organes fondamentaux, ou des parties organiques essentielles à la nutrition»*. Und etwas ausführlicher in der Zusammenfassung (1828a, S. 491) *«In einem sehr weiten Sinne könnte man sagen, es existieren bei den Pflanzen eigentlich nur drei Organe, die Wurzel, der Stengel und die Blätter, und das, was den ganzen Apparat der Blumen und der Früchte ausmacht, seyen nur verschiedene Abänderungen, welche theils die Endspitzen der Stengel, theils die blattartigen oder seitlichen Organe darbieten»*.

Als De Candolle sein Grundorgankonzept formulierte, war die Bedeutung der Wurzelhaare noch nicht bekannt. *Carradori* (1800) hat experimentell nachgewiesen, dass die Wurzelhaare sich in feuchter Luft

entwickeln und äusserte die Vermutung, dass die Wurzelhaare Feuchtigkeit aufnehmen können. *De Candolle* teilte diese Vermutung (1828a, S. 83), von ihm stammt der Begriff Wurzelhaare (1828b, S. 98). Heute weiss man, dass das apikale Wachstum, das für Wurzelhaare spezifisch ist, vergleichbar ist mit dem apikalen Wachstum eines Pollenschlauches (*Mangano et al*. 2016).

Sachs – vegetative und generative Grundorgane

Das grosse Verdienst von Goethes Metamorphosenlehre ist, dass sie die Blattnatur der Blütenorgane wissenschaftlich nachweist. Eine Schwäche der Metamorphosenlehre ist die Definition der Metamorphose, sie ist zu umfassend. Goethe betrachtete die Blattreihe vom Keimblatt bis zum Fruchtblatt als eine Metamorphosereihe:

> *«§4 Die geheime Verwandtschaft der verschiedenen äussern Pflanzenteile, als der Blätter, des Kelchs, der Krone, der Staubfäden, welche sich nach einander und gleichsam aus einander entwickeln, ist von den Forschern im allgemeinen längst erkannt, ja auch besonders bearbeitet worden, und man hat die Wirkung wodurch ein und dasselbe Organ sich uns mannigfaltig verändert sehen lässt, die Metamorphose der Pflanzen genannt.»*
>
> (Goethe 1790, §4)

Ähnlich umfassend wie Goethe definiert *Hansen* (1907a) die Metamorphose als «*eine Formänderung der Organe bei veränderten Leistungen*». Versucht man die Metamorphose nachzuvollziehen, dann stellt man fest, dass man die Bildung von Blütenstaub und die Bildung der Samenanlagen nicht aus den vorangegangenen Organen entwickeln kann. In der Regel wird darüber grosszügig hinweggesehen, aber nach der Entdeckung des Generationenwechsels durch *Hofmeister* (1851) und nach der Beschreibung der Sporangien und Gametangien ist diese Ansicht nicht mehr haltbar. Darauf beruht die Kritik von Sachs an der Metamorphosenlehre. *Sachs* erweiterte das Grundorgankonzept entscheidend, indem er, wie bereits gesagt, unterscheidet zwischen vegetativen und generativen Grundorganen (1874, S. 151–153; 1882, S. 15). Das Kriterium der speziellen Qualität lässt sich auf das Sporen bildende Gewebe, auf die Sporangien und auf die Gametangien anwenden. Die Sporangien und Gametangien gehören zu einer eignen Grundorgankategorie. Staub- und Fruchtblätter entstehen aus einem Zusammenspiel der Bildungsprozesse von vegetativen und generativen Grundorganen. Das führt uns zu einer anderen Definition von partieller Homologie als die von Sattler, siehe weiter unten. Die Doppelnatur von Staubblatt und Fruchtblatt ist in der morphologischen Literatur in Vergessenheit geraten.

Abb. 3: Samenanlage von *Passiflora* sp., gefüllt mit Blütenstaub. *Masters* (1869), S. 185, nach Salter.

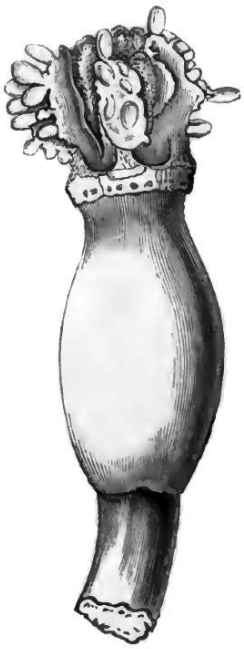

Abb. 4: Samenanlagen tragende Antheren von *Cucurbita* sp. *Masters* (1869), S. 200.

Troll, ein Schüler von Goebel, bezieht sich nur auf das Grundorgankonzept der vegetativen Pflanze von Braun und De Candolle. Die Ansicht, dass die Staubblätter und die Fruchtblätter aus dem Zusammenspiel von Blatt und Sporangienbildung hervorgegangen seien, stimmt allerdings überein mit den gängigen Bezeichnungen Mikrosporophyll für das Staubblatt und Megasporophyll für das Fruchtblatt. Die Bezeichnung Sporophyll verbindet Sporenbildung mit Blattbildung.

Die moderne Genetik hat keine Probleme damit, eine Samenanlage als eigenständige organisatorische Struktur anzuerkennen. Sie weiss von der potenziellen Unabhängigkeit der Samenanlage von der Bildung des Fruchtblattes. Dafür gibt es den Begriff der ectopischen Bildung eines Organs, also die Bildung eines Organs an einem Ort, wo es sonst nicht gebildet wird. Siehe Abb. 3 und 4 für extreme Beispiele, die bereits im 19. Jh. bekannt waren (*Masters* 1869). Die Begriffsbildung der Morphologie ist diesbezüglich stehen geblieben.

Troll – ausschliesslich vegetative Grundorgane

Trolls Typus einer Pflanze setzt sich zusammen aus den drei bekannten Grundorganen. *Troll* (1937)[8] beruft sich bei seiner Darstellung der Urpflanze als Typus irrtümlicherweise auf Goethe (*Schilperoord-Jarke* 1997). Trolls Typus (1937) ist zunächst krautig, rein vegetativ und ohne Wurzelhaare. Dieses Schema ändert sich mit der Zeit und 1954 ist seine Urpflanze mehrjährig, holzbildend und hat Wurzelhaare. Die generativen Organe werden von Troll ausdrücklich ausgeklammert. Trolls Vorgehensweise ist betont quantitativ. Troll: *«Es ist der Sinn morphologischer Untersuchungen überhaupt 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.»*[9]

Dabei beruft er sich zu Recht auf Goethe, der ebenfalls einen quantitativen Ansatz hat mit seiner Lehre der dreifachen Ausdehnung und Zusammenziehung. *Troll* (1937, S. 12) trieb das quantitative Konzept aber auf die Spitze, indem er nur noch Vergleiche nach dem Prinzip der variablen Proportionen zuliess. *Classen-Bockhoff* (2001) schreibt in ihrer Review über die Konzepte von Troll, Zimmermann und Arber: *«Troll concluded that all structures that differ only in their proportions belong to one type.»* Als Typus für das Blatt nimmt Troll das klassische Laubblatt, das sich gliedert in Blattgrund, Blattstiel und Blattspreite. Es ist das Modell, aus dem alle anderen Formen abgeleitet werden. Diese Festlegung wird sich als problematisch erweisen.

