

Metamorphosen der Pflanze

Peer Schilperoord

Zusammenfassung

Das Metamorphosekonzept, das Goethe ausgearbeitet hat, bezieht sich auf das Blatt. In dieser Arbeit wird das Konzept wesentlich erweitert. Der Lebenszyklus der Pflanze wird im Sinne eines Zyklus von Metamorphosen beschrieben. Zusätzlich zu der Blattmetamorphose werden die Blattontogenese, die Embryogenese, die Trennung der Geschlechter und die verschiedenen Meristemtypen als Metamorphosen beschrieben. Als Ergebnis der Forschungen wird anstelle der Grundorgantheorie ein viergliedriges Modell vorgeschlagen. Weiter wird die Gestalt von Staub- und Fruchtblatt als das Ergebnis der Tätigkeit von je zwei Meristemen beschrieben. Auf die Wesensverwandtschaft zwischen Wurzel – Blattgrund – Staubblatt einerseits und Spross – Blattspreite – Fruchtblatt andererseits wird hingewiesen.

Summary

The concept of metamorphosis developed by Goethe is based on the leaf. In this paper the concept is substantially extended. The life-cycle of the plant is described in the sense of a cycle of metamorphoses. In addition to leaf metamorphosis, the following are also described as metamorphoses: leaf ontogenesis; embryogenesis; the separation of the sexes and the various types of meristem. As a result of these researches, instead of the fundamental organ theory, a four-component model is suggested. Furthermore, the form of the stamen and the carpel is described as the result of the activity of two meristems in each case. An indication is given regarding the relatedness of character between, on the one hand, root – leaf base – stamen and, on the other hand, shoot – leaf blade – carpel.

Einleitung

Als ich mich mit Goethes Metamorphose der Pflanze zu befassen begann, hoffte ich, die Pflanze mit Hilfe dieser Arbeit besser zu verstehen. Nach einem dreiwöchigen Kurs und wiederholter Lektüre wusste ich zwar besser Bescheid über die Verwandlungsmöglichkeiten des Blattes und wie es sich zur Blüte hin metamorphosiert, rätselhaft aber blieben mir die Beziehungen der Blütenorgane untereinander und die genauen Beziehungen zwischen den Stängelblättern und den Blütenorganen.

In der Literatur, die über die Metamorphose der Pflanze erschienen ist, wird meistens betont, wie wichtig die von Goethe praktizierte Methode des Vergleichens für die Morphologie ist. Bekannt geworden ist Goethe durch seine Darstellung der Blattmetamorphose. Es fehlt allerdings eine umfas-

sende Analyse seines Metamorphosekonzeptes. Goethes Ansatz war wesentlich breiter, als aus seiner Veröffentlichung über die Metamorphose der Pflanzen hervorgeht. Was wurde ausgearbeitet, was nicht? Welche Ansätze haben in die Wissenschaft Eingang gefunden und welche nicht? Was kann man mit Hilfe des Metamorphosekonzeptes verstehen und was nicht?

Das Leben der Pflanze verläuft zyklisch. Dieser Zyklus streckt sich von der Keimung über die vegetative Pflanze bis zur Blüte, Befruchtung und Samenbildung aus. Metamorphosen finden nicht nur am Blatt statt, jede Phase des Lebenszyklus hat seine eigenen Verwandlungen, seine eigenen Metamorphosen. Und so hängt mit dem Lebenszyklus einer Pflanze ein Zyklus von Metamorphosen zusammen. Für eine ganzheitliche Betrachtung der Pflanze stellt sich die Frage: Welche Metamorphosen offenbart die Pflanze?

Mehrere Arten von Metamorphosen

Blattreihe, Blattentwicklung – Metamorphose einer Organreihe bzw. eines Einzelorgans

Was ist eine Metamorphose? Gibt es mehrere Metamorphosen? Wie weiß man, wann man eine Metamorphose richtig erkannt hat? Wie sicher ist man? Im Verlauf meiner Arbeit habe ich mir immer wieder diese Fragen gestellt. In der Mathematik und in der Physik ist die Beweisführung eindeutig, die Schlussfolgerungen müssen sich logisch ergeben und das Experiment soll die These belegen oder entkräften. In der Biologie und insbesondere in der Morphologie ist die Beweisführung schwieriger, sind die Ergebnisse weniger eindeutig.

Die wohl bekannteste Metamorphose ist die Laubblattmetamorphose. Diese zeigt den Gestaltbildungsprozess vom Keimblatt bis zum Hochblatt, wobei die einzelnen Blätter die sichtbar gewordenen Stufen dieses Prozesses sind. Bei *Bockemühl* (1964, 1966, 1967) habe ich diese Art des Metamorphosierens kennen gelernt und geübt.

Allerdings beschränkten sich die behandelten Beispiele auf Blätter mit einer einfachen Gliederung in Blattfuß, Blattstiel und Blattspreite. Es gibt auch kompliziertere Blätter wie jene der Sumpfdotterblume, die einen scheidigen Blattgrund bilden, oder gar die Kannenblätter von *Nepenthes*.

Letztere zeigen, wie kompliziert die Metamorphose sein kann, die nicht nur eine flache Spreite hervorbringen, sondern im Falle von *Nepenthes* gar eine Kanne samt Deckel.



Abb. 1: Die Laubblattreihe als Forschungsobjekt: Kohl-Gänsedistel (*Sonchus oleraceus*); die Blätter sind kreisförmig angeordnet, unten links das Keimblatt, unten rechts ein Hochblatt (Bockemühl 1964)

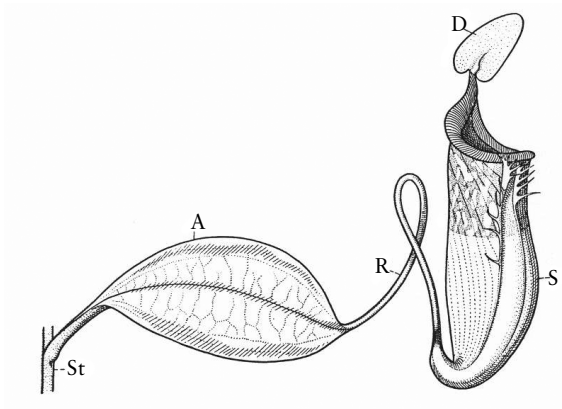


Abb. 2: Kannenpflanze, *Nepenthes fusca*; St Sprossachse; A flächig entwickelter Teil des Unterblattes; R Ranke; S Schlauch; D dessen Deckel (Troll 1939, nach Danser)

Anschließend habe ich mich zur Vertiefung des Ansatzes mit den Arbeiten von *Troll* (1926, 1937, 1939, 1943, 1984) befasst. Er ist einer der großen Morphologen des letzten Jahrhunderts und hat mir die Vielfalt der Blattformen vermittelt. *Troll* war eine Art Briefmarkensammler: Er sammelte unterschiedliche Blatt-, Stängel- und Wurzelformen, und zwar, wie es sich gehört, so vollständig wie möglich und quer durch das ganze Pflanzenreich. *Troll* hatte den Überblick über die morphologische Literatur, was in den vielen Literaturhinweisen zum Ausdruck kommt. Er befasste sich, wie *Bockemühl* auch, mit Blattmetamorphosereihen. *Troll* beschränkte sich auf eine repräsentative Auswahl der Blattformen, *Bockemühl* dagegen legt Wert auf vollständige Blattreihen. *Troll* war bestrebt, den roten Faden, der sicher durch die fantastische Vielfalt der Blattformen führt, zu finden. Zusätzlich befasste er sich mit einer zweiten Art der Metamorphose, mit der Blattontogenese, die die Entwicklung von der Blattanlage bis zum ausgewachsenen Blatt beschreibt.

Troll entwickelte ein Modell, mit dem er die Metamorphose der Blattreihen mit der Metamorphose der Blattentwicklung verknüpfte. Die Blattreihe einer sich entfaltenden Knospe, zum Beispiel einer Kastanie, zeigt, wie auf die Knospenschuppen Zwischenstadien folgen, die die Spreite nur im Ansatz ausbilden, bis sich dann die voll entwickelten Blätter mit Blattgrund, Stiel und Spreite zeigen.

