

Die Trennung der Geschlechter und die Bildung der Blütenorgane – Gestaltungsfreiheit

Peer Schilperoord

Zusammenfassung

Die Blüte ist eine Metamorphose der gesamten vorangegangenen Pflanze. Die generative Vermehrung ist eine Steigerung der vegetativen Vermehrung. Wie ist das gegenseitige Verhältnis dieser beiden Vermehrungsarten? Wie stark durchdringen sie sich in der Blüte gegenseitig? Der Begriff «Plastizität» ist ein Schlüsselbegriff für das Verständnis der Blütenbildung, für das Verständnis der Metamorphose. «Plastizität» steht in einem Spannungsverhältnis zur «Gesetzmäßigkeit». Wie frei sind die Bildungsprozesse, wie frei ist die Pflanze? Die Plastizität ist größer, als in der Regel angenommen.

Im Folgenden wird die Bildung der Sporangien beim Lebermoos *Preissia quadrata*, beim Schachtelhalm *Equisetum arvense*, beim Bärlapp *Huperzia selago*, beim Moosfarn *Selaginella helvetica*, beim Gemeinen Wurmfarne *Dryopteris filix-mas* und bei einigen Angiospermen beschrieben.

Die Blattbildung bei den Blattfarnen und bei den Bedecktsamigen verläuft sehr unterschiedlich. Das Farnblatt wächst in die Form hinein. Das Blatt der Bedecktsamigen bildet alle Grundelemente der zukünftigen Blattform in einer sehr frühen Phase aus, danach entfaltet sich diese Anlage. Dieser Unterschied macht sich in der größeren Gestaltungsfreiheit der Bedecktsamigen bemerkbar.

Von Andreas Suchantke stammt die These der Verjüngung als zentralem Prozess der Metamorphose. Die Plastizität der Metamorphoseprozesse ist meiner Meinung nach größer, als Suchantke annimmt. Die Verjüngungsthese wird analysiert, als Alternative wird die These der gesteigerten Plastizität vorgeschlagen.

Summary

The flower is a metamorphosis of the entire preceding plant. Its generative reproduction is an intensification of its vegetative reproduction. What is the reciprocal relationship of these two kinds of reproduction? How strongly do they interpenetrate one another in the flower? The concept 'plasticity' is a key concept for understanding flower formation and metamorphosis. The relationship between 'plasticity' and 'conforming to principle' is one of contrast. How free are the formative processes; how free the plant? In the following the formation of sporangia is described for the liverwort *Preissia quadrata*; the horsetail *Equisetum arvense*, the fir clubmoss *Huperzia selago*; the Swiss clubmoss *Selaginella helvetica*; the male fern *Dryopteris filix-mas* and selected angiosperms. What is the relationship of the leaf to sporangia formation?

Leaf formation in ferns and angiosperms takes place very differently. The fern leaf grows inwardly into its form. All the basic elements of the future form of an angiosperm leaf are formed at a very early stage after which the

primordium enfolds. How does this difference influence the formative freedom of angiosperms?

The theory of juvenilisation as a central process of metamorphosis originates from Andreas Suchantke. In my opinion, the plasticity of metamorphic processes is greater than Suchantke assumed. The juvenilisation theory is re-examined and a theory of intensified plasticity is suggested as an alternative.

In meinen bisherigen Arbeiten habe ich mich mit den Angiospermen befasst und versucht, ihre Bildsamkeit nachzuvollziehen. Diese Arbeiten (*Schilperoord* 1997, 2000, 2002, 2007) führten: zu einer Erweiterung der Grundorgantheorie; zur Betonung der vegetativen *und* der generativen Grundorgane; zur Hervorhebung der Rolle der Polarität in der Pflanzenbildung; zum Studium der Blattmetamorphose im Kontext der ganzen Pflanze. Diese Arbeiten führten mich zu der bis jetzt nur von mir vertretenen Ansicht, dass der Blattgrund des Stängelblattes die Grundlage für das Staubblatt und die Blattspreite jene für das Fruchtblatt abgibt (präziser: der Blattgrund verbindet sich mit dem Impuls zur Bildung der Mikrosporangien, die Spreite mit jenem zur Bildung der Makrosporangien). Damit sind wir bei der Trennung der Geschlechter und der Bildung der Blütenorgane angelangt. Man könnte erwarten, dass jetzt die Bildung der Geschlechtszellen das Hauptthema ist. Das ist nicht der Fall, es wird nicht dargestellt, wie innerhalb der Pflanzengruppen eine fortwährende Reduktion der Gametophyten stattgefunden hat, nein es geht mir vor allem um die Bildung der Sporangien. Bei den Bedecktsamigen findet die Bildung der Geschlechtszellen innerhalb der Mikro- und Makrosporangien statt. Die Trennung der Geschlechter äußert sich nicht nur in der Gestalt der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, sie äußert sich auch in der Gestalt der Mikro- und Makrosporangien und in der Gestalt der Staub- und Fruchtblätter. Die Wechselwirkung zwischen Blatt- und Sporangienbildung, die bei den Bedecktsamigen im Zeichen der Trennung der Geschlechter steht, ist Gegenstand dieser Arbeit.

Sporangienbildung

Die Sporangienbildung ist für die verschiedenen Pflanzengruppen schon seit langem untersucht und beschrieben. Hier interessiert uns die Frage, wo die Sporangienbildung stattfindet. Im Sinne der erweiterten Grundorgantheorie¹ sind sowohl die Sporangien als auch die Gametangien als auch

1 Die Grundorgantheorie ist stark von Wilhelm Troll geprägt. Er unterschied bloß drei Grundorgane: Blatt, Sprossachse und Wurzel. Julius Sachs bezeichnete zusätzlich die Organe der generativen Vermehrung als Grundorgane (Gametangien, Sporangien). Die Gliederung der Wurzel in Wurzelachse (der Sprossachse entsprechend) und Wurzelorgan mit Haube und Rhizodermis (dem Blatt entsprechend) führt zur Unterscheidung von vier statt drei vegetativen Grundorganen (*Schilperoord* 1997, 2007).

Sprossachse und Blatt Grundorgane. Die Sporangien und Gametangien gehen aus eigenen Meristemen hervor, sie entspringen nicht direkt dem apikalen Spross- oder dem Blattmeristem. Sie sind keine Bildungen eines vegetativen Organs, auch wenn sie an vegetativen Organen auftreten. Sie sind eigene Organe mit eigenen Meristemen.

Wie sieht die Wechselwirkung zwischen der Sporangienbildung und der Bildung der vegetativen Organe aus?

Preissia quadrata, Quadratkopf-Lebermoos: Bei diesem Lebermoos bildet der haploide Gametophyt zwei verschiedene Schirmchen aus. Das kürzere, ca. zwei Zentimeter hohe Schirmchen bildet in seinem Hut, in den Antheridien, die männlichen Geschlechtszellen. Diese Geschlechtszellen werden von Wassertropfen, die auf den verschleimenden Hut fallen und zerstäuben, hinaufgetragen zu der Unterseite der weiblichen Schirmchen. Hier befruchten sie in den Archegonien die weiblichen Geschlechtszellen. Es bildet sich der diploide Sporophyt. Dieser besteht lediglich aus einem Fuß, einem kurzen Stiel und der Sporenkapsel. In der Kapsel findet die Reifeteilung statt. Sobald die Sporen reif sind, springt die Kapsel auf. Aus den Sporen gehen wiederum die haploiden Thalli hervor.