Sattler – partielle Homologie, Kontinuum-Morphologie

In jüngster Zeit ist das klassische Grundorgankonzept u.a. von *Sattler* (1996, 2001), *Rutishauser* & *Moline* (2005) und *Sattler* & *Rutishauser* (2023) kritisiert worden. Sie bemängeln die Absolutheit der Definition

8 *Troll* (1937), S. 53, Anmerkung 1

9 *Troll* (1937), S. 12

der Grundorgane. *Sattler* (1996) sagt: «*In typical classical morphology homology is either-or: an organ is homologous to either a root, or caulome, or phyllome.*» Sie schlagen statt der klassischen Morphologie eine Kontinuum-Morphologie vor. Die Kontinuum-Morphologie lässt Übergänge zwischen Grundorganen zu: «*Continuum morphology acknowledges gradations between typical structures […] Intermediates are partially homologous to typical representatives of structural categories. For example, a fertile phylloclade is partially homologous to a phyllome and a shoot.*» (*Sattler* 1996). Mit dem Begriff «partielle Homologie» meint Sattler, dass Merkmale, die für ein Grundorgan typisch sind, auch an einem anderen Grundorgan auftreten können. Ein Organ kann sowohl Blatt als auch Sprossachse sein. So kann ein Blatt (Phyllom) stängelartig sein und eine Sprossachse (Caulom) blattartig.

> «*In a partial correspondence or partial homology, a structure does not share all relevant properties with another one. Thus, instead of insisting on 1:1 correspondence, which is characteristic of a categorical world view where everything has to be pigeonholed, the concept of partial correspondence or partial homology allows for a great variety of relations, it reflects a multirelational world view.*»
>
> (*Sattler* 2001)

Diese Interpretation von Homologie widerspricht der Beschreibung von *Hall* (2001). Hall erlaubt ausdrücklich partielle Korrespondenz, die Korrespondenz muss nicht 1:1 sein. Hall: «*Organs that are the same in different animals (or plants) are homologous, even if they serve different functions in those organisms.*» Die von Sattler eingeforderte, «multirelational world view» ist in der klassischen Morphologie mit dem Begriffspaar Homologie – Analogie abgedeckt. Sattler blendet den Analogiebegriff aus und kann deswegen das klassische Verfahren als kategorisch abtun. Sattlers Beispiel vom fertilen Phyllokladium als Zwischenstadium zwischen Spross und Blatt lässt sich mit den Begriffen Homologie und Analogie beschreiben. Ein Phyllokladium (Scheinblatt) ist ein im Wachstum begrenzter Spross, dessen Achse flächig verbreitet und einem Blatt (Analogie) ähnlich ist. Das Blatt ist ein Fotosyntheseorgan, diese Funktion erfüllt beim Phyllokladium die verbreiterte Achse. Das begrenzte Wachstum des Phyllokladiums kann man als Kriterium nehmen, um es mit einem Blatt zu homologisieren, es ist aber die Gesamtkonfiguration, die zum Konsens geführt hat, das Phyllokladium als Spross zu kategorisieren. Der Name Phyllokladium (phyllon = Blatt und kládos = Zweig) spiegelt diesen Sachverhalt. Das Beispiel zeigt, dass das Studium der Pflanze ein bewegliches Denken fordert und fördert. Die Behauptung von *Sattler* und *Rutishauser* (2023), dass die klassische Morphologie einem «entweder / oder» Denken verhaftet ist, wird der klassischen Morphologie nicht gerecht. *Ochoterena et al.* (2019)

haben Sattlers Konzept der partiellen Homologie untersucht und lehnen es ebenfalls ab: *«partial homology is discarded in our framework: a structure is either orthologous (morphologically homologous) or analogous.»* Dabei gilt: *«Orthologs are structures with the same origin at the organism level» und «Analogs are structures with different origins at the organism level irrespective of their phenotype or function.»*

Partielle Homologien von vegetativen und generativen Grundorganen

Die partielle Homologie, von der im Nachfolgenden die Rede ist, bezieht sich auf das Zusammenspiel von vegetativen und generativen Grundorganen (*Sachs* 1882, *Goebel* 1884, *Schilperoord-Jarke* 1997). Die Bildung des Blütenstaubs in den Staubblättern und die Veranlagung des Embryosacks in den Fruchtblättern lassen sich nicht mit Bildungsprozessen vegetativer Grundorgane homologisieren. Es sind neue Strukturen und das bedeutet, dass die Homologisierung von Staubblättern und Fruchtblättern mit dem Blattorgan sich nur auf den Blattanteil beider Organe beziehen kann. Wenn in dem nachfolgenden Text von Staub- und Fruchtblättern und allfälligen Homologien mit dem Blatt die Rede ist, dann ist das immer im Sinne einer partiellen Homologie. Beim Vergleichen von Laubblättern mit Perianthblättern vergleicht man morphologisch gleichwertige Organe. Beim Vergleich dieser Organe mit den Staub- und Fruchtblättern handelt es sich nicht um einen Vergleich gleichwertiger Organe. Und zum Schluss: Beim direkten Vergleich von Staubblättern mit Fruchtblättern werden zwar vordergründig gleichwertige Organe miteinander verglichen, aber die Unterschiede in der Art der Sporenbildung könnten grösser nicht sein. Die Reihenfolge des Vergleichens, die durch die serielle Anordnung der Organe vorgegeben scheint, ist nicht zwingend und kann erweitert werden, wenn man durchgewachsene Blüten mitberücksichtigt – siehe Abb. 5.

Viergliedriges Grundorgankonzept

Bis jetzt haben wir das dreiteilige vegetative Grundorgankonzept besprochen und danach das vegetativ-generative Konzept. Verfolgt man Goethes prozessbetonten methodischen Ansatz, der auch eine embryologisch-ontogenetische Komponente hat, dann kommt man, ausgehend von der befruchteten Eizelle, zu einer ersten Gliederung in Wurzelpol und Sprosspol, gefolgt von weiteren Gliederungen in Sprossachse und Blatt einerseits und Wurzelachse und Wurzelhaube – Wurzelhaarzone andererseits. Diese Gliederung grenzt die Organe nicht voneinander ab, sondern bezieht sie aufeinander. Sie berücksichtigt, wie das statische Grundorgankonzept auch, dass jedes Glied eine andere Basisfunktion ausübt. Die beiden Achsen, Sprossachse und Wurzelachse vermitteln zwischen den Blättern einerseits

Abb. 5: Durchwachsene Rose, bei der die Blüte sich gestreckt hat und die Fruchtblätter mehr oder weniger durch Stängelblätter ersetzt worden sind. *Masters* (1869), S. 237, nach Salter.

und der Wurzelhaarzone andererseits. Die mehrjährigen Spross- und Wurzelachsen werden einander ähnlich. Der Verfasser hat 1997 dieses viergliedrige Grundorgankonzept vorgeschlagen.

Statt von der befruchteten Eizelle auszugehen, kann man von einer kräftigen vegetativen Pflanze ausgehen. Man schaut sich die vegetative Pflanze an und geht dann vom Ganzen zu den Gliedern. Die erste Gliederung ist jene in Spross- und Wurzelsystem. Diese beiden übergeordneten Organsysteme kann man weiter gliedern in Blatt und Sprossachse, bzw. Wurzelachse und Wurzelhaarzone mit Wurzelhaube. Bei dieser Vorgehensweis erscheinen die Grundorgane an zweiter Stelle. Der Spross steht auf einer höheren Organisationsstufe als seine beiden Grundorgane. Diese Ebene zwischen der ganzen Pflanze und ihren Grundorganen berücksichtigt die Morphologie mit ihrem klassischen Grundorgankonzept nicht.