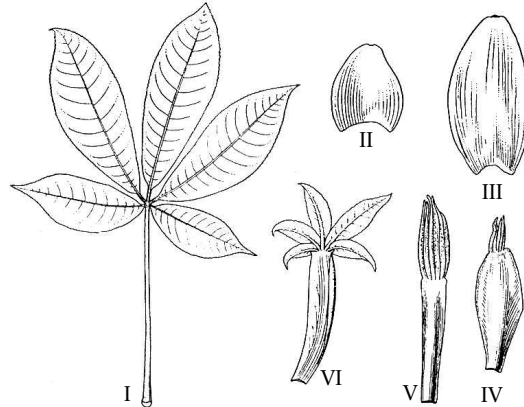


Abb. 3: *Aesculus parviflora*; Laubblatt (I), Knospenschuppen (II-V) und Übergangsblatt (VI) (*Troll* 1937)

Troll stellte bei den differenziertesten Blättern fest, dass die erste Gliederung der Anlage die Grenze zwischen Spreite (Oberblatt) und Blattgrund (Unterblatt) markiert. Anschließend wächst der Blattstiel heran. Er nahm an, dass die Reihenfolge der Entstehung der Blattorgane fixiert sei und mit der ersten

Gliederung der heranwachsenden Blattanlage immer die Grenze zwischen Blattgrund und Spreite markiert wird (*Troll* 1939, S. 1388ff). Trolls ABCD-Modell der Blattentwicklung findet sich in etwas verwandelter Form auch bei Bockemühl wieder. Anstelle der Verwendung von Buchstaben zur Bezeichnung der Entwicklungsstufen charakterisiert Bockemühl diese Stufen mit den Begriffen Spitzen, Gliedern, Spreiten und Stielen.¹ Fragezeichen blieben mir bei Trolls Ableitung der Fiederblätter, bei der Ableitung des Schildblattes und bei seiner Zuordnung des Blattstieles als Teil der Blattspreite.

Ich war dann froh, die Arbeit von *Hagemann* (1971) kennen zu lernen. Was er mir vermittelte, war die Plastizität der Gestaltungsprozesse. Seine Texte sind etwas kompliziert, man muss sie mehrmals lesen, um sie nachzuvollziehen. Er hat sich u. a. mit der Entwicklung einzelner Blattanlagen befasst. Wichtig geworden sind mir die Begriffe Erweiterung, Fusion und Gliederung des Bildungsgewebes. Was ist damit gemeint? Ich erläutere diese Begriffe am Beispiel der Blattentwicklung der Sumpfdotterblume. Hat man die Entstehungsgeschichte dieses Blattes verstanden, so hat man bereits die Grundlage für das Verständnis einer ganzen Reihe von Blattformen. Abbildung 4 zeigt eine blühende Pflanze, Abbildung 5 die verschiedenen Entwicklungsstadien und Abbildung 6 einen Teil eines Blattes mit Blattstiel, Blattgrund und Nebenblattröhre. Man beachte in Abbildung 5, dass die einzelnen Elemente des Blattes bereits sehr früh erkennbar sind, und zwar ist die Differenzierung bereits in d abgeschlossen, die Blattanlage ist dann nicht größer als 0,2 bis 0,3 Millimeter.

1 Für Details und Kritik an der allgemeinen Gültigkeit des Modells siehe *Schilperoord* (2002).



Abb. 4: Sumpfdotterblume (*Caltha palustris*); blühende Pflanze

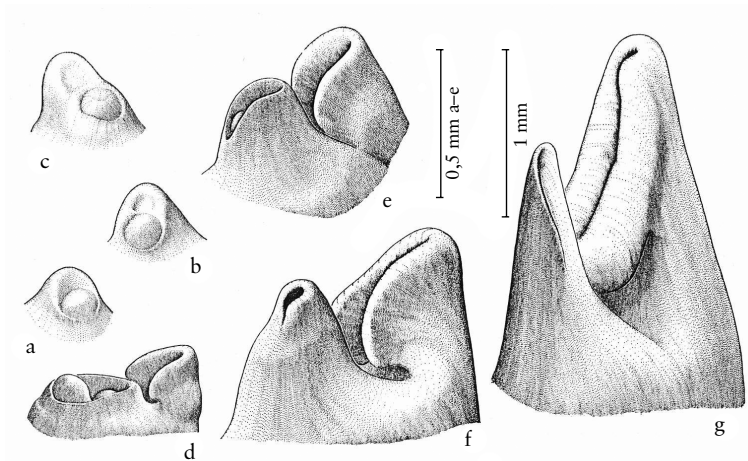


Abb. 5: Entwicklungsstadien eines Blattes der Sumpfdotterblume: a) ungliederte Blattanlage, die den Achsenkörper noch nicht umfasst; b) der Umfassungsvorgang ist abgeschlossen; auch die Nebenblattröhre wird bereits angelegt; c) die Nebenblattröhre ist angelegt, die von der Seite sich ausdehnenden Meristeme haben sich median vor der Spreitenanlage vereinigt; das nächste Blatt wird ausgegliedert; d-f) Nebenblattröhre und Spreitenanlage wachsen heran (Hagemann 1970)



Abb. 6: Ansatzstelle der ersten Blätter, in der Bildmitte die Nebenblattröhre, links unterhalb der Nebenblattröhre ansetzend der zum selben Blatt gehörende Blattstiel; die Spreite ist nicht sichtbar

In a hat man eine schuppenförmige Anlage, die auf der vorderen Seite anfängt, das halbkugelförmige Sprossmeristem zu umfassen. Bei b ist die vordere Seite umfasst, jetzt findet der gleiche Prozess auf der gegenüberliegenden Seite des Meristems statt. In c ist die Umfassung abgeschlossen und die Nebenblattröhre veranlagt. Jetzt fehlt nur noch die Gliederung in Spreite und Grund, diese hat in d stattgefunden. Jetzt ist auch die Stelle sichtbar, die später zum Blattstiel heranwachsen wird. Abbildung 6 zeigt die Nebenblattröhre, die eine deutlich andere Beschaffenheit aufweist als die Spreite. Das Blattgrün fehlt und das Gewebe fängt bereits an abzusterben. Abbildung 7 zeigt halbschematisch eine Zusammenfassung.

Die Gestaltungsprozesse der Erweiterung, Verschmelzung und Gliederung der Blattanlage sollen noch ergänzt werden mit dem Begriff des quellenden Wachstums, den ich *Steiner* (1925) verdanke. Der Begriff quellendes Wachstum bezieht sich auf eine anhaltende Erneuerung ohne weitere Gestaltungsimpulse bzw. Einschränkung oder Lenkung des Wachstums. Die Sprossspitze ist ein Ort des quellenden Wachstums. Mit Hilfe dieser Begriffe kann man sich wie ein Plastiker in die Gestaltungsprozesse einleben und diese innerlich nachvollziehen. Es ist ein großer Unterschied, ob man ausgewachsene Blattformen miteinander vergleicht oder ob man innerlich die Gestaltbildung nachvollziehend zu den ausgewachsenen For-

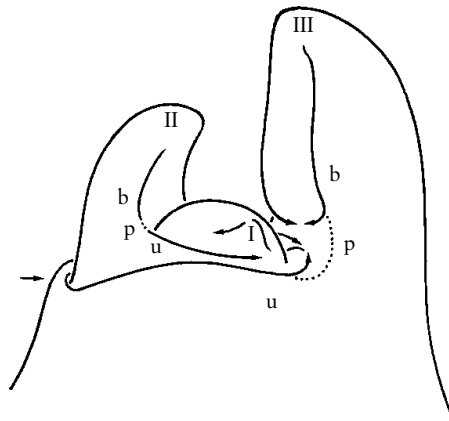


Abb. 7: Halbschematische Darstellung der verschiedenen Gestaltungsprozesse des Blattbildungsgewebes; I, II und III die Reihenfolge von drei unterschiedlich weit entwickelten Blattanlagen; die Pfeile in der Bildmitte weisen auf die Erweiterung der meristematischen Zone hin, beim Pfeil links ist es zu einer Fusion zweier meristematischen Zonen gekommen; bei p wird das Wachstum zurückgenommen, es findet eine Gliederung des meristematischen Randes statt, an dieser Stelle bildet sich später der Blattstiel; b) Spreitenanlage; u) Blattgrundanlage (Hagemann/Gleissberg 1996)

men kommt. In beiden Fällen braucht es ein bewegliches Vorstellungsvermögen. Im ersten Fall wählt man gezielt eine bestimmte Blattform und versucht, ausgehend von dieser Form alle anderen Formen abzuleiten. Bei dieser Tätigkeit kürzt oder verlängert man Abschnitte, lässt weg oder fügt zusammen, gliedert oder vereinfacht. Im zweiten Fall vollzieht man innerlich die Gestaltbildung nach. Man kann feststellen, dass es dann einfacher wird, die Gestalt bereits fertig ausgebildeter Blätter miteinander zu vergleichen und aufeinander zu beziehen.² Es ist die Kunst, beide Blickrichtungen miteinander zu vereinbaren. Das Einleben in die Gestaltungs-

2 Ein lehrreiches Beispiel, das die Schwierigkeiten aufzeigt, mit denen man konfrontiert ist, wenn man fertige Blattformen voneinander ableiten will, liefert Troll (1939) mit seiner Ableitung der akroplasten von den basioplasten Fiederblättern. Das basioplaste Fiederblatt legt die Fiederblattpaare zur Basis, das akroplaste Fiederblatt legt sie zur Spitze hin an. Versetzt man sich in die Entstehungsgeschichte beider Blattformen, dann wird man bemerken, dass die Formen nicht voneinander ableitbar sind. Mit einer abenteuerlichen Argumentation schafft Troll es trotzdem, die basioplaste Form als die ursprünglichere und die Ausgangsform des akroplasten Blattes darzustellen.

prozesse ist in der Morphologie zu kurz gekommen, die Arbeit von Hagemann noch zu wenig zur Kenntnis genommen. Ein wichtiges Ergebnis der Arbeit von Hagemann (1970) ist der Nachweis, dass die von Troll (1939) und Bockemühl (1966) postulierte Gesetzmäßigkeit in der Reihenfolge der Entwicklungsschritte nicht existiert. In der Entwicklung des Blattes kann die erste Gliederung die Grenze zwischen Ober- und Unterblatt markieren, es kann aber auch die letzte Gliederung sein, die diese Grenze markiert (siehe auch Schilperoord 2002). Mit anderen Worten, die Gestaltungsfreiheit ist größer, als zunächst angenommen.

