

Die vegetative Knospe als Grundlage der Blüte

Peer Schilperoord, Alvaneu Dorf, Switzerland, schilperoord@bluewin.ch

Zusammenfassung

Die Bedeutung der vegetativen Knospe für die Gestalt der Blüte ist bis anhin kaum thematisiert worden. Die Knospe ist ein eigenständiges Organ und besteht aus ausgewachsenen Schuppenblättern, die in ihrer Mitte junge, noch nicht ausgewachsene Stängelblätter umhüllen. Der Vergleich einer vegetativen Knospe mit einer generativen Blütenknospe zeigt auffallende Parallelen. Die Auffassung, dass das Blatt die Grundlage abgibt für die Blütenorgane ist in der Morphologie und in der Genetik allgemein akzeptiert. Unter Blatt wird in der Regel das klassische Laubblatt verstanden. Das Studium der vegetativen Knospe zeigt, dass das Blatt zwei Grundformen kennt: Schuppenblatt (Kataphyll) und Stängelblatt (Trophophyll). Die Arbeit vertritt die These, dass die vegetative Knospe die Grundlage abgibt für die Blüte. Das Schuppenblatt gibt die Grundlage ab für die ersten drei Organkategorien der Blüte: Kelchblatt (sepal), Kronblatt (petal) und Staubblatt (stamen). Das Laubblatt gibt die Grundlage ab für das Fruchtblatt (carpel). Das vorherrschende Modell zur Erläuterung des Bauplans der Angiospermen bezieht sich auf die einjährige Blütenpflanze. Als Alternative und Ergänzung wird das Modell einer mehrjährigen, holzbildenden Pflanze vorgeschlagen. Dieses Modell basiert auf dem Grundorgankonzept von Julius Sachs und Karl Goebel, das vegetative und generative Grundorgane unterscheidet. Die beiden Sporophylle Staubblatt (Mikrosporophyll) und Fruchtblatt (Makrosporophyll) gehen aus dem Zusammenspiel dieser beiden Grundorganklassen hervor. Das Staubblatt lässt sich in diesem Zusammenhang als Katasporophyll bezeichnen und das Fruchtblatt als Trophosporophyll. Die Vernachlässigung der morphologischen Bedeutung der vegetativen Knospe für die Gesamtgestalt der Pflanze spiegelt sich in fehlenden genetischen Modellen, die die Bildung vegetativer Knospen zum Gegenstand haben, bzw. die Differenzierung in Schuppenblätter und Stängelblätter thematisieren.

Schlüsselbegriffe: vegetative Knospe, Blüte, Schuppenblatt (Kataphyll), Laubblatt (Trophophyll), Grundorgane, Staubblatt (Katasporophyll), Fruchtblatt (Trophosporophyll).

Inhalt

Einführung	1
Knospe und Zweig	2
Vegetative Knospe und Blüte	2
Innere Bedingungen	4
Das Blatt als Schuppenblatt und Laubblatt	5
die Knospe in der Knospe	7
Grundorgankonzepte	8
vegetative Grundorgane	8
generative Grundorgane	8
Staub- und Fruchtblatt	9
Module	11
Metamorphosenreihen	11
Genetische Modelle	12
Zusammenfassung	14
Literatur	15

Einführung

Die ersten bedecktsamigen Pflanzen (Magnoliopsida) waren mehrjährige Holzpflanzen. Es waren kleine Bäume. Die ursprünglichen Angiospermen bildeten Knospenschuppen (Schuppenblätter) und Laubblätter. Später kam die Bildung von Nebenblättern oder Stipeln dazu. Die Blüten der Angiospermen bestehen aus Kurzsprossen mit einem Perianth, das aus sterilen Organen besteht und aus männlichen bzw. weiblichen reproduktiven Organen.

Die Pflanze hat die Fähigkeit mit Hilfe einiger wenigen Organe eine unüberschaubar grosse Vielfalt an Formen aus sich hervorgehen zu lassen. Diese Organe werden Grundorgane genannt. Grundorgane sind per Definition Organe, die man morphologisch nicht voneinander ableiten kann und unterschiedliche Funktionen ausüben. Das am meisten verwendete Konzept, das von Wilhelm Troll¹ vertreten wurde, kennt nur drei Grundorgane: Wurzel, Sprossachse und Blatt. Als Modell zur Erläuterung der Anordnung und der Gestalt der Angiospermen verwendet Troll das Schema (Bauplan) einer einjährigen, krautigen Pflanze.

Wie ist es, wenn man als Referenzmodell nicht eine einjährige, sondern eine mehrjährige, holz- und knospenbildende Pflanze nimmt? So ein Modell verbindet die Bildung von Knospen und Zweigen, das heisst Mehrjährigkeit, sekundäres Dickenwachstum, mit Einjährig-

¹ Troll (1954)

keit, das heisst mit der Bildung von Infloreszenzen und Blüten.

Das Referenzmodell der einjährigen Pflanze zeigt eine lineare Reihenfolge der Blattorgane vom Keimblatt bis zum Fruchtblatt. Goethe (1790) ist ursprünglich von einer linear verlaufenden Metamorphose ausgegangen. Das Modell der holzigen Pflanze zeigt die Möglichkeit, dass die vegetative Knospe als Ganzes, die Grundlage für die Bildung der Blüte abgibt. Wir hätten es dann mit einer Metamorphose der vegetativen Knospe zur Blüte zu tun. Adolph Hansen (1907) definiert Metamorphose als eine Formänderung der Organe bei veränderten Leistungen. In der vorliegenden Arbeit ist der Begriff weiter gefasst, eine Metamorphose kann ein einzelnes Organ betreffen oder aber auch ein Organkomplex.