Die Vorgehensweise des Gliederns hat den Vorteil, dass der Spross als Gestaltungseinheit aufgefasst wird. Die Gliederung kann je nach Sprosstyp anders ausfallen. Bei den Gräsern gibt es eine besondere wechselseitige Beziehung zwischen der Sprossachsenbildung mit den interkalaren Meristemen und der Bildung der Stängelblätter. Auffallende Merkmale des Blattes sind die Knotenbildung, die Bildung der Blattscheide und

jene der Blattspreite. Die besondere Gestalt des Blattes ermöglicht die Bildung eines Scheinstängels und die gestaffelte Streckung der Sprossachse. Die Blattscheide des Grasblattes entspricht bei dieser Betrachtung dem Blattstiel eines klassischen Blattes. Zu dieser Schlussfolgerung kommt man nicht, wenn man das Grasblatt direkt mit einem klassischen Blatt vergleicht, denn dann erscheint die Blattscheide als eine Verlängerung des stängelumfassenden Blattgrundes.

Beim verholzenden Zweig ist die Abgrenzung zwischen den Blättern und der Zweigachse viel klarer. Die Blätter fallen ab, der Zweig bleibt. Bei krautigen Gewächsen wie z.B. bei der Eselsdistel (*Onopordum acanthium*) verwischt sich die Trennung in Blatt- und Achsenbereich, die Blattränder setzen sich leistenartig an der Sprossachse fort.

Das viergliedrige Grundorgankonzept bezieht sich auf die krautige vegetative Pflanze. Die holzigen Gewächse durchlaufen zunächst eine krautige Phase, bevor sie verholzen und Knospen bilden. Die Knospe ist eine übergeordnete Struktur, die in dem klassischen Grundorgankonzept nicht berücksichtigt wird. Dank der Knospenbildung (Verzweigung) ergreift die Pflanze den Raum (*Barthélémy* und *Caraglio* 2007). Die Sprossknospe kann sowohl Endknospe als auch Seitenknospe sein, sie schliesst das Wachstum nicht ab. Die Blütenknospe kann ebenfalls sowohl endständig als auch achselständig sein. Aber sie schliesst das Wachstum immer ab.

Typologie des Blattes

Die Morphologie unterscheidet je nach Organisationsstufe unterschiedliche Typen. Sie kennt den Typus der Klasse der Bedecktsamigen, den Typus der mehrjährigen holzigen Gewächse, den Typus der einjährigen krautigen Gewächse, den Blütentypus, den Typus des Sprosses, den Typus des Blattes und innerhalb des Blatttypus den Typus der Blütenhüllblätter (Sepalen, Petalen, Tepalen), den Typus des Staubblattes und den Typus des Fruchtblattes. Nun könnte diese Reihe selbstverständlich sein, sie ist es aber nicht. Troll hat den Typus des Blattes gleichgesetzt mit dem Typus des Stängelblattes. D.h., dass andere Blätter wie das Schuppenblatt, die Perianthblätter und auch die Grundstrukturen vom Staub- und Fruchtblatt vom Stängelblatt abzuleiten sind. Sie gehören einer Organklasse an. Diese Ansicht steht im Widerspruch mit der praktizierten Einteilung der Vielfalt der Blattformen in verschiedene Organklasse oder Untertypen. Die Unterteilung beruht darauf, dass die Übergänge zwischen den Organklassen nicht fliessend sind, sondern Sprünge aufweisen. Trotz der Unterschiede haben die Organklassen Gemeinsamkeiten, die dazu Anlass geben sie als Blätter zu bezeichnen. Auf diese Gemeinsamkeiten bezieht sich der übergeordnete Typus des Blattes.

Arber, Guédès – Laubblatt, Phyllom und Urblatt

Goethe hat einerseits die Blütenorgane vom Stängelblatt abgeleitet:

> *«So wie wir nun die verschieden scheinenden Organe der sprossenden und blühenden Pflanze alle aus einem einzigen, nämlich dem Blatte, welches sich gewöhnlich an jedem Knoten entwickelt, zu erklären gesucht haben, so haben wir auch diejenigen Fürchte, welche ihre Samen fest in sich zu verschliessen pflegen, aus der Blattgestalt herzuleiten gewagt.»*
>
> (Goethe 1790, §119)

Andererseits wehrt er sich dagegen, das Stängelblatt als Modell zu nehmen. §120:

> *«Es versteht sich hier von selbst, dass wir ein allgemeines Wort haben müssten, wodurch wir dieses in so verschiedene Gestalten metamorphosierte Organ bezeichnen und alle Erscheinungen seiner Gestalt damit vergleichen könnten; gegenwärtig müssen wir uns damit begnügen, dass wir uns gewöhnen, die Erscheinungen vorwärts und rückwärts gegeneinander zu halten. Denn wir können ebenso gut sagen, ein Staubwerkzeug sei ein zusammengezogenes Blumenblatt, als wir von dem Blumenblatte sagen können, es sein ein Staubgefäss im Zustande der Ausdehnung; ein Kelchblatt sei ein zusammengezogenes, einem gewissen Grad der Verfeinerung sich näherndes Stengelblatt, als wir von einem Stengelblatt sagen können, es sei ein durch Zudringen roherer Säfte ausgedehntes Kelchblatt.»*
>
> (Goethe 1790, §120)

Arber bemerkt, dass Goethe hin- und hergerissen ist. Sie kritisiert Trolls Fokussierung auf das Stängelblatt als Modell für alle anderen Blattorgane und erläutert ihre Kritik mit der Unmöglichkeit, das Schuppenblatt vom Laubblatt abzuleiten, wie Troll das macht.

> *«Now those who adopt a naïve form of the type concept as the basis of their morphology, take it for granted that all leaves are referable, ultimately, to one type; that is to say, they consider them all as amenable to analysis on a single unified scheme, and as thus having a point-for-point correspondence. This opinion follows logically if it is held that the leaf is a prime morphological category. […] As an example, we may take a simple, leaf-base-like scale-leaf. In order to make this fit neatly into the type-concept of the phyllome, there*

has been a tendency in the past to homologise it with the leaf-base alone of a fully developed foliage-leaf. Modern ontogenetic work has shown, however, that it cannot be thus equated with one individual component of a completely elaborated foliage-leaf. […] The real position is thus better expressed by describing scale-leaves and foliage-leaves as parallel members, than by attempting to derive them both from a hypothetical ‹type phyllome›.»

(*Arber* 1946, S. 75)

Arber lehnt die Ansicht ab, dass es ein «typisches Phyllom» gibt (Trolls Laubblatt), aus dem die übrigen Phyllome (die anderen Blattorganklassen) abgeleitet werden können. Sie betrachtet Schuppenblatt und Laubblatt als gleichwertige Mitglieder eines übergeordneten Typus (1950) und bestätigt die Schlussfolgerungen aus den Arbeiten von *Foster* (1929). Wir kommen in dem Kapitel über die Sprossknospennatur der Blüte noch auf die Arbeiten von Foster zurück. Mit «parallel members» betont Arber die Gleichwertigkeit der verschiedenen Blattorganklassen, von denen keine Organklasse als typisch angenommen werden kann.[10] Goethes Blatttypus ist auf dieser übergeordneten Ebene anzusiedeln (*Classen-Bockhoff* 2001). Arber geht nicht weiter auf den übergeordneten Blatttypus ein, sie wechselt die Blickrichtung und betont das Streben des Blattes bzw. von Teilen des Blattes zur Ganzheit des Sprosses nach dem Prinzip, dass das Ganze sich in den Teilen spiegelt.

Guédès (1969) beschäftigt sich ebenfalls mit Goethes Suche nach einem geeigneten Begriff für das in so verschiedene Gestalten metamorphosierte Organ. Er schlägt für den übergeordneten Typus den Begriff «Urblatt» vor. Das Urblatt *«représente l'essence de toutes les formes des appendices végétatifs et floraux.»* Der Begriff «Urblatt» kommt bei Goethe nicht vor.