Zurück zu unserer Frage, was ist eine Metamorphose? Die Laubblattreihe ist eindeutig eine, der Bildungsvorgang eines einzelnen Blattes ist es ebenfalls.

Embryogenese – organische Entzweigung

Die Frage Metamorphose ja oder nein ist bei den Bildungsprozessen, die zur Keimpflanze führen, schwieriger zu beurteilen. Hier lastet das von Troll vertretene und allgemein akzeptierte Diktum, das besagt, dass die verschiedenen Organe Wurzel, Sprossachse und Blatt morphologisch nicht aufeinander bezogen bzw. nicht voneinander abgeleitet werden können. Es sind Grundorgane, weil aus ihnen alle anderen Organe abgeleitet werden können. Sie üben unterschiedliche physiologische Prozesse aus. Eine Begründung findet man bei Troll nicht, außer jene unausgesprochene, dass er nur eine Art der Formverwandlung anerkennt. Mit dieser Ansicht bin ich nicht einverstanden. Wieso sollte man diese Organe nicht morphologisch miteinander in Beziehung setzen können? Ein Hinweis Steiners (GA 323) war hier hilfreich, um dieses Dilemma zu lösen. Er unterscheidet zwischen kontinuierlich und diskontinuierlich sich vollziehenden Metamorphosen. Erläutert hatte er das am Beispiel der cassinischen Kurvenreihe, an der man aufzeigen kann, wie eine geschlossene Kurve in eine Lemniskate übergeht und diese Lemniskate wiederum in zwei räumlich getrennte Ellipsoide.³ Man kann natürlich auch von den Ellipsoiden ausgehen und kommt über die

3 Eine cassinische Kurve beschreibt den Ort aller Punkte, bei denen das Produkt der Abstände zu zwei festen Punkten ($2a$) konstant ist b^2 . Die Gestalt der Kurve hängt vom Verhältnis b/a ab. Wenn $a < b$, dann ist die Kurve eine einfache Schleife mit ovalem oder knochenähnlichem Umriss. Wenn $a = b$, dann ergibt sich eine Lemniskate und wenn $a > b$, hat die Kurve zwei Schleifen (siehe Abb.).



$$y = \pm \sqrt{\{-(a^2 + x^2) + \sqrt{(b^4 + 4a^2 + x^2)}\}} \quad \text{Weisstein (2007)}$$

Lemniskate zur Kurve. Die Metamorphose, die diese Kurvenreihe zeigt, lässt sich mit den Begriffen: Kontinuität, Diskontinuität, Einheit, Zweiheit, Umstülpung und Polarität kennzeichnen. Die Umstülpung erlebt man, wenn man die ganzen Kurven neben der Linie abschreitet: mal schaut man dann nach innen, mal nach außen. Nun nahm ich diese Kurvenreihe zunächst rein äußerlich und verglich sie mit der Keimpflanze. Ich legte den Spross in die eine und die Wurzel in die andere Hälfte der Lemniskate. Schnittpunkt der Lemniskate ist der Wurzelhals.

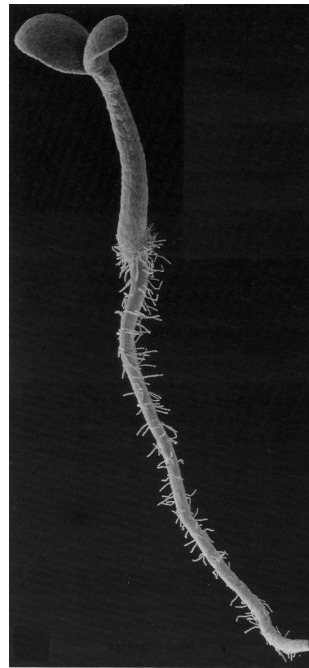
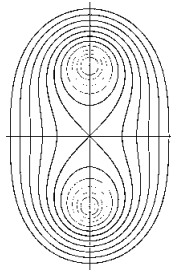


Abb. 8 und 9: Cassinische Kurvenreihe (Weisstein 2007) und Keimpflanze von *Arabidopsis thaliana*, mit Keimblättern, Hypokotyl, Wurzelhals, Wurzelachse und Wurzelhaaren (Bowman 1994)

An dieser Stelle findet sich der Übergang zwischen der zentralen Anordnung der Gefäßbündel in der Wurzel und der peripheren Anordnung in der Sprossachse. In den Gefäßbündeln der Sprossachse bildet sich das Xylem nach innen, das Phloem nach außen. Im Zentralen Zylinder der Wurzel kehrt sich dieses Lageverhältnis zwischen Phloem und Xylem zwar nicht um, es bildet sich aber das Xylem jetzt auch zwischen den Phloemsträngen.

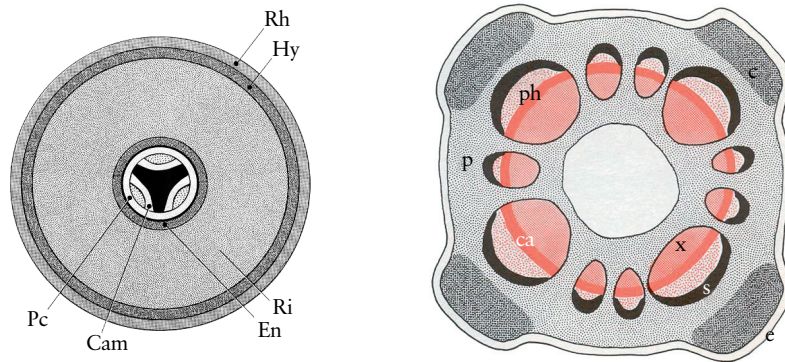


Abb. 10 und 11: Querschnitt links durch eine Wurzel und rechts durch eine vierkantige Sprossachse; links: die Leitbündel liegen in der Wurzelachse zentral: dunkel Xylem; Cam Cambium; hellgrau Phloem, Pc Pericambium; En Endodermis; Ri Rindenparenchym; Hy Hypodermis; Rh Rhizodermis; die Leitbündel in der Sprossachse liegen mehr peripher: x Xylem; ca Cambium; ph Phloem; p Parenchym; s Sclerenchym; c Collenchym; e Epidermis (Sitte et al. 1991)

Im Zentrum der Wurzelachse findet sich kein parenchymatisches Gewebe. Das meiste befindet sich außerhalb des zentralen Zylinders. Eine «Umstülpung» zeigt sich beim Vergleich des Blattes mit der Wurzel. Das Blatt ist eine in sich geschlossene Struktur, dagegen ist es für die Wurzel typisch, dass Gewebeschichten entstehen und vergehen. Das dem Blatt entsprechende Wurzelorgan umfasst Gewebeschichten, die nacheinander mit der Erde in Kontakt treten: die verschleimende Wurzelhaube, die Wurzelhaarschicht (Rhizodermis) und die oft schwach verkorkte Hypodermis, die nach dem Absterben der Wurzelhaarschicht die Wurzel von der Umgebung abgrenzt.

Neu bei dieser Betrachtungsart sind die Begriffe Diskontinuität, Umstülpung und Polarität. Bei der Grundorgantheorie ist der morphologische Vergleich ausgeschlossen, mit Hilfe der cassinischen Kurvenreihe eröffnen sich Möglichkeiten des Vergleichens. Der Schwachpunkt der Grundorgantheorie ist, dass sie den Pflanzenkörper nicht in verschiedene Organe gliedert, sondern ihn unterteilt. Die Grundorgantheorie hat einen atomistischen Grundcharakter.