Abb. 1: *Preissia quadrata* (Scop.) Nees (Quadratkopfmoss); Thalli mit Archegonien- und Antheridienträgern. Die Archegonien befinden sich auf der Unterseite der lang gestielten Hütchen. Im Oval rechts, die Träger der Antheridien auf ein bis zwei Zentimeter hohen Stielchen.



Abb. 2: *Preissia quadrata* (Scop.) Nees (Quadratkopfmoos); Thallus mit Antheridienträger. Die Antheridien befinden sich in der Oberseite des Hütchens.



Abb. 3: *Preissia quadrata* (Scop.) Nees (Quadratkopfmoos). Nach der Befruchtung wächst der kurz gestielte Sporangienträger mit der Sporangienkapsel aus dem Archegonium heraus. Die Kapsel ist reif.

Bei den Moosen und Lebermoosen ist die haploide Phase die vorherrschende. Der Gametophyt prägt am stärksten das Erscheinungsbild. Bei den Farnegewächsen im weiteren Sinne, wozu ich hier auch die Schachtelhalmgewächse und Moosfarne rechne, ist die diploide Phase vorherrschend.

Equisetum arvense, *Ackerschachtelhalm*: Aus den unterirdischen Rhizomen gehen im Frühjahr die bekannten oberirdischen, regelmäßig gegliederten und verschachtelt wirkenden Sprosse hervor. Der Ackerschachtelhalm hat diese Sprosse im Herbst veranlagt. Sie brauchen im Frühling nur noch hinaufzuschießen. Die Blätter sind klein, schuppenförmig und gehen gemeinsam aus einer ringförmigen Anlage hervor. An der Basis sind sie miteinander verwachsen. Die Blattspitzen scheiden ein Sekret aus. Jeder Blattwirtel umhüllt eine Wachstumszone, ein interkalares Meristem. Das Wachstum der Sprossachse verteilt sich somit über verschiedene Meristeme, deshalb können die Sprosse sehr schnell emporwachsen.²

Die zapfenförmigen Sporophyllstände bleiben ohne Blattgrün und verwelken nach der Sporenbildung sehr rasch.

Sporangienbildung und Blattbildung sind beim Schachtelhalm auf eigenartige Weise miteinander verwoben. Die Blüte (oder der Sporophyllstand) weist wie die Blätter eine wirtelige Organisation auf. Die Sporophylle sehen wie einbeinige Tischchen aus, an deren Unterseite ringsherum einer Anzahl von Sporensäcken sind. An der Basis des Sporophyllstandes befindet sich eine ringförmige Verdickung, Annulus genannt. Der Annulus ist ein Wirtel, in dem die Blattbildung bereits zurückgenommen ist, die Veranlagung als Ring bleibt beibehalten und die Sporangienbildung kündigt sich an. Diese Übergangsregion hat Ähnlichkeiten mit der Übergangsregion zwischen dem Blatt- und dem Blütenbereich der Angiospermen. Diese Übereinstimmung fiel *Goebel* 1901³ auf.

2 Das Stängelwachstum der Gräser verläuft nach dem gleichen Prinzip.

3 *Goebel* (1901, S. 681): «An der Basis der Equisetumblüten findet sich ein Blattwirtel, welcher sowohl von den vegetativen Blättern als von den Sporophyllen verschieden ist, der «Annulus», der übrigens gelegentlich in die Sporophyllbildung hineingezogen wird. Die Frage, ob diesem Gebilde eine funktionelle Bedeutung zukomme, scheint, soweit ich sehen kann, nicht aufgeworfen worden zu sein. Es besitzt aber eine solche unzweifelhaft, und zwar im Knospenzustand der Blüte. Die Sporangien sind ... sämtlich dadurch geschützt, dass sie unter den schildförmigen Ausbreitungen der Sporophylle verborgen sind. Die unteren Sporangien der untersten Sporophyllreihe würden dagegen frei liegen. Sie schützt der «Annulus», welcher so ausgebildet ist, als ob man mit einer plastischen Masse die unterste Sporophyllreihe abgeschlossen hätte, er passt genau in die Vorsprünge der Sporophylle und lässt sich also durch seine Funktion der der Blütenhülle resp. des Kelches der höheren Pflanzen vergleichen.»

Missbildungen treten bei Schachtelhalmen häufig auf. Die missgebildeten Halme sind beim Ackerschachtelhalm leicht an der schrägen Stellung der Sporophyllstände zu erkennen. Die Missbildungen mit ihren Übergangsformen zeigen eine kontinuierliche Reihe von den Wirtelblättchen über den Ring (Annulus) bis zu den Sporophyllen. Sichtbar ist auch, dass die Sporangien-säcke gebildet werden, nachdem Teile des «Tischchen» bereits vorhanden sind. Die Sporophylle sind partiell homolog zu den Wirtelblättchen.

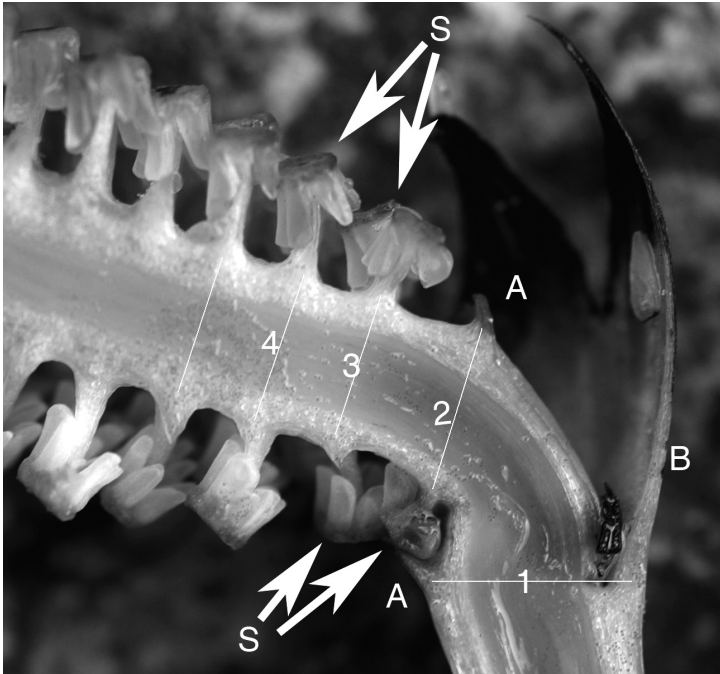


Abb. 4: *Equisetum arvense* L. (Ackerschachtelhalm). Längsschnitt durch einen missgebildeten Sporophyllstand. Die Missbildung bezieht sich auf die unteren Wirtel (1 und 2). Bei 1 gibt es Übergänge von den Mikrophyllen bis zum Annulus und bei 2 vom Annulus bis zu den Sporophyllen. S: Sporophylle mit Sporangiensäcken; A: Annulus; B: Blattwirtel; die Zahlen 1–4 und die dazugehörigen Linien zeigen die Lage der einzelnen Wirtel.