Wir können im Sinne von Guédès anstelle von «Urblatt» das Wort Phyllom verwenden. Das Wort Phyllom ist weniger mit Assoziationen belastet als «Urblatt». Urblatt und Phyllom entsprechen dem Blatt in seinem allgemeinsten Sinne. Urblatt bzw. Phyllom wäre der gemeinsame Nenner für alle Blattformen.

---

10 Diese «parallel members» haben gemeinsam, dass sie gemäss Arbers «partial shoot concept of the leaf» partielle oder unvollkommene Sprosse sind. Das «partial-shoot concept» betont die Übereinstimmungen zwischen dem Spross und dem Blatt. Man könnte meinen, dass Arber hier das Grundorgankonzept kritisiert, aber *«[…] there is a certain danger to so far stressing the resemblances between shoot and leaf that full attention may not be given to their differences. One of the most obvious of these differences is that the leaf is dorsiventral, while the shoot is radially symmetrical.»*

Foster – Das Blatt als Schuppenblatt und Laubblatt

Schuppenblatt und Laubblatt kommen bei den allerersten verholzenden Blütenpflanzen vor. Wie stehen diese beiden Blattformen zueinander? Bereits *Malpighi* (1999, S. 39ff.) befasste sich detailliert mit den Knospen und ihrer Entfaltung, so bei *Acer* sp., *Juglans* sp., *Prunus domestica*, *Quercus robur*, *Rosa canina* und *Ulmus* sp. Er stellte fest, dass die Spitzen der (inneren) Knospenschuppen des Ahorns eine kapuzenförmige Gestalt aufweisen, die zur Folge hat, dass die Schuppen mit ihren kahnförmigen Spitzen ineinander verhakt sind. Goethe hat sich, wie wir im zweiten Teil noch sehen werden, beiläufig mit der Knospenbildung und ihrer Entfaltung befasst. *Henry* verfasste 1848 eine umfangreiche Monographie über Laubknospen und die Verzweigungsart der Pflanzen vor allem bei holzigen Gewächsen. Er illustrierte die Arbeit mit 17 Lithographien, jede mit einer Vielzahl von Abbildungen. Die Gattung *Aesculus* fehlt natürlich nicht. Henry deckt die ganze Bandbreite von den bedeckten zu den nackten Knospen ab. Bei den bedeckten Knospen unterscheidet er zwischen blattdeckigen (mit Schuppenblatt) und nebenblattdeckigen (mit Stipeln, mit Ochrea). Die Bildung von Stipeln und die Bildung schuppenförmiger Nebenblätter tritt zwar früh in der Evolution der Angiospermen auf, sie steht aber nicht am Anfang der Entstehung der Angiospermen (*Doyle* 2007). Hier befassen wir uns nicht mit Stipeln und schuppenförmigen Nebenblättern, sondern mit den Schuppenblättern, mit den Kataphyllen (bud scales).

Braun inventarisierte und kategorisierte die Vielfalt der Blattformen. Seine Gruppe der Niederblätter umfasst die Knospenschuppen oberirdischer Knospen und die Schuppen- und Scheidenblätter unterirdischer Knospen, Zwiebeln, Ausläufer und knollenartiger Rhizome. Sie zeichnen sich nach Braun u.a. durch eine:

> *«[…] breite Basis, geringe Höhe und höchst einfache Gestalt und Berippung aus; sie sind ohne Spreitung, ohne Stielbildung, ohne Teilung, daher auch nie mit Nebenblättern (Stipeln) versehen und stets ganzrandig. Ihre Konsistenz ist oft fleischig, knorpelig oder lederartig, selten sind sie zart membranös, […] ihre Farbe ist nie entschieden grün, meist weisslich, ins Gelbe, Fleischrothe, Bräunliche selbst Schwarze übergehend.»*
>
> (*Braun* 1849, S. 66)

Brauns Beschreibung schliesst ausdrücklich schuppenförmige Niederblätter, die mit Nebenblättern versehen sind, wie sie bei *Vicia faba* als erste Blattformen nach den Keimblättern auftreten, von der Definition aus. Das Schuppenblatt interpretiert Braun als morphologischen Rückschritt der weiterentwickelten Gestalt des Laubblattes. *«Das Schuppenblatt sei ein Zurückgehen des Laubblattes auf einen früheren Lebenszustand.» Henfrey*, der Brauns Arbeit übersetzt hat (1853), übersetzte Niederblatt mit cataphyll.

Eichler (1861) untersuchte die Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildungen. Er führte die Bezeichnungen Unterblatt für den Blattgrund und Oberblatt für die Blattspreite ein. Von ihm stammt auch der Begriff des Primordialblattes, damit bezeichnet er das erste Stadium der jungen Blattanlage vor der Gliederung in Unter- und Oberblattanlage. Diese Gliederung in Unter- und Oberblattanlage macht sich erkennbar durch ein leicht beschleunigtes Wachstum des mittleren Teils der jungen Blattanlage, das zu einer Einbuchtung des Randmeristems führt. An dieser Stelle kann sich später durch interkalares Wachstum ein Blattstiel bilden (Abb. 1 und 2). Aus dem basalen Teil, dem Unterblatt, geht der Blattgrund mit oder ohne Stipeln hervor, aus dem apikalen Teil, dem Oberblatt, die Blattspreite. Eichler betrachtet den Blattstiel als Teil des Oberblattes. Von seiner Position her vermittelt der Blattstiel zwischen Blattgrund und Blattspreite. Die Gliederung in Unter- und Oberblatt kann auch ausbleiben. Das muss nicht automatisch zu einer Blattschuppe führen, sondern es kann auch zu Laubblättern führen, bei denen Blattgrund und Blattspreite nahtlos ineinander übergehen, was bei vielen Einkeimblättrigen der Fall ist.

Goebel (1880) vermisste bei Braun eine ausführlichere, vergleichend ontogenetische Beschreibung der beiden Blattformen. Er kam zu der Schlussfolgerung, dass die Bildung der Knospenschuppen dadurch eingeleitet wird, dass die Laubblattanlage auf einer frühen Stufe ihrer Entwicklung stehen bleibt, dabei sei *«die Schuppe nichts weiter als der stark entwickelte Blattgrund.»* Gemäss *Goebel* (1880) *«sind die ersten Stadien der Knospenschuppe und des Laubblattes ganz identisch, d.h. einem breiten Blattgrunde sitzt eine kleine Laminaranlage auf.»* Solche Blattformen mit klein gebliebener Laminaranlage beschreibt Goebel für die basalen Schuppen an Endknospen von *Acer*, *Juglans* und *Fraxinus*. Später (1913)[11] betont er, dass nicht alle Schuppenblätter Reste einer Laminaranlage besitzen müssen. Goebel betrachtet das Laubblatt als Hauptform und charakterisiert das Schuppenblatt ausgehend vom Laubblatt. Demnach ist das Schuppenblatt eine Hemmungsbildung[12] des Laubblattes durch eine gesteigerte Ausbildung des Blattgrundes bei gleichzeitiger Hemmung der Spreitenbildung in einer frühen Phase der Laubblattbildung. Die Niederblätter, die sich zwischen den Keimblättern und den ersten vollkommenen Laubblättern befinden können, und die Hochblätter (Brakteen) sind für ihn ebenfalls Umbildungsformen des Laubblattes.[13] Niederblätter sind schuppenartig, stehen aber einzeln an der Sprossachse und können assimilieren. Sie haben Ähnlichkeiten mit den ebenfalls schuppenartigen, einzeln stehenden Hochblättern oder Brakteen.