Allerdings war die neue Betrachtungsweise noch nicht ganz befriedigend. Von einer mathematisch exakten Umstülpung kann nicht die Rede sein. In den Achsen findet eine Verlagerung zwischen Peripherie und Zentrum statt, bei den Organen kommen qualitative Aspekte hinzu, die allerdings in einem polaren Verhältnis zueinander stehen. Zu meiner Überraschung fand ich bei Goethe die Begriffe, mit denen der Prozess, der zur Bildung von Wurzel und Spross führt, charakterisiert werden kann. Ich verwende hier bewusst den

Begriff «Charakterisierung». Es macht einen Unterschied, ob man beschreibt, wie die Embryobildung abläuft, oder ob man darüber hinaus diesen Prozess noch charakterisiert. Goethe prägte den Begriff der «organischen Entzweiung». Entzweiung bedeutet, dass aus einer Einheit eine Zweiheit hervorgeht. Wichtig ist das Adjektiv «organisch», mit dem er diesen Prozess von einer «anorganischen Entzweiung» abgrenzt.⁴ Jetzt war es möglich, das Diktum der Grundorgantheorie zu widerlegen und anstelle des Grundorganmodells ein viergliedriges Modell (Schema 1) vorzuschlagen, mit den beiden Achsen der Wurzel und des Sprosses und den beiden Organen, die den Bezug zur Umgebung aufnehmen: das Blatt und das, was ich Wurzelorgan genannt habe (*Schilperoord 1997*).

Grundorganmodell	Gliederungsmodell	
I Blatt		Ia Blatt
.....	I Spross	Ib Sprossachse
II Sprossachse
	II Wurzel	Iib Wurzelachse
III Wurzel		Iia Wurzelorgan

Schema 1: Grundorganmodell und Gliederungsmodell

Das Grundorganmodell unterteilt die Pflanze und verneint eine morphologische Beziehung zwischen den Grundorganen; das Gliederungsmodell betont eine morphologische Beziehung zwischen den Organen (siehe Text)

Man kann zu dem gleichen Ergebnis auch – rein im funktionalen Denken bleibend – gelangen, indem man sich fragt, wie die Pflanze sich mit Luft und Licht und wie mit Erde und Wasser auseinandersetzt. Es braucht dann nur noch den Schritt, die beteiligten Gewebeschichten als zweites Organ der Wurzel zu betrachten. Diese Überlegung bestätigt von einer anderen Seite die Richtigkeit der oben gemachten Überlegungen und Charakterisierungen.

Diese Überlegungen konnte ich an einem Symposium über Morphologie, Anatomie und Systematik 1997 in Leuven (Belgien) erläutern. Die Mehrzahl der Zuhörer wollte sich nicht auf die Überlegungen einlassen. Wieso nicht? Gemäß Troll, der die Methodik der Morphologie maßgebend geprägt hat, ist es «der Sinn morphologischer Untersuchungen überhaupt, die Vielgestaltigkeit, sei es einer ganzen Organismengruppe oder einzelner Organe, so weit zu klären, dass sie aus quantitativen Schwankungen um einen Typus als beherrschendem Bauprinzip sich ableiten lässt» (*Troll 1984*, S. 95). Meine Überlegungen rüttelten an diesem Grundsatz. Die Methode der Morphologie ist

4 Ebenso kann man unterscheiden zwischen einer mathematischen und einer organischen Umstülpung.

die vergleichende, ob nur quantitativ oder auch qualitativ, ist die Frage. Aus Goethes Texten (Goethe 1790, Kuhn 1964) geht hervor, dass er nicht nur eine quantitative Art des Vergleichens in Betracht zog, sondern auch eine qualitative. Entscheidend für die Akzeptanz einer qualitativen Betrachtung ist das Erlebnis, ein Phänomen besser verstanden, neue Zusammenhänge entdeckt zu haben. Beschreibt man Wurzel und Spross als einander räumlich entgegengesetzte Formen, die völlig unterschiedlichen Umweltbedingungen ausgesetzt sind, sich physiologisch ergänzen und deswegen ganz anders aussehen müssen, wird man nicht auf Ablehnung stoßen. Fügt man hinzu, dass beide aus einer Einheit durch eine organische Entzweiung hervorgegangen sind und sich gegenseitig bedingen, dann stößt man eher auf Ablehnung, weil jetzt eine innere Qualität angesprochen wird. Die Pflanze wird als ein sich selbst gestaltendes Wesen angesprochen. Die Gestalt der Pflanze ist das Ergebnis der Umweltbedingungen und der Eigenart der Pflanze, sich mit diesen auseinanderzusetzen. Der Begriff der «organischen Entzweiung» ist Ergebnis einer meditativen Grundhaltung.⁵ Das hier vorliegende Beispiel zeigt, dass eine solche Grundhaltung durchaus zu wesentlichen Einsichten führt, die anschließend mit Hilfe der Mathematik, mit der Hilfe des logischen Denkens, überprüft werden können und Bekanntes in neuem Licht erscheinen lassen kann.

Metamere

Welche Teile metamorphosieren?

In dem vorangegangenen Abschnitt haben wir drei Arten von Metamorphosen kennen gelernt. Sie betrafen die

- Laubblattreihe (auf englisch: heteroblasty)
- Blattontogenese (auf englisch: leaf formation)
- Embryobildung (auf englisch: embryogenesis).

Im vorangegangenen Abschnitt haben wir als Alternative zur Grundorgantheorie ein viergliedriges Modell vorgeschlagen. Das Modell entspricht einer Keimpflanze, und man muss, damit man die Keimpflanze vollständig hat, noch die Veranlagung der Seitenwurzeln und Seitensprossen hinzuneh-

5 Zunächst dachte ich, dass die englische Morphologin Arber Goethes Ergebnisse ebenfalls als Resultat einer meditativen Haltung charakterisiert hatte. Sie charakterisierte Goethes «Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären» als «reasoned outcome of the meditations which began to take shape beside the palm tree at Padua» (Arber 1946). Übersetzt heißt das aber, dass Arber Goethes Arbeit als durchdachtes Ergebnis von *Betrachtungen* (nicht Meditationen) bezeichnet, die neben der Palme in Padua Gestalt annahmen. (An der Blattfolge dieser im botanischen Garten von Padua immer noch lebenden Palme erlebte Goethe, gemäß den Angaben von Arber, die ursprüngliche Identität aller Teile der Pflanze.)

men. Beim Heranwachsen des Sämlings findet an der Sprossachse eine rhythmische Wiederholung gleicher Elemente statt. Der Sprosskörper erweist sich als segmentiert. Dieses Phänomen, dass sich Segmente wiederholen, nennt man Metamerie. Das Wachstum durch Wiederholung von Segmenten oder Metameren ist charakteristisch für die Pflanze. Gleiches wird wiederholt und kann dabei abgewandelt werden. Die Pflanze hat im Gegensatz zum Tier einen offenen «Bauplan», die Zahl der «Segmente» kann beliebig groß sein. Typisch für die Pflanze ist, dass man nicht genau festlegen kann, wo die Grenze zwischen den Segmenten zu ziehen ist. Die Bausteine sind organische Bausteine, und je nach Pflanzenart und Stellung der Blätter sind die Grenzen unterschiedlich zu ziehen. Am sichersten ist es, die Keimpflanze als Grundmuster für die Segmente zu nehmen. Dann wird man auch die Veranlagung von Seitenwurzeln als Bestandteil der Metamere berücksichtigen, was in der Regel ausgeklammert wird. *Rutishauser* und *Sattler* (1985) geben einen Überblick über die verschiedenen Metameriemodelle, allerdings noch ohne Berücksichtigung der Seitenwurzelbildung.

Anstatt mit Blattreihen zu arbeiten, kann man auch eine Metamorphosereihe der Metameren aufstellen. So kann man zum Beispiel Änderungen in der Länge des Blattstieles in Bezug setzen zu Änderungen in der Länge des Achsenabschnittes und in der Fähigkeit, Seitenorgane zu bilden. Die Betrachtung einer Laubblattreihe wird durch die gleichzeitige Beachtung der Änderungen weiterer Elemente eines Metamers wesentlich ergänzt. Der Stängel kann «Aufgaben» des Blattstieles übernehmen, umgekehrt kann auch das Blatt, wie bei den Gräsern, Aufgaben des Stängels übernehmen. Diese Betrachtungsweise führt zu den Wuchs- oder Lebensformen der grünen Pflanze.

Es braucht den Begriff der Metamerie für den Schritt zu der nächsten, kompliziertesten Metamorphose.