Abb. 5: *Equisetum arvense* L. (Ackerschachtelhalm). Übergangsformen zwischen Sporophyllen und Annulus. Bei den Übergangsformen bilden sich zunächst auf der unteren Seite Ansätze von Sporangiensäcken und auch einzelne Säcke. Die Sporangien sind noch nicht reif, die grünliche Sporenmasse schimmert durch. Teile des letzten Blattwirtels wurden entfernt.

Meine Beobachtungen und Überlegungen bestätigen die Ergebnisse von C. N. Page (1972). Er hat eine ausführliche Arbeit über die Morphologie des Sprosses und des Sporangienstandes der Schachtelhalmgewächse verfasst. In dieser Arbeit konnte er an Hand vieler verschiedenartiger Missbildungen nachweisen, dass die Sporophylle mit Recht *Sporophylle* (Sporenblätter) heißen und nicht *Sporangiophoren* (Sporangienträger). Sporangiphoren sind gestielte Sporangien tragende Organe.⁴ Die Arbeit von Page zeigt, wie

4 Es ist ein interessantes Phänomen, dass eindeutig identifizierte morphologische Strukturen manchmal auf Grund theoretischer Überlegungen zur Evolution des betreffenden Organs anders interpretiert werden. Stewart und Rothwell (1993, S. 188) und auch Kadereit (2002, S. 732) bezeichnen die Sporophylle als Sporangiphoren. Bei Stewart und Rothwell hat die Telomtheorie Zimmermanns (Stewart/Rothwell 1969, S. 103) den Vortritt. Diese Theorie besagt, dass Blätter in der Evolution aus achsenartigen gabeligen Auswüchsen hervorgegangen sind. In der Begriffsbildung wird dann das Achsenartige betont. Page hält diese Ableitung zwar für plausibel, bei ihm haben die gabeligen Auswüchse aber bereits Blattcharakter. Page schaut auf das Endergebnis einer Evolutionsreihe und stellt hier die Blattnatur des Stieles und den zentralen Teil der Tischplatte fest. Bei Page findet sich eine Übersicht aller Theorien zur Interpretation der Morphologie der Sporophyllstände.

Sporangienbildung und Blattbildung zusammen zu einem neuen Organ führen können.

Dryopteris filix-mas, Gemeiner Wurmfarne: Beim Gemeinen Wurmfarne entstehen die Sporangienhäufchen an ausgewachsenen Blattwedeln. Offenbar sind bestimmte Stellen im Blatt noch fähig, neue Organe zu bilden. Auffallend ist die zeitliche Distanz zwischen dem Erlöschen des Blattrandmeristems und der Initiierung des sporenbildenden Meristems. Beim Wurmfarne sind die Sporangienhäufchen zunächst durch einen Schleier, Indusium genannt, von der Außenwelt abgeschirmt.



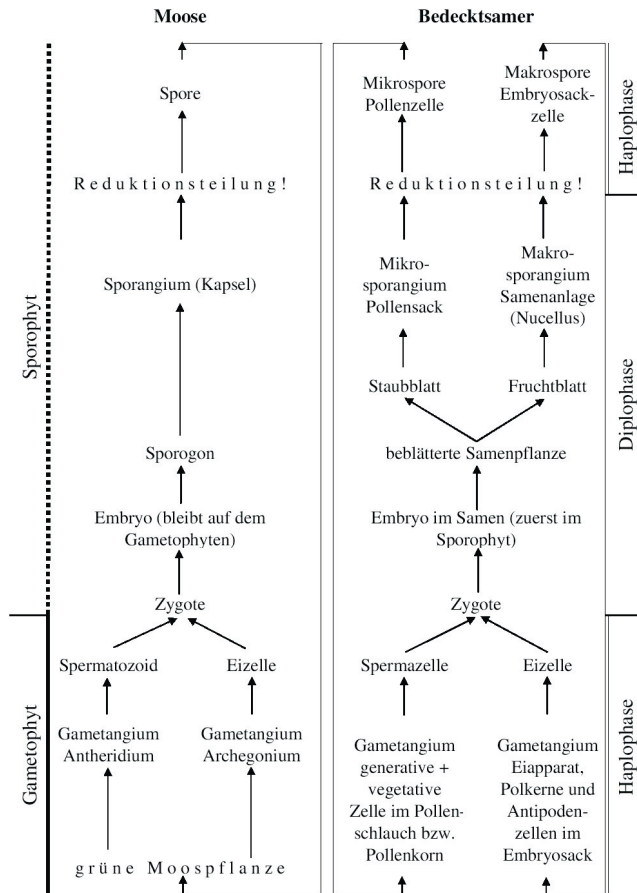
Abb. 6: *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (Gemeiner Wurmfarne); Teil eines Blattwedels, von unten gesehen. Die Sporangienhäufchen sind vor der Reife noch mit einem Schleier bedeckt.

Huperzia selago, Tannenbärlapp: Die Bärlappgewächse sind in unseren Breiten kleine, die kalte Jahreszeit überdauernde, grün bleibende Pflänzchen. Das Freisetzen der Sporen kann recht spät, im Oktober stattfinden. Dies habe ich so an *Lycopodium annotinum* (Gewöhnlicher Berg-Bärlapp) beobachtet. Bei *Huperzia* bilden sich die Sporangien auf der Oberseite an der Basis der nadelförmigen Blättchen. Beim Gewöhnlichen Berg-Bärlapp unterscheiden sich die Sporophylle deutlich von den sterilen Blättern. Sie sind breiter und umfassen die nierenförmigen Sporangien, die am Blatt inseriert sind. Dazu bilden diese Sporophylle noch keilförmige Verlängerungen aus, die den Raum zwischen den sich darunter befindenden Sporangien auffüllen (Goebel, 1901).



Abb. 7: *Huperzia selago* (L.) Schr. et Mart. (Tannenbärlapp). Sporophyllstand mit im oberen Bereich in den Blattachseln Sporangien, im unteren Bereich die leeren Sporangien des vorangegangenen Jahres. Unterhalb der Mitte rechts und oben rechts Blatt mit * markiert Blütenknospen.

Selaginella helvetica, Schweizerisches Moosfarn: Bei *Selaginella* entspringen die Sporangien der Blattachsel des Sporophylls. Wie bei den Bärlappen werden die Sporangien angelegt, solange die Sporophylle noch verhältnismäßig klein sind. Das Besondere beim Schweizer Moosfarn ist die Bildung von Mikro- und Makrosporangien (Heterosporie). Die Sporen keimen bereits in den Sporangien und bilden dort die Mikro- und Makrogametophyten und die Geschlechtszellen in den Gametangien. Die Befruchtung findet in den Makrosporangien statt. Innerhalb der Mikro- und Makrosporangien werden also verschiedene Entwicklungsstadien durchlaufen. Bei den Angiospermen erhält diese Entwicklungsrichtung nochmals eine Steigerung. In Schema 1 (leicht verändert nach Kadereit 2002) sind die verschiedenen Entwicklungsphasen für Moose und Blütenpflanzen nebeneinander gestellt.