---

11 *Goebel* (1913), S. 315

12 *Goebel* (1879), S. 125

13 *Goebel* (1884), S. 251

Foster (1928) fasste den damaligen Stand der Knospenschuppenforschung zusammen und untersuchte die Schuppenbildung bei *Aesculus* (*Foster* 1928, 1929) und *Paeonia* (*Foster* & *Barkley* 1933). Er bestätigte die Beobachtung von Goebel, dass an jungen Schuppenanlagen oft eine Spreitenanlage erkennbar ist, die sich aber nicht weiterentwickelt. Anders als Goebel betont er die eigene Dynamik der Bildung des Schuppenblattes, die im Gegensatz steht zur Dynamik der Laubblattbildung. Foster[14] stellte eine Umkehr der Wachstumsraten, eine Art von «Polarität» in der Entwicklung von Schuppenblatt und Laubblatt fest.

> *«The primordia of cataphylls and foliage leaves in Paeonia exhibit a similar ‹polarity› which is expressed by segmentation into lamina and basal regions. Differences in the rate and type of growth in these two regions are responsible for the divergence in form between the adult cataphyll and foliage leaf.»*
>
> *Foster* (1929, S. 494)

Bei jenen Schuppenblättern, die noch eine Spreitenanlage ausgebildet haben, wächst die Spreitenanlage nur sehr langsam. Dagegen wächst der basale Teil des Blattprimordiums umso schneller und bildet den schuppigen Teil. Wichtig ist zu betonen, dass für Foster das Schuppenblatt keine Hemmungsform des Laubblattes ist. *Foster* (1931) betont die ontogenetischen, die morphologischen, die saisonalen und die funktionellen Unterschiede der beiden Blattformen. Für ihn sind beide gleichwertig. Er beschreibt eine Weggabelung in der Entstehungsgeschichte. Aus einem Blattprimordium (Eichlers Primordialblatt) kann ein Schuppenblatt oder ein Laubblatt hervorgehen, die Entscheidung dazu fällt in einem sehr frühen Stadium.

Foster (1929) unterscheidet zudem zwei Arten von Zwischenformen zwischen Blattschuppe und Laubblatt. Er nennt sie die unteren und oberen Übergangsformen. Die unteren befinden sich beim Austreiben der Knospen zwischen der letzten Blattschuppe und dem ersten Laubblatt. Die oberen Übergangsformen findet man oft als erstes Blatt an der Endknospe eines kräftigen Zweiges wie bei *Acer pseudoplatanus* und an Endknospen von Stockausschlägen von *Fraxinus excelsior*. Die unteren Übergangsformen haben mehr Schuppencharakter, die oberen mehr Laubblattcharakter. Die unterschiedlich gearteten Zwischenformen weisen auf zwei unterschiedliche physiologische Zustände hin, die nach Foster den jährlichen, saisonalen Wechsel zwischen Schuppenblättern und Laubblättern kontrollieren.

---

14 *Foster* & *Barkley* (1933)

Für Troll stellen die Knospenschuppen, von ihm auch Tegmente genannt, nach ihrer morphologischen Natur beurteilt, Niederblätter dar.[15] Troll zählte zu den Niederblättern auch die schuppenförmigen Blätter zwischen Keimblatt und Stängelblatt, wie sie bei *Vicia faba* vorkommen. In der Definition von Braun werden diese ausdrücklich ausgeschlossen, denn sie sind mit Nebenblättern versehen. Bei Troll erhalten diese Blättchen von *Vicia faba* den Status eines Typus und die Knospenschuppen seien eine besondere Ausprägung dieses Typus. Die Einstufung der Knospenschuppe als eine besondere Form des Niederblattes der Ackerbohne mutet nach der Definition von Braun und nach den Studien von Goebel und Foster als willkürlich an.

Sowohl Goebel als auch Troll gehen bei ihren Überlegungen vom Laubblatt aus, sie betonen die Gliederung in Unter- und Oberblatt. Beide erachten die Schuppenblätter als Hemmungsformen der Laubblätter. Trolls Anliegen ist es «*die Vielgestaltigkeit so weit zu durchdringen, dass sie auf eine blosse Verschiedenheit im Grössenverhältnis der Glieder sich zurückführen lässt*.»[16] Bei seinem Prinzip der variablen Proportionen kommen qualitative Unterschiede an zweiter Stelle. Somit ist sein Modell in morphologischem Sinne abstrakter als die genauen Beschreibungen von *Goebel* (1880), *Foster* (1929), *Foster* & *Barkley* (1933), *Schuepp* (1929), aber auch als jene von *Steingraeber* (1982), *Jones* & *Watson* (2001), *Pabon-Mora* & *Gonzalez* (2012), *Antonova* & *Popova* (2014) und *Barykina* & *Churikova* (2014). Die beiden letzten beschreiben, wie unterschiedlich die Schuppenblätter von holzbildenden Arten sind im Vergleich zu jenen der krautig bleibenden Arten. *Pabón-Mora* & *Gonzalez* (2012) beschreiben für die Gattung *Berberis* die Schuppenblätter, die Laubblätter der Kurzsprossen und die auffallend dornigen Blätter der Langsprossen.

Schoonderwoerd & *Friedman* (2022) kommen bei der Untersuchung der Knospenbildung (nackt und bedeckt) bei den Juglandoideae zur Schlussfolgerung, dass die Bildung einer bedeckten Endknospe eine Umstellung des apikalen Meristems bedingt, die bereits sehr früh in der Vegetationsperiode einsetzt und zur Folge hat, dass anstelle von Laubblättern Schuppenblätter und embryonale Laubblätter veranlagt werden. Diese Umstellung vom Sprossmeristem auf Knospenmeristem kann bereits in der Knospe stattfinden. *Foster* (1929) stellte bei seinen Untersuchungen an den fertigen Endknospen von *Aesculus Hippocastanum* fest, dass diese 7–8 Paare Schuppenblätter enthalten und die Anlagen von 3–4 Paaren Laubblättern des diesjährigen Zweiges. Daran anschliessend fand er oft 1–2 Paare Schuppenblattanlagen der Knospe des nächsten Jahres. Foster bezeichnet dieses Phänomen als Preformation. *Sabatier* (2001) stellte die Preformation

15 *Troll* (1954), S. 141

16 *Troll* (1954), S. 2

bei *Juglans regia* fest, *Studer-Ehrensberger* (2015) fand sie bei *Quercus robur*. In den Endknospen können bereits die ersten Schuppenanlagen für die nächste Endknospe vorhanden sein. Dieses Prinzip erinnert an die Matrjoschka Puppen, bei denen eine Puppe die nächste Puppe enthält. Das Gleiche trifft in abgewandelter Form für generative Winterknospen zu. Sie enthalten die komplette Anlage einer Blüte bzw. eines Blütenstandes. Der Übergang von den Knospenschuppen zu den Blütenanlagen kann unterschiedlich ausführlich gestaltet sein. Zwischen den Knospenschuppen und den Blütenanlagen kann sich ein Sprossabschnitt mit Laubblättern befinden. Der Übergang kann aber auch unmittelbar sein, ohne dass noch Laubblätter gebildet werden.