Die Blüte, die vollkommenste Metamorphose

In der Blüte ist die Pflanze am individuellsten, am vollkommensten. An der Blüte lassen sich Arten am einfachsten unterscheiden. Die Blüte hat, wie die vegetative Pflanze, eine metamere Grundstruktur. Ihre Organe sind in einer Spirale oder in Wirteln angeordnet. Das Besondere ist, dass die seitlichen Organe teils sehr unterschiedliche Qualitäten aufweisen. Man unterscheidet als Organkategorien Kelch-, Kron-, Staub- und Fruchtblatt.⁶ Es ist methodisch konsequent, den Übergang zwischen der grünenden und der blühenden Pflanze nicht nur aus der Blickrichtung einer Blattmetamorphose, sondern auch aus der Blickrichtung einer Metamorphose von Metameren zu

⁶ Honigblätter kann man als zusätzliche Kategorie noch hinzunehmen.

betrachten. Versucht man so die Metamorphose zur Blüte hin zu verstehen, dann wird man alsbald bemerken, dass nur ein Teil der Blüte sich so erklären lässt. Es wirkt noch ein zweiter Impuls in die Blütenbildung hinein. Fangen wir bei der vegetativen Pflanze an.

Verwandlung der vegetativen Pflanze

Sprossachse ⇔ Blütenboden

Eindrücklich dokumentiert sind die Abwandlungen, die die Sprossachse erfahren kann. Sie wird zum mannigfaltig gestalteten Blütenboden. Die Haupttendenz ist der Verzicht, die Achsenglieder (Internodien) zu strecken, dadurch rücken die seitlich inserierten Organe zusammen.⁷

Stängelblätter ⇔ Blütenorgane

Die Blattnatur der Kelch-, Kronen-, Staub- und Fruchtblätter ist fast unbestritten. Ein Fragezeichen setzt *Hagemann* (1984a) bei den Staubblättern (siehe weiter unten). Die Lage in der Blüte und die Leichtigkeit, mit der die Organe in Missbildungen ihre Plätze tauschen können, weist auf eine gemeinsame Grundlage hin. Welche Teile der Blätter sich jeweils an der Bildung der verschiedenen Blütenorgane beteiligen, ist umstritten (*Weberling* 1981). Am besten lässt sich die Blattmetamorphose bei den einfacheren bedecksamigen Blütenpflanzen studieren. Abbildung 12 zeigt als Beispiel den Übergang vom Hoch- bis zum Kronenblatt beim Alpenhahnenfuß und Abbildung 13 das gleiche beim knolligen Läusekraut. Beim Hahnenfuß macht sich das Blütenhafte in den Hochblättern bemerkbar, beim Läusekraut das Vegetative in den Kelchblättern.

Abb. 12: Alpenhahnenfuß (*Ranunculus alpestris*); der Blattgrund der Hochblätter hat bereits Blütenblattcharakter, die Spreite ist noch vorhanden, aber weitgehend zurückgenommen; die Kelchblätter haben ebenfalls Blütencharakter



⁷ Ebenso ist das Zusammenspiel von Blütenboden und Fruchtblättern detailliert erforscht worden. Der Blütenboden kann gleichzeitig mit den Fruchtblattanlagen heranwachsen und so zum unterständigen Fruchtknoten führen. Er bildet dann eine Einheit mit dem Fruchtknoten. Die Fruchtblattanlagen können sich aber auch unabhängig vom Blütenboden entfalten, was zu oberständigen Fruchtknoten führt. Auf die Verwachsung von Organen möchte ich hier aber nicht weiter eingehen.



Abb. 13: Knolliges Läusekraut (*Pedicularis tuberosis*); die rötlichen Zipfel der Kelchblätter haben noch Blattspreitencharakter

Augen ⇔ Samenanlagen

Goethe (1791) weist hin auf eine Verwandtschaft zwischen der Augenbildung und der Bildung von Samen. Neuerdings ist man in der molekulargenetischen Forschung auf Zusammenhänge zwischen der Blatt- und Knospenbildung einerseits und der Fruchtblattbildung und der Bildung der Samenanlagen andererseits gestoßen (McConnell/Barton 1998). Bei diesen Untersuchungen stellte man bei missgebildeten Arabidopsis-Pflanzen fest, dass Pflanzen, die keine Blattunterseite mehr bilden können, mehrere Augen ringsum am Grunde der gerundeten Blattansätze ausbilden. In der Blüte wirkt sich diese Mutation auch auf die Bildung des Fruchtknotens aus. Samenanlagen, die sich sonst nur innerhalb des Fruchtknotens bilden, finden sich hier außen ringsum an der Basis des Fruchtknotens.

Die Missbildungen zeigen, dass Augen und Samenanlagen nicht ineinander übergeführt werden können, sondern dass sie einen ähnlichen Bezug zur Blattspreite haben.

Goethe ging in seiner Metamorphose mit seinem Vergleich sogar noch etwas weiter mit der Feststellung, dass die Fortpflanzung in der Blüte eine Steigerung des Wachstums der vegetativen Pflanze ist.⁸ Merkmale der Blatt-

⁸ Goethe 1790, §113.

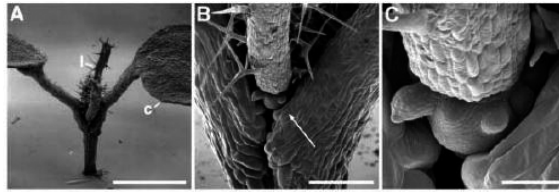


Abb. 14: Rasterelektronische Aufnahme einer Keimpflanze von *Arabidopsis thaliana*, die nicht mehr in der Lage ist, die Blattoberseite der auf die Keimblätter (c) folgenden Stängelblätter (l) zu bilden; B Detail der Blattbasis des gerundeten Blattes; beim Pfeil: Anlagen von Seitenknospen (McConnell/Barton 1998)

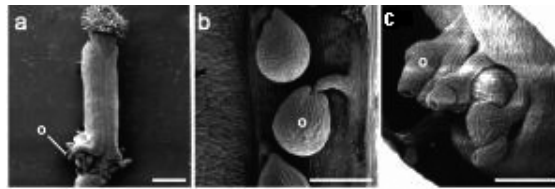


Abb. 15: Rasterelektronische Aufnahmen: a) einer Schote von *Arabidopsis thaliana*; b) in der Mitte normal gebildete Samenanlagen (o) und c) eine Detailaufnahme der in a) an der Basis der Schote gebildeten Samenanlagen; im Vergleich zu b) sind diese unvollständig ausgebildet (McConnell/Barton 1998)

knospenbildung treten auch bei der Bildung der Samenanlagen auf. Diese Merkmale sind: exogene Veranlagung, Zusammenhang mit der Oberseite des Blattes⁹, Umhüllung durch Vorblätter bzw. Integumente¹⁰ und im Bereich der Missbildungen Samenanlagen, die durch einen Fruchtknoten oder gar einen Spross ersetzt sind.

...?... ⇔ Blütenstaub

Bei einer konsequenten Betrachtung der Blüte drängt sich unweigerlich die Frage auf: Was ist mit dem Blütenstaub? Wie lässt sich der Blütenstaub in

9 Wolfgang Hagemann vertritt die Auffassung, dass die Samenanlagen nicht auf der Blattoberseite entstehen, sondern am Rande (marginal) oder auf der nach innen geschlagenen Unterseite (abaxiale Seite) des Blattes. Die laminare Plazentation von Samenanlagen, bei der die Samenanlagen über die gesamte Innenfläche des Fruchtblattes zu finden sind, führt er auf eine flächige Ausdehnung der Plazenta auf die Oberseite (adaxiale Seite) des Fruchtblattes zurück. Persönliche Mitteilung von Prof. Hagemann (12.1.2007). Ich gehe von einer adaxialen oder einer marginalen Veranlagung der Samenanlagen aus.

10 In der Regel sind die Samenanlagen von zwei Gewebeschichten (Integumenten) umhüllt. Ich behaupte hier nicht, dass die Integumente ursprünglich aus Vorblättern hervorgegangen sind und homologe Strukturen darstellen. Die Bildung der Integumente findet nach der Veranlagung der Samenanlage statt, sie entstehen an der fingerförmigen Anlage und bilden den Übergang zwischen Funiculus (Stielchen der Anlage) und Nucellus (Kern der Anlage). Auf evolutionäre Interpretationen verzichte ich.

der Metamorphose der Pflanze einordnen, lässt er sich einordnen, hört hier die Metamorphose auf?

Darf man diese Frage stellen? Geht man vielleicht mit der Analyse der verwendeten morphologischen Begriffe zu weit? Ich habe mich der Frage angenommen, um herauszufinden, ob sie zu brauchbaren Ergebnissen führt oder nicht?

Goethe postulierte:

«Von Knoten zu Knoten ist der ganze Kreis der Pflanze im wesentlichen geendigt; sie bedarf nur wie in dem Samenkorn einen Wurzelpunkt, oder einen Wurzelknoten, einen Kotyledonknoten, eine Folge von Knoten, so ist es wieder eine vollständige Pflanze, die nach ihrer Natur fortzuleben imstande ist. Ich gehe weiter und sage: Alle andern Veränderungen der Pflanze sind Scheinveränderungen und sind im Grunde alle aus dem bisher Gesagten, aus der Lehre von der Fortsetzung der Knoten und der Hervorbringung seinesgleichen ohne sichtbare Einwirkung zweier Geschlechter zu erklären. Ja die beiden Geschlechter werden uns nur zuletzt aus dieser ersten und einfachsten Hervorbringungsart erklärlich werden.» (Zitiert nach *Kuhn* 1964, S. 57)¹¹

Ein kühnes Wort!