Schema 1: Schemata der Generations- bzw. Phasenwechsel bei Moosen und Bedecktsamern, verändert nach Strasburger, Lehrbuch der Botanik (Kadereit 2002). Im Schema der Bedecktsamer sind die Begriffe zusätzlich um die bei Moosen verwendeten ergänzt. Die eingebürgerten Bezeichnungen Pollensack, Samenanlage, Pollenzelle, Embryosackzelle erschweren den Vergleich mit den Moosen und Farnen. Die sprachliche Verwirrung ist entstanden, weil der Generationswechsel erst entdeckt wurde, nachdem die Organe der Bedecktsamigen bereits benannt waren. Eine nachträgliche Vereinheitlichung der verwendeten Begriffe wurde in den Lehrbüchern nicht vollzogen, was den Vergleich erschwert. Bei den Farnen hat man es anstelle des erwähnten (Moos)Sporogons mit einer beblätterten Pflanze zu tun, wobei die gebildeten Sporangien homospor (*Huperzia*, *Dryopteris*) oder heterospor (*Selaginella helvetica*) sein können. Es ist nicht gleichgültig, welche Begriffe man verwendet und ob man von Generations- oder von Phasenwechsel spricht. Der Begriff Generationswechsel weist auf den Wechsel zwischen Sporophyt und Gametophyt hin, der allerdings nur bei den Moosen und Farnen offensichtlich ist. Bei den Angiospermen tritt äußerlich, mit Ausnahme des Pollenkorns, nur der Sporophyt in Erscheinung. Praktisch die gesamte Entwicklung läuft in und an dem Sporophyten ab. Hier ist es angebrachter, von einer Diplo- und einer Haplophase zu reden, weil die Gametophyten nicht als selbständige Organismen wahrgenommen werden.

NB. Die Schemata berücksichtigen nicht, ob die Sporo- bzw. Gametophyten ein- oder zweihäusig sind.

Bis jetzt habe ich einige wenige Beobachtungen über die Bildung der Sporangien und Sporophyllen zusammengetragen.⁵ Es gibt mehrere Möglichkeiten, wie Sporangien und Blätter eine Beziehung eingehen können: die Bildung von Sporangien in Blattachseln (*Selaginella*) bzw. an der Basis der Sporophylle (*Huperzia*); weiter die Bildung an ausgewachsenen Blättern (*Dryopteris*) und die Integration von Blatt- und Sporangienbildung (*Equisetum*).⁶ Die Pflanze hat die Freiheit, auf unterschiedliche Art die Beziehung zwischen Sporangien- und Blattbildung zu gestalten, wobei die Freiheit nicht soweit geht, dass an Mikrophyllen Sporangienhäufchen entstehen oder sich in den Achseln von Makrophyllen Sporangien bilden.

Das Besondere der Angiospermen ist, dass sie für die Bildung der Mikrosporangien (Pollensäcke) auf die Integration des sporen- und blattbildenden Gewebes setzen. Die Makrosporangien (Nucelli), die von den Integumenten umhüllt sind, lässt die Pflanze aus der Blattfläche heraus entstehen.⁷ Die Veranlagung der Makrosporangien an den Sporophyllen (Fruchtblättern) geschieht in einem sehr frühen Stadium der Sporophyllbildung, wesentlich früher als bei den Blattfarnen.

Entwurfphase

In dem Aufsatz «Urbildliche Phasen der Entwicklung höherer Pflanzen» beschreibt Bockemühl (1983) vier Phasen oder Entwicklungsschritte, in denen sich Allgemeines, Urbildliches ausdrückt. Er nennt diese Phasen: Impulsphase, Entwurfphase, Phase der Entfaltungsbewegung und Formphase. Auf das Blatt bezogen:

«Die erste Phase besteht im Auftreten des Impulses, der die Entwicklung des neuen Blattes einleitet. In der zweiten Phase entsteht noch im Verborgenen und nicht auf die Umgebung bezogen ein erster Entwurf der Form, in dessen Grenzen sich die weitere Entwicklung vollzieht. Die dritte Phase besteht in der Entfaltungsbewegung, in der sich das Blatt ausbreitet und auf seine Umgebung einstellt ... In der vierten Phase befestigt sich das Blatt in seiner endgültigen Form.»

Anschließend beschreibt Bockemühl diese vier Entwicklungsphasen für die Blüten- und Samenbildung und für die Bildung der ganzen Pflanze. Das Besondere an der Wortwahl Bockemühls ist die damit verbundene Charakterisierung. Es macht einen Unterschied, wenn man die Phasen bezeichnet

5 Für ausführlichere Beschreibungen verweise ich auf die Fachliteratur.

6 Die Auflistung der Bezugsmöglichkeiten ist nicht vollständig. So ist noch die Bildung von Sporangien am Blattrand bei fortgeschritteneren Farnfamilien zu erwähnen. Aber auch dann ist die Liste noch nicht vollständig.

7 Der Nucellus bildet zusammen mit den Integumenten die Samenanlage.

als: Ausgliederungsphase, Phase der primären Morphogenese, Phase der sekundären Morphogenese und schlussendlich Phase der Histogenese, die zur Differenzierung und zum Dauergewebe führt und somit zur endgültigen Gestalt (*Hagemann* 1970). In der Ausgliederungsphase findet eine Fraktionierung des apikalen Meristems statt, das Blattmeristem wird ausgegliedert. Während der primären Morphogenese werden die Glieder des Blattes veranlagt. Während der sekundären Morphogenese werden die Proportionen der veranlagten Glieder bestimmt.

Hagemann bleibt mit seinen Beschreibungen bei den Phänomenen, Bockemühl hat mehr Distanz zu den morphologischen und histologischen Tatsachen, er konzentriert sich auf die Charakterisierung der Geste der Bildungsabläufe.

Im Folgenden soll die Entwurfphase genauer betrachtet werden, ohne bei den Bedecktsamigen stehen zu bleiben. Die kurze Entwurfphase, die so charakteristisch für die Angiospermen ist, tritt bei den Blattfarnen nicht auf. Das Blatt wächst terminal, es wächst an den Rändern.⁸ Die Gestaltung geht vom plastisch tätigen Rand aus. Hier befindet sich die Zone der primären Morphogenese. Die Randmeristeme können sich gliedern und so zu einer Fiederung führen. Wer kennt nicht die Bilder der «ausrollenden» Farnblätter? Wie kann man diese Art des Wachstums charakterisieren? Bei den Blattfarnen wächst das Blatt in seine definitive Form hinein. Von einer Entwurfphase, in der sämtliche Glieder des zukünftigen Blattes veranlagt werden, kann nicht die Rede sein.

Ganz anders verhält sich das Wachstum der Bedecktsamigen. Das neue Element bildende terminale Wachstum hört mit wenigen Ausnahmen relativ schnell auf. Bei großen Blättern, zum Beispiel bei jenen von *Angelica sylvestris* (Engelwurz), hört das plastische Wachstum bei einer Größe von 15 Millimeter auf, bei jenen von *Aquilegia* bei einer Größe von knapp einem Millimeter. Bei *Pteridium aquilinum* (Adlerfarn) ist dagegen bei einer Länge von vier Zentimeter erst ein Teil der Blattachse vorhanden, von der Spreite ist noch nichts zu sehen.