Modelle der Angiospermen

Im Laufe der Geschichte der Morphologie ist eine grosse Vielfalt an Abbildungen entstanden, die alle modellhaft die Angiospermen darstellen. Eine der ersten Abbildungen stammt von *Voigt* (1817) (Abb. 6) und ist bereits 1817 veröffentlicht worden. Weitere bekannte Abbildungen sind von *Turpin*, seine Abbildung entstand 1804 und wurde 1837 veröffentlicht (*Waenerberg* 1992), *Schleiden* (1848) und *Unger* (1852). Bei den Abbildungen handelt es sich um krautige Gewächse. Die krautige, in der Regel einjährige Pflanze war das Modell für die Angiospermen schlechthin. Das Ziel eines Modells ist es, Zusammenhänge sichtbar zu machen. Heute weiss man, dass die ursprünglichen Vorfahren der Angiospermen holzige Gewächse waren. Somit wäre es die Aufgabe, die morphologischen Zusammenhänge an einer mehrjährigen holzigen Pflanze modellhaft aufzuzeigen.

Die einjährige krautige Pflanze

Seit Goethe ist es üblich, die annuelle Pflanze als Modell für die bedecktsamige Pflanze zu nehmen. Die damalige Begründung für die annuelle Pflanze als Modell war Absicht:

> *«Die regelmässige Metamorphose können wir auch die fortschreitende nennen; denn sie ist es, welche sich von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht immer stufenweise wirksam bemerken lässt und durch Umwandlung einer Gestalt in die andere gleichsam auf einer geistigen Leiter, zu jenem Gipfel der Natur, die Fortpflanzung durch zwei Geschlechter, hinaufsteigt. […] Wir werden auch deswegen bei der folgenden Demonstration die Pflanze nur insofern betrachten, als sie einjährig ist und aus dem Samenkorne zur Befruchtung unaufhaltsam vorwärts schreitet.»*
>
> (*Goethe* 1790, §6)

Goethe hat sich allerdings nicht an die Vorgabe gehalten, er hat auch mehrjährige krautige Gewächse wie die Stinkende Nieswurz (*Helleborus foetidus*) in seine Überlegungen miteinbezogen. *Helleborus foetidus* wurde gar 1817 von Voigt, der von Goethe als Leiter des botanischen Gartens in Jena angestellt war, zur Erläuterung von Goethes «vegetabilischer oder successiver Metamorphose» abgebildet (Abb. 6). Die Blickrichtung war klar, an der einjährigen krautigen Pflanze liesse sich die Metamorphose unmittelbar beobachten. Goethe sieht eine durchgehende lineare Entwicklungsreihe, die sich in dem Konzept der seriellen Homologie der Seitenorgane spiegelt.

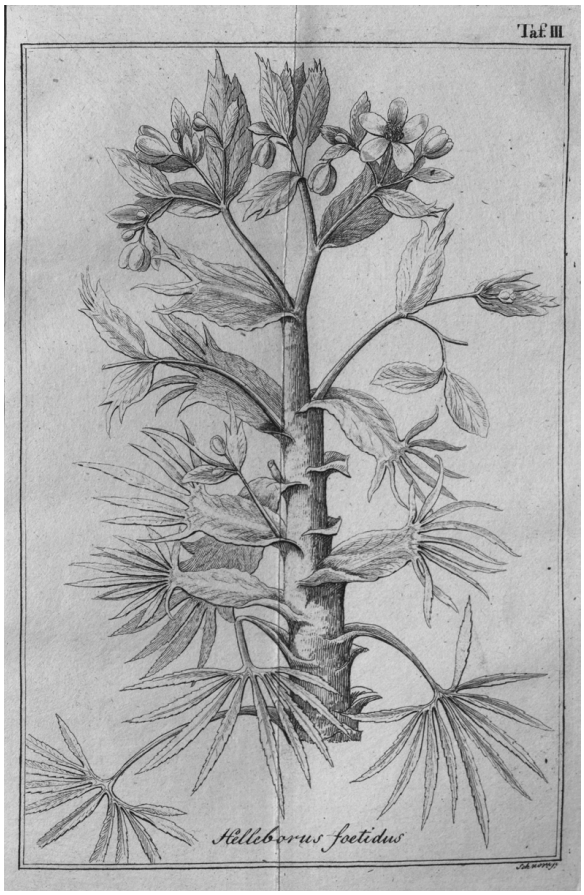

Abb. 6: Stinkende Nieswurz (*Helleborus foetidus*). Die Stinkende Nieswurz ist eine mehrjährige Pflanze, die als Rhizom überwintert und einjährige krautige, zunächst vegetative und später auch generative Sprosse bildet. Die kräftigen blühenden Sprosse zeigen viele Übergangsformen zwischen den Stängelblättern und der Blütenhülle. Sie belegen die Verwandtschaft der genannten Organe. Die untersten Blätter haben eine kräftig entwickelte, geteilte Blattspreite, diese wird nach und nach bei den nachfolgenden Blättern bis auf eine Spitze zurückgenommen und so wird die Form eines Blütenblattes erreicht. Voigt wählte die Abbildung der Stinkenden Nieswurz als Beispiel zur Erläuterung von Goethes «vegetabilischer Metamorphose». *Goethe* (1986, S. 68) kannte die Pflanze gut: «*Stinkende Nieswurz. Merkwürdiger Übergang vom Stängel bis zum Kelchblatte mit der langsamsten Metamorphose.*» *Voigt* (1817), © Bayerische Staatsbibliothek bvb: 12-bsb10076691-2

Die mehrjährige holzige Pflanze

Die Bevorzugung der krautigen Pflanze als Modellpflanze (Abb. 7) nimmt keine Rücksicht auf die Besonderheit der holzigen Gewächse. Goethe zeigte zwar Interesse an den holzigen Gewächsen, die Frage nach der Rolle, die die vegetative Knospe in der Metamorphose spielt, wird gestreift, aber nicht systematisch bearbeitet. Zur Goethes Zeit war noch nicht bekannt, dass die einjährigen krautigen Gewächse aus den holzigen Gewächsen hervorgegangen sind. Der Wechsel von holzig zu krautig kann auch umgekehrt stattfinden. *Groover* (2005) diskutierte die vielen Übergänge der krautigen und verholzenden Lebensformen. Die Frage hier ist, ob die direkten Vorfahren der Angiospermen holzbildende Gewächse waren.

Abb. 7: Modell einer einjährigen Blütenpflanze mit sämtlichen Blättern, vom Keimblatt bis zum Fruchtknoten. Als Vorlage für den Spross diente die Knoblauchsrauke (*Alliaria petiolata*), als Vorlage für die Blüte diente eine Blüte der Mittleren Winterkresse (*Barbarea intermedia*) und als Vorlage für die Wurzelhaarzone diente eine Keimpflanze des Weizens (*Triticum aestivum*) *Schilperoord* (2015).

Holzbildung gab es bereits bei den gemeinsamen Vorfahren von Gymno- und Angiospermen. Die Vorfahren der Gymno- und Angiospermen waren die Pteridospermae, die aus Progymnospermae hervorgegangen sein sollen. Diese letzteren waren holzig (*Gifford* & *Foster* 1989, zitiert nach *Groover*, 2005). Auch *Scutt* (2021) geht von holzigen Vorfahren der Angiospermen

aus: «*A synthesis of reconstruction studies indicates that early angiosperm were probably rapidly growing shrubs, perhaps with some liana-like tendencies, that grew in shaded and described environments such as the borders of rapidly flowing streams running through dense forest*.» Jetzt kann man trotzdem die Frage stellen, ob die direkten Vorfahren der Angiospermen einjährige krautige Gewächse sein könnten. Nimmt man an, dass eine annuelle Pflanze die Ausgangsform wäre, dann ist die daran anschliessende Frage, wie man sich ausgehend von ihr sowohl die Bildung von Holz als auch die Bildung von vegetativen Knospen vorzustellen hätte. Das würde zwei bedeutende Innovationen, nämlich Holz- und Knospenbildung bedingen. Geht man aber von einem holzigen, knospenbildenden Vorfahren aus, dann braucht es nur einen Schritt zur annuellen bedecktsamigen Pflanze. Es ist konsequent die mehrjährige holzige Pflanze (Abb. 8) als Typus für die Angiospermen zu nehmen, denn aus ihm kann auch die einjährige krautige Pflanze hervorgehen.