Vegetative Fortpflanzung (Wurzel- und Sprossaugen) ⇔ generative Fortpflanzung

Betrachten wir das Pflanzenwachstum aus der Perspektive der Meristeme, der Wachstumspunkte und aus der Perspektive einer Metamorphose dieser Meristeme. Das endständige (apikale) Sprossmeristem wandelt sich zur Blüte hin in ein endständiges Blütenmeristem, das seitlich Organe ausgliedert und schlussendlich sein Wachstum mit der Veranlagung der Fruchtblätter abschließt. Ebenso eingestellt ist in der Blüte die Bildung von Seitenknospen. Dass die Blüte sich verzweigen kann, ist uns bekannt von Blumenkohl und Broccoli. Die Kopfbildung dieser Kohlarten beruht auf einer sich wiederholenden Verzweigung innerhalb der Blütenanlagen. Die Pflanze bildet dann eine riesige Zahl von Blüten aus, hat es aber schwer, den Blühprozess zu Ende zu führen.

Die normal gebildete Blüte stellt die Verzweigung und das Wachstum des apikalen Meristems ein. Dafür bildet sie aber zwei neue Zentren, von wo aus sie sich weiter entwickelt. In den Staubblättern entstehen die Staubbeutel und an den Fruchtblättern die Samenanlagen. Die Meristeme, aus denen die Pollensäcke und die Samenanlagen hervorgehen, gehen nicht unmittel-

¹¹ Nebenbei bemerkt zeigt diese Stelle, dass Goethe die Wurzelbildung als Element der Wiederholung, als Teil der sich wiederholenden Segmente betrachtete.

bar aus dem Blütenmeristem hervor. Sie entstehen neu in und an den Staub- und Fruchtblattanlagen.¹² Darin gleichen sie den Anlagen der Seitenknospen bzw. Seitenwurzeln, die ebenfalls keine Ausgliederungen des Sprossmeristems sind; auch sie entstehen neu. Die Kontinuität beim Übergang des Sprossspitzenmeristems in das Meristem des Blütenstandes und von diesem in das Blütenmeristem ist bei der Veranlagung der neuen Meristeme nicht gegeben. Die Gestalt des Staub- und des Fruchtblattes ist das Ergebnis von jeweils zwei Bildungszentren.¹³ Von einer Homologie von Staub- und Fruchtblatt mit dem Stängelblatt kann nur zum Teil die Rede sein. Die einzelnen Blätter einer Blattrihe vom Keim- bis zum Hochblatt sind homologe Organe. Staub- und Fruchtblatt sind mit den genannten Organen teilhomolog. Ein zweites Bildungszentrum beteiligt sich an ihrer Gestaltung.

Verwandlung der generativen Pflanze

Die Geschichte der Trennung der Geschlechter, gipfend in der Bildung der Pollenkörner und der Embryosäcke, ist lang und lässt sich nicht so schnell erzählen. Sie hängt mit dem von *Hofmeister* (1851) entdeckten Generationenwechsel der Pflanzen zusammen. Die Pflanze wechselt zwischen einer diploiden und einer haploiden Phase. Während der diploiden Phase bildet die Pflanze durch eine Reifeteilung haploide Sporen aus. Diese entfalten sich, und es bilden sich die haploiden Geschlechtszellen. Die Geschlechtszellen verschmelzen miteinander und initiieren die nächste diploide Phase. Um das zu erläutern, müsste ich hier die Lebenszyklen der Lebermoose, der Moose und der Farne in Zusammenhang setzen mit dem Zyklus der bedecktsamigen Pflanze, was den Rahmen dieser Arbeit sprengen würde.

12 Es scheint vielleicht gewagt, von zusätzlichen Meristemen zu sprechen. *Scott et al.* 2004 bestätigen diese Auffassung für die Pollensäcke. Sie schreiben, dass das Ungewöhnliche des Mikrosporangien bildenden Meristems ist, dass es auf den Querschnitten der sich entwickelnden Anthere aus nur einer Zelle, der Archespore, hervorgeht. In der Längsrichtung gibt es natürlich eine Reihe dieser Archesporen, was insgesamt ein ganz schmales Meristem ergibt. Aus den Archesporen gehen die Sporenmutterzellen, das Tapetum und das Endothecium hervor. Die Bezeichnung der Archesporen als Meristem ist dadurch begründet, dass die Anzahl dieser Zellen auf genetisch ähnliche Weise beschränkt wird wie die Zahl der polypotenten Zellen im apikalen Sprossmeristem.

13 Ich habe an anderer Stelle ausgeführt, dass die tatsächliche Situation noch komplizierter ist. Zunächst wird das sporenbildende Gewebe veranlagt, wonach einzelne haploide Sporen sich sofort weiter entwickeln zu den Pollenkörnern bzw. zu den Embryosäcken in den Samenanlagen. Die Staubbeutel sind Sporenbefehälter, die keine Sporen, sondern aus den Sporen hervorgegangene Gametophyten freisetzen. Der «Sporenbefehälter» beim Fruchtblatt ist der Nucellus, in dem in der Regel nur vier Sporen gebildet werden, wovon eine zum Gametophyten (Embryosack) heranwächst. Diese Details sind für die hier durchgeführte Betrachtung nicht notwendig.

Kürzen wir die Geschichte ab und schauen, wo die Pollenkörner gebildet und die Embryosäcke veranlagt werden, dann haben wir es mit den Theken und mit den Samenanlagen zu tun. Diese Organe zeichnen sich durch die Einfachheit ihrer Strukturen aus. Ein Staubblatt bildet in der Regel zwei Theken mit je zwei Pollensäcken aus. Die Samenanlage kann man mit einer kurz gestielten Kapsel (Abb. 15b) vergleichen.

Kunze beschrieb 1978 die für die Bildung der Pollensäcke typischen Entwicklungsschritte.

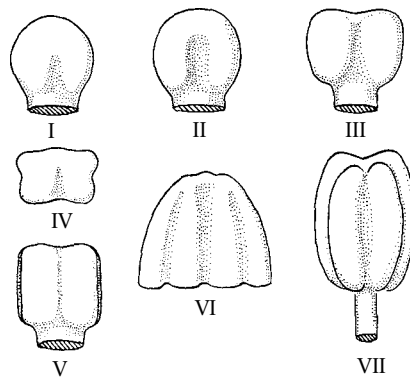


Abb. 16: Bildung der Pollensäcke; I-VII Normaltyp: Staubblattentwicklung von Geißklee (*Cytisus racemosus*) (Zimmerpflanze); I und II Bildung des Randwulstes; III Anlegung der Theken; IV Aufsicht und V Ventralansicht einer etwas älteren Anlage mit beginnender Transversalfurche, dadurch Herausbilden der Pollensäcke; VI Antherenspitze mit noch gemeinsamer apikaler Randzone; VII adultes Staubblatt (*Kunze* 1978)

Sobald die Anlage des Staubblattes sichtbar ist, findet eine gleichmäßige Kräftigung des Bereiches der zukünftigen Pollensäcke statt. Danach wird das seitliche Wachstum stärker gefördert. Dadurch bleibt der zentrale Bereich, wo die zukünftigen Theken miteinander verwachsen sind, flacher. Es entsteht eine mediane Furchung. Anschließend gliedert sich der Rand in eine ventrale und eine dorsale Zone, weil in der Mitte über die gesamte Länge des Randwulstes das Wachstum zurückbleibt. Es entsteht eine transversale Furchung. Mit der medianen Furchung werden die beiden Theken veranlagt, mit der transversalen Furchung die beiden Pollensäcke (zwei pro Theke). Die Pollenkörner beider Theken werden bei den meisten Staubblättern gleichzeitig freigesetzt durch das Aufspringen der Theken entlang der transversalen Furche.

Die Bildung der Samenanlage ist einfacher, es wird nur ein Embryosack pro Samenanlage veranlagt. Zunächst entsteht ein fingerförmiger Vorsatz, an dem anschließend die Integumente veranlagt werden.