8 Ich verwende hier den Begriff Farnblatt im üblichen Sinne, wie wenn man das Farnblatt eins zu eins mit einem Angiospermenblatt vergleichen kann. Bei genauerem Hinschauen stellt man aber fest, dass das so nicht möglich ist. Die Begriffe Blatt und Sprossachse, so wie man sie an den Bedecktsamigen gebildet hat, können nicht ohne weiteres auf die Farngewächse übertragen werden. Das Farnblatt hat auch Sprosscharakter und der Farnspross hat Blattcharakter (*Hagemann* 1976). Auf diese für das Verständnis beider Gruppen sehr wichtigen begrifflichen Differenzierungen verzichte ich hier. Der Kormusbegriff, der eng verknüpft ist mit der Grundorgantheorie, braucht eine eingehendere kritische Analyse. Der Begriff verschleiert viel und erhellt wenig.

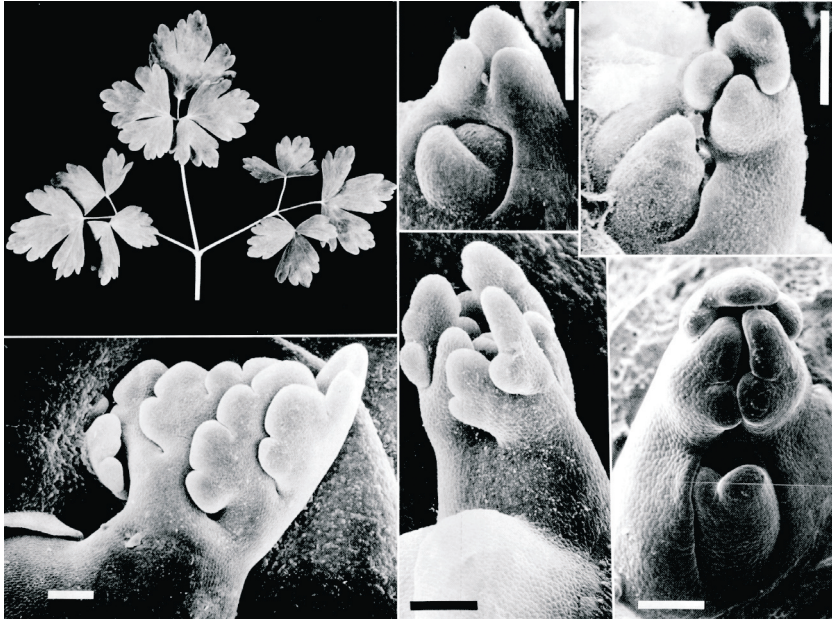


Abb. 8: *Aquilegia vulgaris* (L.) (Gemeine Akelei). Links: Teil eines ausgewachsenen Blattes. Übrige Bilder: Stadien der Entwurfphase (primäre Morphogenese). Balken: 100 μm . Bilder Hagemann/Gleissberg 1996



Abb. 9: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Adlerfarn). Teil eines unterirdischen Sprosses mit unten rechts der Rhizomspitze und etwas versetzt, aufsteigend dem sich entwickelnden Blatt, das noch nicht aus der Erde rausschaut. Links die Reste des vorangegangenen Blattes. Die Blattanlage ist ca. vier Zentimeter hoch.

Das plastische Wachstum ist bei den Bedecktsamigen in dieser frühen Phase der Blattbildung nicht auf das terminale Ende beschränkt (akroplastes Wachstum), sondern neue Glieder können auch in Richtung der Basis (basiplastes Wachstum) oder von der Mitte der Anlage ausgehend zur Spitze und zur Basis hin (pleuroplastes Wachstum) veranlagt werden. Wir sehen also eine Beschränkung der Dauer des plastischen Wachstums, dafür aber eine Steigerung der Plastizität, weil das plastische Wachstum nicht mehr auf den Rand beschränkt bleibt und in verschiedene Richtungen hin Neues entstehen kann. Dank dieser Bildsamkeit wird die endgültige Blattform sehr früh in der Entwicklung in den Anlagen sichtbar. Halten wir fest, dass die Blattform bei den Bedecktsamigen bereits am Anfang der Entwicklung als Entwurf in der Anlage sichtbar wird. Bei den Blattfarne kommt die Blattform erst am Ende der Blattentfaltung zur Geltung. Daraus ergibt sich ein anderer Bezug zu der Zeit. Das Spätere (die endgültige Form) ist bereits in seinen Umrissen sehr früh als Entwurf, als Vorblick auf die Gestalt (Bockemühl 1983) erkennbar. Diese Qualität der Entwurfphase kennen die Blattfarne nicht. Sogar der nacktsamige *Ginkgo biloba* lässt seine Laubblätter terminal wachsen (Goebel 1932).

Man könnte meinen, dass die Entwurfphase mit der Fähigkeit zusammenhängen könnte, Schuppen zu bilden. Die Schuppenbildung lässt sich als eine Hemmung der Veranlagung der Spreite während der primären Morphogenese, während der Entwurfphase, verstehen. Einige wenige Farne, zum Beispiel *Matteuccia struthiopteris* (Straußfarn), können aber auch ohne Entwurfphase Schuppen bilden. Die Schuppenbildung bei den Farnen führt aber nicht zur Knospenbildung. Bevor die Spreitenbildung einsetzt, hört das Wachstum auf. Eine Entwurfphase liegt nicht im Bereich der Möglichkeiten der Farne.

Mit dem Entwurf sind die Gestaltungsmöglichkeiten aber noch nicht erschöpft. In der dritten Phase, nach Hagemann die Phase der sekundären Morphogenese oder nach Bockemühl jene der Entfaltungsbewegung, hat die Pflanze die Freiheit, die veranlagten Glieder unabhängig voneinander zu fördern. So kann die Stielbildung gefördert werden und die Blattgrundbildung praktisch unbetont bleiben, oder die Spreite rückt direkt an die Sprossachse heran, während die Stielbildung unterbleibt. Der Entwurf legt die definitiven Proportionen der veranlagten Glieder nicht fest, es folgt eine zweite Stufe der Bildsamkeit. Auch Blattfarne kennen eine sekundäre Morphogenese. Diese beschränkt sich auf den terminalen Wachstumsbereich. Die im Vergleich zu den Blattfarnen enorm gesteigerte Bildsamkeit der Bedecktsamigen macht es möglich, dass sie sich fast nach Belieben gestalten können.

Nach den Stängelblättern soll nun die Plastizität der Blütenbildung angeschaut werden. An der Stelle eines Blattes findet sich hier auf engstem

Raum eine ganze Reihe von Anlagen. Die Nähe der Anlagen untereinander begünstigt ihre Verschmelzung. Dazu kommt noch die Plastizität der Achsenbildung, die wir bisher nicht thematisiert haben, die aber ebenfalls ein außerordentliches Gestaltungspotential enthält. Stellen wir uns vor, was passieren könnte, wenn während der Phase der primären Morphogenese, also während der Entwurfphase, der Impuls zur Sporangienbildung wirksam würde? Was passiert bei der Staub-, was bei der Fruchtblattbildung? Der Impuls zur Sporangienbildung tritt in der Staubblattontogenese früher auf als in der Fruchtblattontogenese. Für beide Organe braucht es zunächst den Impuls zur Blattbildung, erst dann wird die Sporangienbildung initiiert.