Abb. 8: Schilperoord (2015). Modell einer holzbildenden Blütenpflanze. Als Vorlage für den vegetativen Spross mit dem jungen Zweig diente Rhododendron, als Vorlage für die Blüte diente eine Blüte der Sumpfdotterblume (*Caltha palustris*) mit zusätzlichen Kelchblättern. Die Farbe der Blütenblätter wurde der Farbe der Knospenschuppen angeglichen.

Der im nächsten Heft folgende zweite Teil befasst sich mit den in der Literatur vorgeschlagenen Homologisierungen von Blüte und Spross, mit der Blattnatur der Blütenorgane und mit der Knospennatur der Blüte. Die Reviews sind exemplarisch, die wichtigsten Ansichten sind aber vertreten. Die Vorgehensweise ist – wie in der vorliegenden Arbeit – historisch.

Danksagung

Diese Forschungsarbeit hat finanzielle Unterstützung durch die MAHLE Stiftung und die Software-AG Stiftung erhalten. Der Autor bedankt sich bei Ruth Richter für ihr Lektorat.

Literatur

Antonova, I.S., Popova, A.S. (2018): About the morphology of bud scales and cataphylls of Ulmus glabra Huds. (Ulmaceae). Proceedings on applied botany, genetics and breeding. VIR 179 (2), S. 118–130.

Arber, A. (1946): Goethe's Botany. Chronica Botanica 10, 2.

Arber, A. (1950): The Natural Philosophy of Plant Form. Cambridge.

*Barthélémy, D., Caraglio, Y. (*2007): Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. Annals of Botany 99 (3), S. 375–407. https://doi.org/10.1093/aob/mcl260

Barykina, R.P., Churikova, O.A. (2014): Heteroblastic leaf development on the generative shoots of some dicotyledons. Wulfenia 21, S. 33–48.

Braun, A. (1849): Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Freiburg.

Buzgo, M., Soltis, P.S., Soltis, D.E. (2004): Floral Developmental Morphology of Amborella trichopoda (Amborellaceae). International journal of plant sciences 165 (6), S. 925–947. https://doi.org/10.1086/424024

Candolle, A.P. de (1827a): Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes. Band 1. Paris.

Candolle, A.P. de (1827b): Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes. Band 2. Paris.

Candolle, A.P. de, Meissner, C.F. (1828a): August Pyramus de Candolle's Organographie der Gewächse. Band 1. Stuttgart.

Candolle, A.P. de, Meissner, C.F. (1828b): August Pyramus de Candolle's Organographie der Gewächse. Band 2. Stuttgart.

Carradori, G. (1800): Degli organi assorbenti delle Radici delle Piante: Osservazioni presentate alla R. Societa Economica de' Georgafili de Firenze.

Classen-Bockhoff, R. (2001): Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. Annals of Botany 88 (6), S. 1153–1172. https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1544

Darwin, C. (1894): On the origin of species. London.
Doyle, J.A. (2007): Systematic value and evolution of leaf architecture across the angiosperms in light of molecular phylogenetic analyses. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 258, S. 21–37.
Eckardt, T. (1964): Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. Phytomorph. 14, S. 79–92.
Eichler, A. (1861) Zur Entwickelungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildungen. Marburg.
Foster, A.S. (1928): Salient features of the problem of bud-scale morphology. Biological Reviews 3 (2), S. 123–164. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1928.tb00853.x
Foster, A.S. (1929): Investigations on the Morphology and Comparative History of Development of Foliar Organs. I. The Foliage Leaves and Cataphyllary Structures in the Horsechestnut (Aesculus hippocastanum L.). Am J Bot 16 (7), S. 475–501. https://doi.org/10.2307/2435705
Foster, A.S. (1931): Phylogenetic and Ontogenetic Interpretations of the Cataphyll. Am J Bot 18 (4), S. 243–249. https://doi.org/10.2307/2435900
Foster, A.S., Barkley, F.A. (1933): Organization and Development of Foliar Organs in Paeonia officinalis. Am J Bot 20 (5), S. 365–385. https://doi.org/10.2307/2436330
Friedman, W.E., Diggle, P.K. (2011): Charles Darwin and the origins of plant evolutionary developmental biology. The Plant cell 23 (4), S. 1194–1207. https://doi.org/10.1105/tpc.111.084244
Gifford, E.M., Foster, A.S. (1989): Morphology and evolution of vascular plants. Third edition, New York.
Goebel, K. (1879): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In: *Schenk, A.* (Hg.): Handbuch der Botanik, Bd. 3.1. Breslau. S. 157–271.
Goebel, K. (1880): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botanische Zeitung 38, S. 756–760; 769–780; 785–795; 801–815; 817–826; 833–845.
Goebel, K. (1884): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In: *Schenk, A.* (Hg.): Handbuch der Botanik, 3.1 Breslau. S. 100–431.
Goebel, K. (1913): Organographie der Pflanzen. Erster Teil. Allgemeine Organographie. 2. Aufl. Jena.
Goethe, J.W. von (1790): Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha.
Goethe, J.W. von (1891): Goethes Naturwissenschaftliche Schriften. (Werke, 2. Abteilung, 6. Band). Weimar.
Goethe, J.W. von (1964): Aufsätze, Fragmente, Studien zur Morphologie. (Die Schriften zur Naturwissenschaft / Goethe. Abt. 1, Texte, Bd. 10). Weimar.

Goethe, J.W. von (1977) Von den Anfängen bis 1795. (Die Schriften zur Naturwissenschaft / Goethe. Abt. 2, Ergänzungen und Erläuterungen, Bd. 9, Zur Morphologie, Teil A). Weimar.

Goethe, J.W. von (1986): Von 1796 bis 1815. Ergänzungen und Erläuterungen. (Die Schriften zur Naturwissenschaft / Goethe. Abt. 2, Ergänzungen und Erläuterungen, Bd. 9, Zur Morphologie, Teil B). Weimar.

Groover, A.T. (2005): What genes make a tree a tree? Trends in Plant Science 10 (5), S. 210–214. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.03.001

Guédès, M. (1969): La théorie de la métamorphose en morphologie végétale: Des origines à Gœthe et Batsch. Revue d'histoire des sciences et de leurs applications 22 (4), S. 323–363.

Hagemann, W. (1970): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. Bot Jahrb Syst 90, S. 297–413.

Hagemann, W. (1984): Die Baupläne der Pflanzen. eine vergleichende Darstellung ihrer Konstruktion. Skriptum der Vorlesung gleichen Titels. Eigenverlag, S. 1–464.

Hagemann, W. (2005): Die typologische Methode: ein Schlüssel zu einer organismischen Botanik. In: *Harlan, V.* (ed.): Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie. S. 81–127. Nümbrecht-Elsenroth.

Hagemann, W., Gleissberg, S. (1996): Organogenetic capacity of leaves: the significance of marginal blastozones in angiosperms. Pl. Syst. Evol. 199, S. 121–152. https://doi.org/10.1007/BF00984901

Hall, B.K. (ed.) (2001): Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology. second edition. Burlington.

Hansen, A. (1907a): Goethes Metamorphose der Pflanzen. Part 1, Geschichte einer botanischen Hypothese. Giessen.

Henfrey, A. (1853): A. Braun, Reflections on the phenomenon of rejuvenescence in nature, especially in the life and development of plants. In: *Henfrey, A.* (ed.): Botanical and physiological memoirs. Ray Society 24 for 1853. S. 1–341. London.