Trennung der Geschlechter und organische Entzweigung

Vergleichen wir die Pollensäcke mit den Samenanlagen und vergegenwärtigen uns ihre Entstehungsgeschichte, dann ist klar, dass wir es nicht mit zwei Strukturen zu tun haben, die voneinander abgeleitet werden können. Wir haben es mit einem ähnlichen Phänomen zu tun wie am Anfang, als wir den Wurzel- und den Sprosspol miteinander in Beziehung gesetzt haben. Hier haben wir es unmittelbar mit dem Ergebnis einer organischen Entzweigung zu tun, die Trennung als solche bleibt im Verborgenen. Pollenkorn (Mikrogametophyt) und Embryosack (Makrogametophyt) verhalten sich zueinander wie halbe Pflanzen, wobei das Pollenkorn dem Wurzelpol entspricht und der Embryosack dem Sprosspol. Dieses Verhältnis zueinander spiegelt sich in der Gestalt des Staub- bzw. des Fruchtblattes.

Das Pollenkorn keimt auf der Narbe, anschließend wächst der Pollenschlauch hinunter zur Samenanlage. Auf dem Weg dorthin wird der männliche Gametophyt durch das Gewebe, das den Griffel auskleidet, ernährt. Interessant ist, dass sowohl die Wurzelhaarbildung als auch die Bildung des Pollenschlauches angewiesen sind auf das richtige Funktionieren eines «TIP» genannten Gens (*Schieffelbein / Benfey 1994*).¹⁴

Die Polarität von Frucht- und Staubblatt äußert sich in der Umhüllung der Samenanlagen durch das Fruchtblatt, in der Ernährung des Embryos und damit zusammenhängend in der Bildung von Blattgrün. Beim Staubblatt fällt die Hinfälligkeit auf, das fehlende Blattgrün und die endogene Veranlagung der Pollenkörner. Von dieser Charakterisierung zu der früheren Charakterisierung des Spross- und des Wurzelpoles ist es ein kleiner Schritt. Und die Schlussfolgerung, dass der Staubblattkreis dem Wurzel- und die Fruchtblätter dem Sprosspol entsprechen, liegt nahe. Wir haben es mit einer Spiegelung des Wurzelpoles im Staubblattpol und des Sprosspoles im Fruchtblattpol zu tun, wobei die Grundlage des Staub- und des Fruchtblattes das Blatt ist. Auch wenn der Wurzelpol sich im Staubblattpol spiegelt, so sind die Staubblätter in erster Linie Blattorgan.

Von einer plumpen Verwandlung des einen in das andere Organ, von der Wurzel in das Staubblatt, kann nicht die Rede sein. Ich betone das hier, weil Goethe gelegentlich unterstellt wurde, der Auffassung zu sein, dass bei der Blattmetamorphose buchstäblich das eine in das nächste Blatt verwandelt wird.¹⁵ Mit dieser Betrachtung konkretisiere ich die innere Verwandtschaft,

¹⁴ Bereits früher habe ich auf diese Tatsache hingewiesen (*Schilperoord 2000*). Dort findet sich noch ein weiteres Beispiel von *Ridge (1995)* für die Wachstumsrichtung von Pollenschlauch und Wurzelhaaren.

¹⁵ Die englische Morphologin *Arber (1948, S. 74)* vertrat die Meinung, Goethe habe sich nicht deutlich ausgedrückt, weswegen die Kritik von Jaeger aus dem Jahre 1814 gerechtfertigt gewesen sei.

die Goethe andeutete: «... die beiden Geschlechter werden uns nur zuletzt aus dieser ersten und einfachsten Hervorbringungsart erklärlich werden.»

Der wesentliche Punkt an dieser Stelle der Betrachtung ist die Unterscheidung zwischen den blattbildenden und den geschlechtszellenbildenden Anlagen, die gemeinsam an der Staub- und Fruchtblattbildung beteiligt sind. Staub- und Fruchtblatt sind das Ergebnis von zwei sich gegenseitig durchdringenden Organbildungsprozessen.

Offen bleibt die Frage nach dem Verhältnis von Staub- und Fruchtblatt zum Stängelblatt. Spiegelt sich die organische Entzweiung, die im Staub- und Fruchtblatt zum Ausdruck kommt, in einem unterschiedlichen Verhältnis zum Stängelblatt?

Die Vermutung liegt nahe, dass die Blattspreite Grundlage für das Fruchtblatt und der Blattgrund Grundlage für das Staubblatt ist. Mit dieser Hypothese habe ich mich sehr lange befasst. Sie setzt voraus, dass die Spreite praktisch ohne oder mit stark reduziertem Blattgrund gebildet werden kann. Diese Ansicht fand ich bei *Hagemann* (1984b) bestätigt. Er schrieb: «Because the carpel has lost its vegetative functions, it no longer needs to be exposed, and hence, the leaf base and leaf petiole may be extremely reduced. As a result, the leaf blade comes into close contact with the shoot apical Meristem.» Die Sumpfdotterblume zeigt diese Tendenz im oberen Blattbereich, wo die Spreite noch voll ausgebildet ist und der Stängel die Aufgabe des Blattstieles übernommen hat. Weder im «Strasburger Lehrbuch der Botanik» (1991) noch in Weberlings «Morphologie der Blüten und der Blütenstände» (Weberling 1981) findet allerdings eine eindeutige Zuordnung von Spreite und Blattgrund zu Frucht- und Staubblatt statt, obwohl bei Weberling ausreichend Beispiele gezeigt werden, die die Zuordnung plausibel machen. Der Grund dafür ist die von Weberling ausführlich behandelte These, dass sowohl das Staub- als auch das Fruchtblatt eine gemeinsame Grundlage aufweisen. Beide Organe seien verwandelte Schildblätter. In Nachfolge von Weberling hat Sitte diese These aufgegriffen und im «Strasburger Lehrbuch der Botanik» in etwas veränderter Form wiedergegeben. Sie geht zurück auf die Arbeiten von *Baum* (1949, 1951) und *Leinfellner* (*Leinfellner et al.* 1959), die um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts entstanden. Es standen also zwei sich widersprechende Thesen im Raum, denn wenn das Staubblatt aus der Anlage eines Schildblattes hervorgeht, ist es nicht der Blattgrund, sondern die Spreite, die die Grundlage bildet.

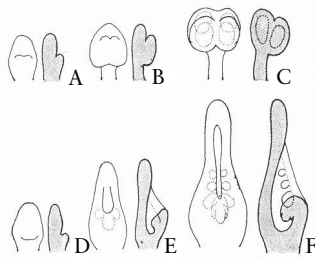


Abb. 17: Ableitung von Fruchtblatt aus der schildförmigen Stängelblattanlage, wie sie von *Weberling* (1981) und *Sitte* (1991) besprochen wurde; Schema der Entwicklung typischer Staubblätter (A–C) und Fruchtblätter (D–F) bei den Angiospermen; Vorderansichten und Längsschnitte (grau) (*Sitte* 1991, teilweise auch nach *Payer*, *Baum* und *Leinfellner*); *Kunze* (1978) wies nach, dass das Stadium A während der Staubblattontogenese nicht auffindbar ist

Kunze (1978) hat sich mit den Arbeiten von *Baum* und *Leinfellner* kritisch befasst und nachgewiesen, dass das postulierte und schematisch dargestellte schildförmige (peltate) Stadium in der Entwicklung des Staubblattes nicht auftritt. Allerdings fanden seine Erkenntnisse nicht den Weg in die Lehrbücher.¹⁶

Zum Schluss bleibt noch auf die innige Verwandtschaft hinzuweisen, die zwischen Kron- und Staubblatt existiert. Es gibt viele Beispiele von Zwischenformen von Kron- und Staubblatt, die zeigen, wie eine Verringerung der Thekengröße oder gar das Verschwinden einer Theke zu einer entsprechenden Vergrößerung des Kronblattanteils führt. Kron- und Staubblatt sind, wie ich es einmal formuliert habe, die zwei Gesichter eines Organs, quasi ein Januskopf in der Blüte.

Verifizierung

Wesentliche Schlussfolgerungen konnte ich bereits 1997 dank Unterstützung von Prof. Froebe in der Zeitschrift «Acta Biotheoretica» veröffentlichen. Seitdem hatte ich immer wieder die Gelegenheit, meine Schlussfolgerungen zu überprüfen und möglichen Einwänden auf den Grund zu gehen. So wollte ich auch meine Ansichten an den Ergebnissen der molekulargenetischen Forschung über die Blütenentwicklung testen und befasste mich in dieser Zeit zum ersten Mal mit dem ABC-Modell der Blütenbildung. Die Molekularbiologen haben sich auf die Hervorrufung von Missbildungen bei Pflanzen spezialisiert und die bekannte Palette wesentlich ausgeweitet. Goethe hat betont, wie wichtig für ihn die unregelmäßige Metamorphose ist, wie seine Beispiele der durchgewachsenen Rose, der durchgewachsenen Nelke und der gefüllten Blüten zeigen. Die erste noch oberflächliche Begegnung mit den Ergebnissen der molekulargenetischen Forschung war insofern beruhigend

¹⁶ Geht man davon aus, dass die Thekenbildung nicht auf das Konto des Blütenmeristems geht, sondern aus einem neuen, eigenständigen Meristem hervorgeht, dann macht man nicht den Fehler, die Theken als Teil der Blattbildung zu interpretieren.

gend, als meine These, dass das Fruchtblatt die Spreite und das Staubblatt den Blattgrund als Unterlage für ihre Bildungen verwenden, nicht widerlegt wurde. Bestätigt wurde die These allerdings auch nicht.