Beim Staubblatt haben wir eine ähnliche Situation wie beim Schachtelhalm⁹, nur dass die Sporangien nicht an der Unterseite einer Tischplatte inseriert sind, sondern in der Fläche der Blattanlage veranlagt werden (Kunze 1978, Schilperoord 2007). Sie sind in die Fläche integriert. Die Vielfalt der Staubblattformen beruht weniger auf der Gestaltungsfreiheit der Sporenkapselbildung (in der Regel gibt es zwei Theken mit zwei Pollensäcken) als vielmehr auf den Gestaltungsmöglichkeiten des Blattteils.

Eine Besonderheit der Angiospermen ist die enge Verwandtschaft von Kronen- und Staubblatt. Das BC-Modell der molekularen Biologie (Litt 2007)¹⁰ hat diese Ansicht bestätigt. Die Verwandtschaft ist so eng, dass ich den Vergleich gewagt habe, wir haben es «mit einem Organ mit zwei Gesichtern» zu tun. Betont die Pflanze den Blattaspekt, dann bilden sich Kronenblätter, betont die Pflanze die Sporangien- seite, dann bilden sich Staubblätter (Schilperoord 2000).

Es ist bezeichnend, dass gerade die Sporophylle der Schachtelhalmgewächse mit ihrem rhizomartigen Konstruktionstypus, der dem Konstruktionstypus der Wurzel ähnlich ist, so viele Ähnlichkeiten mit den Staubblättern aufweisen. Die oberirdischen Sprossen behalten den Typus des Rhizoms bei, die schuppenähnlichen Blättchen ändern sich kaum. Sie haben Ähnlichkeiten mit Knospenschuppen bzw. Kelchblättern. In der Blüte der Bedecktsamigen sind es die Staubblätter, die die schuppenförmige Gestalt des Blattgrundes als Grundlage haben. Ich habe 2007 hingewiesen auf eine Verwandtschaft des Staubblattpoles mit dem Wurzelpol der vegetativen

9 Diese Aussage ist morphologisch und nicht phylogenetisch gemeint.

10 Das Blütenmodell der molekularen Genetik ist besser bekannt als ABC-Modell. Amy Litt macht in einer Arbeit darauf aufmerksam, dass die A-Funktion für *Cruciferae* zwar nachgewiesen ist, es sich aber anscheinend um eine Ausnahme handelt und das Blütenmodell, das an Hand von Beobachtungen am Löwenmäulchen gewonnen wurde und mit den Funktionen B und C beschrieben werden kann, universeller ist. B steht für die Schlüsselgene, die sowohl in dem Kronen- als auch in dem Staubblattkreis exprimiert werden, C steht für eine Klasse von Schlüsselgenen, die im Staubblattkreis und Fruchtblattkreis exprimiert werden.

Pflanze. Bei den Schachtelhalmen, die im Vergleich zu den Blattfarnen insbesondere das Wurzelhafte betonen, treten «staubblattähnliche» Sporphylle auf.¹¹

Der Fruchtblattpol weist dagegen eine größere Verwandtschaft zum Sprosspol der vegetativen Pflanze auf. Dazu passend ist, dass die Sporangienbildung bei den genannten Blattfarnen die Verhältnisse beim Fruchtblatt spiegelt. Beim Fruchtblatt haben wir die Situation, wie für *Dryopteris* beschrieben, mit dem Unterschied, dass der Impuls zur Sporangienbildung noch in die Entwurfphase des Fruchtblattes fällt. Ebenfalls bemerkenswert ist, dass bei *Dryopteris* die Sporangien reif werden, nachdem die sekundäre Morphogenese abgeschlossen ist. Beim Fruchtblatt der Angiospermen setzt die sekundäre Morphogenese nach der Befruchtung ein. Wir haben es also mit einer Verschiebung des Entwicklungsrhythmus zu tun. Die Entwurfphase erstreckt sich von der Fruchtblattbildung bis zur Embryogenese und zur Samenbildung. Es ist offensichtlich, dass damit die Gestaltungsmöglichkeiten zunehmen.

Dazu kommen die bekannten Erneuerungen der Angiospermenblüte: erstens die Bildung von Narbe und Griffel und zweitens die Bildung der Kronenblätter. Der Weg, den der Pollenschlauch für die Befruchtung überbrücken muss, ist durch die Bildung der Narbe und des Griffels im Vergleich zu den Nacktsamigen wesentlich verlängert. Somit kann eine Reihe von Selektionsmechanismen die Befruchtung einer Art erleichtern oder erschweren.

Diskussion: Suchantkes Verjüngungsthese

Andreas Suchantke (2002) geht in seinem Buch «Metamorphose – Kunstgriff der Evolution» ausführlich auf die Blütenmetamorphose ein. Er befasst sich seit Jahren regelmäßig mit diesem Thema (Suchantke 1982, 1990). In der Auseinandersetzung mit den Übergängen zwischen dem Laubblatt- und dem Blütenbereich konnte Suchantke (1982) in seinen Ausführungen zeigen, wie der Blattgrund die Grundlage für die Kelch- und die Kronenblätter abgibt. Weiter befasst er sich in dieser Arbeit mit den Ergebnissen von Bockemühl (1982) zum Thema der Gegenläufigkeit. Bockemühl beschreibt die Blattentwicklungsreihe von den ersten Stängelblättern bis zum Hochblatt und charakterisiert sie mit den Begriffen Stielen, Spreiten, Gliedern und Spitzen. Ebenso hat er die Entwicklung eines einzelnen Blattes von der jungen Anlage bis zum ausgewachsenen Blatt angeschaut und mit den gleichen Begriffen

11 Der hier angestellte Vergleich sagt nichts über evolutionäre Verwandtschaften aus, der Vergleich bezieht sich nur auf die beschriebenen Gestalten.

charakterisiert, allerdings ist da die Reihenfolge umgekehrt: Spitzen, Gliedern, Spreiten und Stielen. Er vergleicht die beiden Entwicklungsreihen miteinander und stellt auf Grund seiner Charakterisierung eine Gegenläufigkeit beider Reihen fest. In einer früheren Arbeit (*Schilperoord* 2002) habe ich darauf hingewiesen, dass gemäß den Untersuchungen *Hagemanns* (1970) die Reihenfolge der Blattontogenese keine gesetzmäßige ist, wie von Bockemühl und Suchantke angenommen. Vielmehr handelt es sich um eine mögliche Reihenfolge, und das Gliedern kann auch nach dem Spreiten auftreten.¹² Hagemann reagierte damals mit seiner Arbeit auf ähnliche Überlegungen von Wilhelm Troll aus den dreißiger Jahren zum Zusammenhang zwischen der Blattontogenese und der Gestalt der verschiedenen Blattformen (*Schilperoord* 2002). Suchantke greift nun Bockemühls These der Gegenläufigkeit auf und verknüpft diese mit den Begriffspaaren «Ausdehnung und Zusammenziehung» und «alt und jung». Die jüngsten Blätter sind nach Suchantke die spitzen Hochblätter, weil diese der Phase des Spitzens der individuellen Blattentwicklung entsprechen. Konsequenterweise sind dann, unter Ausschluss der Keimblätter, die ersten in Stiel und Spreite gegliederten Blätter die ältesten. Der Autor schreibt: «Je höher die Pflanze emporwächst, desto schwächer wird die Entfaltungstendenz, desto mehr bleiben die Blätter ... auf Jugendniveau stehen: die Spitzchen der kleinen Hochblätter entsprechen einem Frühzustand der großen, in Spreite und Stiel gegliederten Grundblätter.» (*Suchantke* 1982, S. 73)