Henry, A. (1848): Knospenbilder: ein Beitrag zur Kenntnis der Laubknospen und der Verzweigungsart der Pflanzen; 1. Abt., Dikotyledonen. 1. Band. Nova Acta Leopoldina XXII, Breslau und Bonn.

Hofmeister, W. (1849): Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen: Eine Reihe mikroskopischer Unters. Leipzig.

Hofmeister, W. (1851): Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farne, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig.

Jones, C.S., Watson, M.A. (2001): Heteroblasty and preformation in mayapple, Podophyllum Peltatum (Berberidaceae). Developmental flexibility and morphological constraint. Am J Bot 88 (8), S. 1340–1358. https://doi.org/10.2307/3558442

Jürgens, G. (1994): Pattern formation in the embryo. In: *Meyerowitz, E.M.* (ed): Arabidopsis. Plainview, NY: Cold Spring Harbor monograph series 27, S. 297–322.

Leins, P., Erbar, C. (2008): Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie. 2., vollst. überarb. Aufl. Stuttgart.

Leszczyc-Suminski, J. (1848): Zur Entwickelungs-Geschichte der Farnkräuter: mit sechs lithographirten Tafeln. Berlin.

Long, J., Barton, M.K. (2000): Initiation of axillary and floral meristems in Arabidopsis. Developmental Biology 218 (2), S. 341–353. https://doi.org/10.1006/dbio.1999.9572

Malpighi, M. (1999): Die Anatomie der Pflanzen. Bearbeitet von M. Möbius. In: Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. Bd. 120. Harri Deutsch.

Mangano, S., Juárez, S.P.D., Estevez, J.M. (2016): ROS Regulation of Polar Growth in Plant Cells. Plant Physiology 171 (3), S. 1593–1605. https://doi.org/10.1104/pp.16.00191

Masters, M.T. (1869): Vegetable teratology, an account of the principal deviations from the usual construction of plants. Published for the Ray Society by R. Hardwicke. London.

McConnell, J.R., Barton, M.K. (1998): Leaf polarity and meristem formation in Arabidopsis. Development 125 (15), S. 2935–2942. https://doi.org/10.1242/dev.125.15.2935

Minelli, A. (2022): Two-way exchanges between animal and plant biology, with focus on evo-devo. Front Ecol Evol 10, Artikel 1057355, S. 359–363. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1057355

Ochoterena, H., Vrijdaghs, A., Smets, E., Classen-Bockhoff, R. (2019): The Search for Common Origin. Homology Revisited. Systematic biology 68 (5), S. 767–780. https://doi.org/10.1093/sysbio/syz013

Owen, R. (1843): Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal college of surgeons, in 1843. London.

Owen, R. (1848): On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. London.

Pabón-Mora, N., González, F. (2012): Leaf Development, Metamorphic Heteroblasty and Heterophylly in Berberis s. l. (*Berberidaceae*). Bot Rev 78 (4), S. 463–489. https://doi.org/10.1007/s12229-012-9107-2

Remane, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: Akad. Verlag-Ges.

Rutishauser, R., Moline, P. (2005): Evo-devo and the search for homology («sameness») in biological systems. In: Theory in biosciences = Theorie in den Biowissenschaften 124 (2), S. 213–241. https://doi.org/10.1007/bf02814485

Sabatier, S. (2001): Bud Structure in Relation to Shoot Morphology and Position on the Vegetative Annual Shoots of Juglans regia L. (Juglandaceae). Annals of Botany 87 (1), S. 117–123. https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1312

Sachs, J. (1874): Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft. 4., umgearb. Aufl. mit 492 Abbildungen in Holzschnitt. Leipzig.

Sachs, J. (1882): Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.

Sattler, R. (1994): Homology, homoeosis, and process morphology in plants. In: *Hall, B.K.* (ed.): Homology: the hierarchical basis of comparative biology. New York, S. 423–475.

Sattler, R. (1996): Classical Morphology and Continuum Morphology: Opposition and Continuum. Annals of Botany 78, S. 577–581. https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0163

Sattler, R. (2001): Homology, homeosis, and process morphology in plants. In: *Hall, B.K.* (ed.) Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology. Second edition, Burlington, S. 423–475.

Sattler, R., Rutishauser, R. (2023): Fundamentals of Plant Morphology and Plant Evo-Devo (Evolutionary Developmental Morphology). Plants 12 (1), S. 118. https://doi.org/10.3390/plants12010118

S*chilperoord, P.* (2015): Ein neues Modell für die Urpflanze – die mehrjährige Blütenpflanze. Elemente d. N. 103, S. 28–40. https://doi.org/10.18756/edn.103.5

Schilperoord-Jarke, P. (1997): The concept of morphological polarity and its implication on the concept of the essential organs and on the concept of the organisation of the dicotyledonous plant. Acta Biotheoretica, S. 51–63. https://doi.org/10.1023/A:1000211306571

Schleiden, M.J. (1848): Die Pflanze und ihr Leben. Leipzig.

Schoonderwoerd, K.M., Friedman, W.E. (2022): Interspecific morphological variation in Juglandoideae resting bud organization: a winter's tale? Annals of Botany 129 (6), S. 679–696. https://doi.org/10.1093/aob/mcac050

Schuepp, O. (1929): Zur beschreibenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte von Acer pseudoplatanus. Jahrb Wiss Bot (70), S. 743–804.

Scutt, C.P. (2021): The Origin of Angiosperms. In: *Nuño de la Rosa, L., Müller, G.B.* (eds.) Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide. Cham, S. 663–682.

Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F., Bresinsky, A. (1991): Strasburger – Lehrbuch der Botanik. 33. Auflage Stuttgart, Jena, New York.

Specht, C.D., Bartlett, M.E. (2009): Flower Evolution. The Origin and Subsequent Diversification of the Angiosperm Flower. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 40 (1), S. 217–243. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120203

Steingraeber, D.A. (1982): Heterophylly and Neoformation of Leaves in Sugar Maple (Acer saccharum). Am J Bot 69 (8), S. 1277–1282. https://doi.org/10.2307/2442752

Studer-Ehrensberger, K., Schilperoord, P. (2015): Blütenhaftes in der Metamorphose der vegetativen Jahreszuwachseinheit der Stiel-Eiche Oak (*Quercus robur L.*). Elemente d. N. 103, S. 5–27. https://doi.org/10.18756/edn.103.5

Troll, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band: Vegetationsorgane, erster Teil. Reprint 1967. Koenigstein-Taunus.

Troll, W. (1939): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band: Vegetationsorgane, zweiter Teil. Reprint 1967. Koenigstein-Taunus.

Troll, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil: Der vegetative Aufbau. Ein Hilfsbuch für den botanischen Unterricht und für das Selbststudium. Jena.

Unger, F. (1852): Botanische Briefe. Wien.

Voigt, F.S. (1817): Grundzüge einer Naturgeschichte. Frankfurt a. Main.

Waenerberg, A. (1992): Urpflanze und Ornament. Pflanzenmorphologische Anregungen in der Kunsttheorie und Kunst von Goethe bis zum Jugendstil. Commentationes humanarum litterarum 98.

Wagenitz, G. (2008): Wörterbuch der Botanik. Morphologie, Anatomie, Taxonomie, Evolution. 2., erw. Aufl. Hamburg.

Weberling, F. (1981): Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart.

Wolff, C.K. (1759): Theoria Generationis. Litteris Hindellanis, Halae ad Salam.

Peer Schilperoord
Voia Gonda 1
CH – 7492 Alvaneu Dorf
schilperoord@bluewin.ch