Seit zwei Jahrzehnten wird an den genetischen Grundlagen intensiv geforscht und das ABC-Modell ist inzwischen zum ABCDE-Modell der Blütenbildung erweitert worden. Erstaunlich ist, dass über die Blattbildung relativ wenig bekannt geworden ist. Die genetischen Grundlagen der Gliederung des Blattes in Spreite, Stiel, Blattgrund und Stipeln sind nicht bekannt. Wesentliche Erkenntnisse gab es zur Bildung der adaxial/abaxialen Polarität des Blattes (Oberseite = adaxial, Unterseite = abaxial). Seit der wegweisenden Arbeit von *McConnell* und *Barton* (1998) über die *Phabulosa*-Mutanten, bei denen die Pflanzen nicht mehr in der Lage sind, die Blattunterseite zu bilden, hat es weitere interessante Ergebnisse gegeben. Bei den Vorbereitungen für ein Referat über «Goethes Metamorphose der Pflanzen und die moderne Pflanzengenetik» hatte ich die Möglichkeit, mich vertieft mit den Ergebnissen der Molekularbiologie auseinanderzusetzen (*Schilperoord* 2005).

Inzwischen lässt sich die Blattnatur der Staubblätter auf Grund der adaxial/abaxialen Polarisierung des Konnektivs und des Filamentes nachweisen (*McConnell/Barton* 1998). Für die Polarisierung ist die Pflanze auf eine Vielzahl von Genen angewiesen, die ebenfalls an der Instandhaltung der Polarität bei den Stängelblättern beteiligt sind.

Widerspruch

Hagemann hat eine andere Sicht auf die Natur des Staubblattes als die hier vorgebrachte. Er fasst die Staubblattröhre der Malvengewächse und die Adelprien der Johanniskräuter als Blattorgane auf, die auf ihrer ventralen Seite Sporangien (Stamina) bilden. Bei den alleinstehenden Stamina nimmt er an, dass diese auf der Rückseite eines Blatthockers stehen. Diese Auffassung teile ich nicht, weil in der Ontogenese der einzelstehenden Staubblätter die für das Blatt so typische Dorsiventralität auftritt; auch bei den filamentösen Staubblättern im Bereich des Konnektivs, das die beiden Theken und das Filament miteinander verbindet. Staubblattröhre und der basale Teil der Adelprien entsprechen meiner Ansicht nach einer lokalen Vergrößerung des Blütenbodens. Das ist ein Beispiel für ein Thema, das noch nicht zu Ende diskutiert ist.

Literatur

- Arber, Agnes* (1946): Goethe's Botany. *Chronica Botanica*, Bd. 10, Nr. 2.
Baum, Hermine (1949): Beiträge zur Kenntnis der Schildform bei den Staubblättern. *Österr. Botan. Zeitschrift* 96, H. 3–4, S. 453–466.
Baum, Hermine (1951): Die Bedeutung der diplophyllen Übergangsblätter für den Bau der Staubblätter. *Österr. Botan. Zeitschrift* 99, S. 228–243.

- Bockemühl, Jochen* (1964): Der Pflanzentypus als Bewegungsgestalt. *Elemente d. N.* 1, S. 3–11.
- Bockemühl, Jochen* (1966): Bildebewegungen im Laubblattbereich höherer Pflanzen. *Elemente d. N.* 4, S. 7–23.
- Bockemühl, Jochen* (1967): Äußerungen des Zeitleibes in den Bildebewegungen der Pflanze. *Elemente d. N.* 7, S. 25–30.
- Bockemühl, Jochen* (1970): Staubblatt und Fruchtblatt. *Elemente d. N.* 13, S. 12–24.
- Bowman, John* (Hg.) (1994): *Arabidopsis. An Atlas of Morphology and Development.* New York.
- Goethe, Johann Wolfgang von* (1790): Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha.
- Hagemann, Wolfgang* (1970): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jb.* 90/3, S. 297–413.
- Hagemann, Wolfgang* (1984a): Die Baupläne der Pflanzen. Heidelberg.
- Hagemann, Wolfgang* (1984b): Morphological aspects of leaf development in ferns and angiosperms. In: *White, Richard A., Dickison William C.: Contemporary problems in plant anatomy.* Orlando, Fla.
- Hagemann, Wolfgang, Gleissberg, Stefan* (1996): Organogenetic capacity of leaves: the significance of marginal blastozones in angiosperms. *Pl. Syst. Evol.* 199, S. 121–152.
- Hofmeister, Wilhelm* (1851): Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farne, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig.
- Kuhn, Dorothea* (1964): Goethe, die Schriften zur Naturwissenschaft. Erste Abteilung: Texte, Bd. 10: Aufsätze, Fragmente, Studien zur Morphologie. Weimar.
- Kunze, Henning* (1978): Typologie und Morphogenese des Angiospermen-Staubblattes. *Beitr. z. Biologie der Pflanzen* 54, S. 239–304.
- Leinfellner, Walter* (1959): Petaloid verbildete Staubblätter von *Narcissus* als ein weiteres Beispiel für die Umbildung diplophyller in sekundär schlauch- oder schildförmige Spreiten. *Österr. Botan. Zeitschrift* 107, S. 39–44.
- McCormell, Jane R., Barton, Kathryn M.* (1998): Leaf polarity and meristem formation. *Development* 125, S. 2935–2942.
- Ridge, Robert W.* (1995): Recent development in the cell and molecular biology of root hairs. *Journal of Plant Research* 108, S. 399–455.
- Rutishauser, Rolf, Sattler, Rolf* (1985): Complementarity and heuristic value of contrasting Models in structural botany. *Bot. Jahrb., Syst. Bd.* 107, S. 415–455.
- Schiefelbein, John W., Benfey, Philip N.* (1994): Root development in *Arabidopsis*. In: *Meyerowitz, Elliot M., Somerville, Christopher E.* (Hg.) (1994): *Arabidopsis.* Cold Spring Harbor.
- Schilperoord-Jarke, Peer* (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.
- Schilperoord-Jarke, Peer* (2000): Goethes Metamorphose der Pflanzen und die moderne Pflanzen-genetik. In: *Heusser, Peter* (Hg.): *Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften.* Bern et al.
- Schilperoord, Peer* (2002): Zum Typus des Blattes. Laubblattmetamorphose, Gegenläufigkeit und Verjüngungstendenz, eine kritische Analyse. *Elemente d. N.* 76, S. 61–72.

- Schilperoord, Peer* (2005): Modelling the plant, Goethe and molecular genetics. In: *Harlan, Volker* (Hg.): Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie. Nümbrecht.
- Scott, Rod J., Spielman Melissa, Dickinson Hugh G.* (2004): Stamen structure and function. *The Plant Cell*, Bd. 16, S46–S60, Ergänzungsband. http://www.plantcell.org/cgi/content/full/16/suppl_1/S46.
- Sitte, Peter* (1991): Morphologie und Anatomie der Sprosspflanzen. In: *Sitte, P. et al.*: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Stuttgart.
- Sitte, Peter et al.* (1991): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Stuttgart.
- Steiner, Rudolf* (1926): Das Verhältnis der verschiedenen naturwissenschaftlichen Gebiete zur Astronomie. 9. Vortrag vom 9.1.1921, 2. Aufl. 1983, Dornach, GA 323.
- Steiner, Rudolf, Wegman, Ita* (1925): Grundlegendes für eine Erweiterung der Heilkunst nach geisteswissenschaftlichen Erkenntnissen. Dornach, GA 27.
- Troll, Wilhelm* (1926): Goethes morphologische Schriften. Jena.
- Troll, Wilhelm* (1928): Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.
- Troll, Wilhelm* (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane, Teil 1. Koenigstein/Taunus.
- Troll, Wilhelm* (1939): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane, Teil 2. Koenigstein/Taunus.
- Troll, Wilhelm* (1943): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane, Teil 3. Koenigstein/Taunus.
- Troll, Wilhelm* (1984): Gestalt und Urbild. Gesammelte Aufsätze und Grundfragen der organischen Morphologie. Köln, Wien.
- Weberling, Focko* (1981): Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart.
- Weisstein, Eric W.* (2007): «Cassini Ovals». From MathWorld. A Wolfram Web Resource. <http://mathworld.wolfram.com/CassiniOvals.html>.

Peer Schilperoord
 Hauptstraße 16
 CH 7492 Alvanen Dorf
 schilperoord@bluewin.ch