Bei der Veranlagung eines Stängelblattes gliedert sich die Anlage in eine Anlage des Blattgrundes und eine der Spreite. Entwickelt sich die Spreite nicht, bildet sich nur der Blattgrund aus, dann bleibt die Entwicklung auf einem jugendlicheren Stadium stehen. Knospenschuppen mit verkümmerten Resten einer Spreite belegen die Richtigkeit dieser Annahme. Suchantke stellt eine Verjüngungstendenz in der Entwicklungsreihe der Stängelblätter fest. Der Begriff Verjüngung oder Neotenie wird auch in phylogenetischem Sinne verwendet. *Takhtajan* (1991), auf den sich Suchantke beruft, verwendet den Begriff im Sinne «eines Abbruches der Ontogenese und einer frühen Vollendung der Entwicklung des ganzen Organismus (Sporo- oder Gametophyt) oder eines seiner Teile, das heißt, eine genetisch kontrollierte Weiterführung der frühen Entwicklungsstadien bis zur Reife, wobei das ursprüngliche, erwachsene Stadium aus der Ontogenese weggelassen

12 In meiner Arbeit (*Schilperoord* 2002) habe ich auch auf die Problematik der Charakterisierungen hingewiesen, insbesondere auf die Verwendung der Begriffe «Spitzen» bzw. «Sprießen» zur Beschreibung der ersten Phase der Blattontogenese. Für die erste Phase charakteristisch ist die Polarität von Blattober- und Blattunterseite. Mit den Begriffen Spitzen und Sprießen wird dagegen auf Achsenartiges hingewiesen.

wird». ¹³ Der Verjüngungsprozess in der Evolution ermöglicht es, dass neue Bildeimpulse diese jugendlichen Stadien aufgreifen und zur Gestaltung bringen, ohne dass spätere Stadien noch in Erscheinung treten.

Zusammenfassend unterscheidet *Suchantke* zwei Aspekte (2002, S. 100):

1. Das *kontinuierliche* Durchlaufen der Entwicklungsstadien vom Jugend- zum Reifezustand, die reale Verwandlung des einen in das andere und dieses wiederum in das nächste, erfolgt auf der physischen Ebene in ein und derselben Organanlage.
2. Die Umkehrung der Bildungsschritte vom Reife- zum Jugendzustand verläuft physisch *diskontinuierlich* auf der Ebene der *Bildekräfte* zwischen den einzelnen Blättern – die veränderte Gestalt des folgenden Blattes ist das Ergebnis dieser Umformung. Die Wirkung dieser Verjüngung ist ein zunehmendes Zurückbehalten der Bildepotenzen, die dann dem Neueinschlag der Blüte voll zur Verfügung stehen.

Nachdem *Suchantke* die Gegenläufigkeit als Gesetzmäßigkeit postuliert hat, findet er in der Entwicklung des Blattes im Verlauf der Erdgeschichte die gleichen Phasen des Spitzens, Gliederns, Spreitens und Stielens, wobei er die letzten beiden Phasen zu einer zusammenfasst (*Suchantke* 1990, 2002). ¹⁴

Die zentralen Elemente in *Suchantkes* Überlegungen sind erstens die Unverrückbarkeit der Reihenfolge der Entwicklungsschritte, sei es der Ontogenese, der Organogenese (Blattreihe) oder Phylogenese, und zweitens das Prinzip der Verjüngung, das Neues ermöglicht.

Meine Ansichten weichen erheblich von denen *Suchantkes* ab. Klammere ich die Phylogenese aus, dann ergeben sich folgende Unterschiede:

1. Das Prinzip der Gegenläufigkeit ist für mich eine interessante Blickrichtung, hat aber nicht die Qualität eines Gesetzes. Die Pflanze hat die Möglichkeit, die Reihenfolge in der Ontogenese zu variieren.
2. Die Pflanze hat die Freiheit, einzelne Elemente der Blattontogenese unabhängig voneinander aufzugreifen und in die Organbildung einfließen zu lassen. Bei *Suchantke* besteht diese Möglichkeit nur für den Blattgrund als Grundlage für Kelch- und Kronenblatt. Das Fruchtblatt

13 Im Original (*Takhtajan* 1990, S. 8): “I use the evolutionary term ‘neoteny’ in its broader meaning for any truncation of ontogeny and premature completion of development of the whole organism (sporophyte or gametophyte) or any parts of it, that is, for a genetically controlled extension of the earlier phases of development into maturity, the former adult phase being omitted from the ontogeny.” *Takhtajan* wendet den Begriff Neotenie bei der Blütenbildung der Angiospermen nur auf die Beschreibung der extremen Reduktion der Gametophyten an.

14 *Suchantke* stützt seine Überlegungen auf die von *Zimmermann* (1969) formulierte Telomtheorie. Diese ist allerdings nicht unwidersprochen geblieben. Siehe u.a. *Hagemann* 1976 und 2005, S. 101.

zeigt aber, dass die Pflanze auch die Spreite als Grundlage nehmen kann. Das sprengt die Definition der Verjüngung, weil in diesem Fall ein späteres Stadium (im Sinne Suchantkes) zur Ausbildung gelangt und ein früheres Stadium weggelassen wird.

Fasse ich 1. und 2. zusammen, dann ist die Plastizität der Entwurfphase größer als von Suchantke angenommen wird. Dazu kommt noch:

3. Die Blattreihe vom ersten Blatt bis zum Hochblatt lässt sich nicht charakterisieren, indem man sagt, dass die Grundblätter die reiferen und die Hochblätter die jüngeren sind. Diese Entwicklungsreihe von reif oder alt nach jung gibt es nicht.

Wieso nicht? Schauen wir ein Beispiel von Suchantke an, welches belegen soll, dass die Blattreihe einer blühenden Pflanze eine Reihe zeigt, die das Blatt vom Reifestadium bis zum Jugendstadium durchläuft. Abbildung 10 (Suchantke 2002, S. 103) zeigt einen Asiatischen Hahnenfuß (*Ranunculus asiaticus*). Die Blätter mit den rundlichen, weniger gegliederten Spreiten wären die reiferen, jene mit den stark gegliederten und zurückgenommenen die jugendlichen.



Abb. 10: *Ranunculus asiaticus* (Asiatischer Hahnenfuß) (aus Suchantke 2002). Beispiel von Suchantke für die rückschreitende Metamorphose vom Reife- zum Jugendstadium. Die untersten Blätter sind nach Suchantkes These reifer als die oberen Stängelblätter. (Erläuterungen siehe Text).

Die Pflanze durchläuft zunächst eine Phase des Erstarkens. In dieser Phase kräftigt sich das apikale Meristem, die Blattanlagen werden größer und die Spreite nimmt zu. Bei Pflanzen, die Fiederblätter bilden, heißt das, dass die Zahl der Fiederblätter mit dem Erstarken zunimmt. Genau das ist hier der Fall. Man sieht am fünften und sechsten Blatt, wie sich die Spreite der ersten Blätter in dreifacher Wiederholung wieder findet. Es findet eine Vermannigfaltigung statt, keine Verjüngung. Dass die untersten Blätter reifer sein sollen als die nachfolgenden, ist nicht nachvollziehbar. Sie schöpfen das Gestaltungspotential weniger aus als die nachfolgenden. Letztere zeigen den Höhepunkt der Gestaltungsmöglichkeiten. Der Begriff der Reife für die ersten Blätter ist in diesem Zusammenhang inadäquat.

Gesteigerte Plastizität

Der Begriff der «Verjüngung» zur Charakterisierung der Metamorphose der Blütenpflanzen greift meiner Meinung nach zu kurz. Die Fähigkeit der Pflanze, die Spreite zur Grundlage der Fruchtblattbildung zu machen, übersteigt die mit dem Begriff «Verjüngung» definierten Gestaltungsmöglichkeiten. Der Vergleich der Farnblattbildung mit der Bildung der Angiospermenblätter zeigt, dass es nicht um eine Verjüngung geht. Die Bildungsvielfalt der Angiospermenblätter ergibt sich aus der Bildung einer Entwurfphase, in derer Verlauf die spätere Gestalt in den Grundelementen des Blattes erkennbar wird. Dazu kommt die Fähigkeit, die einzelnen Grundelemente unabhängig voneinander zu veranlagern und auszubilden. Die Blattbildungsschritte bei den Blattfarnen sind zeitlich festgelegt. Das Zukünftige, die definitive Form, erscheint nach und nach während der Entfaltung. Das Zukünftige wird bei den Angiospermen in die Entwurfphase hineingenommen und entzieht sich einer zeitlichen Fixierung. Daraus ergibt sich eine gesteigerte Plastizität. Man kann es noch anders formulieren: Die gegliederte Gestalt der Farnblätter findet sich als Zusammenfassung am Anfang der Ontogenese der bedecktsamigen Stängelblätter zurück. Das Farnblatt kann seine Glieder nicht unabhängig voneinander bilden, die Bedecktsamigen sind dazu in der Lage. Was in der Vergangenheit (Evolution) als «starre» gegliederte Gestalt entstand, kann in der Gegenwart im Embryonalen veranlagt werden, und seine Glieder können unabhängig voneinander zur Ausbildung gelangen.

Zusammenfassung

An einigen Beispielen aus dem Pflanzenreich wurde gezeigt, wo die Sporangienbildung in der Pflanze auftreten kann. Die Sporangienbildung bei den Schachtelhalmgewächsen findet an den kleinen Wirtelblättern statt. Die entstehenden Sporophylle weisen Ähnlichkeiten auf mit den Staubblät-

tern (Mikrosporophylle) der Angiospermen. Die Sporangienbildung bei bestimmten Farnen auf der Unterseite der Wedel weist Ähnlichkeiten mit den Fruchtblättern (Makrosporophylle) der Angiospermen auf. Die ausgeprägte Plastizität in der Blattbildung bei den Angiospermen hängt mit einer für die Angiospermen typischen Entwurfphase während der Blattontogenese zusammen. Farnblätter wachsen in die Form hinein. Angiospermenblätter veranlassen die Form, um diese anschließend zur Entfaltung zu bringen. Die Freiheit einzelne Grundelemente unabhängig voneinander zu veranlassen, ist die Grundlage für die Formenmannigfaltigkeit der Angiospermen. Suchantkes Verjüngungsthese zur Erläuterung der Metamorphose greift zu kurz, vorgeschlagen wird, von einer gesteigerten Plastizität zu sprechen.

Literatur

- Bockemühl, J. (1982): Bildebewegungen im Laubblattbereich höherer Pflanzen. In: Schad, W. (Hg.). Goetheanistische Naturwissenschaft. Bd. 2 Botanik. S. 17–35.
- Bockemühl, J. (1983): Urbildliche Phasen der Entwicklung höherer Pflanzen. Ele. d. N. 39, S. 48–54.
- Goebel, K. (1901): Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Zweiter Teil. Spezielle Organographie. 2. Heft Pteridophyten und Samenpflanzen.
- Goebel, K. (1932): Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Dritter Teil: Samenpflanzen, erste Hälfte.
- Hagemann, W. (1970): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. Bot. Jb. 90/3, S. 297–413.
- Hagemann, W. (1976): Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie. Plant Syst. Evol. 124, S. 251–277.
- Hagemann, W., Gleissberg, S. (1996): Organogenetic capacity of leaves: the significance of marginal blastozones in angiosperms. Pl. Syst. Evol. 199, S. 121–152.
- Hagemann, W. (2005): Die typologische Methode: ein Schlüssel zu einer organischen Botanik. In: Harlan V. (Hg.): Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie, S. 81–125.
- Kadereit, J. W. (2002): In: Sitte, P. et al.: Strasburger Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Heidelberg, Berlin.
- Kunze, H. (1978): Typologie und Morphogenese des Angiospermen-Staubblattes. Beitr. z. Biologie der Pflanzen 54, S. 239–304.
- Litt, A. (2007): An Evaluation of A-Function: Evidence from the APETALA1 and APETALA2 Gene Lineages. Int. J Plant Sci. 168(1), S. 73–91.
- Page, C. N. (1972): An interpretation of the morphology and evolution of the cone and shoot of Equisetum. Bot. J. Linn. Soc. 65, S. 359–397.
- 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.
- Schilperoord-Jarke, P. (2000): Goethes Metamorphose der Pflanzen und die moderne Pflanzengenetik. In: Heusser, P. (Hg.): Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften. Bern. S. 131–168.

- Schilperoord, P.* (2002): Zum Typus des Blattes. Laubblattmetamorphose, Gegenläufigkeit und Verjüngungstendenz, eine kritische Analyse. *Ele. d. N.* 76, S. 61–72.
- Schilperoord, P.* (2007): Metamorphosen der Pflanze. *Ele. d. N.* 86, S. 46–71.
- Stewart, W. N., Rothwell, G. W.* (1993): *Paleobotany and the evolution of plants.* Cambridge.
- Suchantke, A.* (1982): Die Zeitgestalt der Pflanze. In: *Schad, W.* (Hg.). *Goetheanistische Naturwissenschaft.* Bd. 2: Botanik, S. 55–81.
- Suchantke, A.* (1990): Die Metamorphose der Pflanze – Ausdruck von Verjüngungstendenzen in der Evolution. *Die Drei* 60, Heft 7/8, S. 514–539.
- Suchantke, A.* (2002): *Metamorphose, Kunstgriff der Evolution.* Stuttgart.
- Takhtajan, A.* (1991): *Evolutionary trends in flowering plants.* New York.
- Zimmermann, W.* (1969): *Geschichte der Pflanzen.* Stuttgart.

Peer Schilperoord
Hauptstrasse 16
CH-7492 Alvaneu
schilperoord@bluewin.ch