Wilhelm Troll verwendet sein Grundorgankonzept, das sich bezieht auf die vegetative Gestalt und unterscheidet zwischen Wurzel, Sprossachse und Blatt, zur Erläuterung der Gestalt der Blüte und betont die Blattartigkeit der Blütenorgane. Er unterscheidet, im Gegensatz zu Sachs (1874, 1882)² und Goebel (1884)³, nicht zwischen vegetativen und generativen Grundorganen. Zu den generativen Grundorganen zählen gemäss Sachs und Goebel die Sporangien und Gametangien. Goebel bezeichnet ein Sporangium als ein Organ, welches Sporen produziert.⁴ Dieses Organ kann bald im Gewebe eines Blattes oder eines Stängels versenkt sein, bald über dasselbe in Form einer kleinen Kapsel hervorspringen. Staub- und Fruchtblatt gehen nach Goebel (1884)⁵ aus dem Zusammenspiel beider Organtypen hervor. Das würde bedeuten, dass die vegetative Knospe im Zusammenspiel mit dem Impuls zur Sporangienbildung, sich zur Blüte steigert.

Die Untersuchung der genetischen Grundlagen der Vielfalt der Blattformen innerhalb einer Pflanze (Heteroblastie, Heterophyllie) ist Thema einer Reihe von Forschungsarbeiten. Ein Review findet sich bei Zotz et al. (2011). Die Studien befassen sich allerdings nur mit unterschiedlichen Laubblattformen und nicht mit den auffallenden Unterschieden zwischen Schuppen- und Laubblatt.

Die Genetik hat für die Blütenbildung Modelle entwickelt, die (A)BCE Modelle⁶, die die genetischen Voraussetzungen beschreiben, die zur Spezifizierung der Blütenorgane in Kelch-, Kronen-, Staub- und Fruchtblatt führen. Es existieren allerdings keine genetische Modelle für die Bildung vegetativer Knospen. Für die proximal-distale Gliederung des Laubblattes gibt es Modelle. Diese beziehen sich auf den Übergangsbereich von Blattstiel und Blattspreite. Für die Gliederung in Blattgrund und Blattspreite gibt es keine Modelle.⁷

Die Morphologie beruht auf das Vergleichen von Formen. Hat man eine ausgewachsene Pflanze vor sich,

dann kann man in der Betrachtung Schritt um Schritt vom Ganzen zu den Teilen gehen. Diese Vorgehensweise ist gliedernd. Umgekehrt kann man einzelne Teile beschreiben und von ihnen ausgehend das Ganze zusammenstellen. Diese Vorgehensweise ist additiv, sie beruht auf der Annahme von Bausteinen, von Modulen, sie ist die vorherrschende. In dieser Arbeit werden beide Betrachtungsweisen angewendet, sie ergänzen sich.

Knospe und Zweig

Die krautigen, annuellen Gewächse sind phylogenetisch aus mehrjährigen, holzbildenden Gewächsen hervorgegangen. Die ursprünglichen bedecktsamigen Blütenpflanzen waren kleine Bäume und Sträucher. Der Organismus eines Baumes gliedert sich in einen unterirdischen Bereich, den Wurzelbereich und in einen oberirdischen Bereich. Der oberirdische Bereich lässt sich wiederum gliedern in einen vegetativen Bereich mit Zweigen und Knospen und in einen generativen Bereich mit den Blüten. Der Zweig ist das Organ der aktiven Phase, in der Assimilation und Respiration stattfinden. Die Knospe ist ein Organ der Ruhe, die Lebensprozesse ruhen, in der Knospe überdauert die Pflanze vegetationsfeindliche Perioden. Die Knospe hat eine kurze Sprossachse. Die ausgewachsenen Blätter der Knospe sind die Schuppenblätter (Kataphylle), die die bereits veranlagten Laubblätter umhüllen und schützen. Der Zweig hat eine verlängerte Sprossachse mit Laubblättern (Trophophylle). Die Knospen- und Zweigphasen wechseln sich ab. Aus den Knospen gehen Zweige hervor, an den Zweigen bilden sich Knospen, aus denen wiederum Zweige hervorgehen, usw. Das Wachstum ist unbegrenzt.

Der generative Bereich mit den Blüten hat ein begrenztes Wachstum. Mit der Frucht- und Samenbildung ist das Wachstum beendet. Die Infloreszenzen und die Blüten bilden den krautigen, hinfalligen Teil des Baumes. Die Zweige, die sich zu Ästen und zu Stämmen weiterentwickeln, bilden den ausdauernden Teil. Die Blüten entstehen in generativen Knospen, diese sind den vegetativen Knospen ähnlich, sie sind in der Regel kräftiger.

Vegetative Knospe und Blüte

Was hat eine vegetative Knospe mit einer Blüte gemein und worin unterscheiden sie sich? Die vegetative Knospe grenzt sich nach aussen ab mit Hilfe von festen, derben, fertig ausgebildeten Schuppenblättern. Darauf folgen weitere Schuppenblätter, die feiner, häutiger sind. Die Schuppenblätter bilden einen geschützten Raum, im Zentrum befinden sich die Laubblattanlagen. Diese haben sich soweit entwickelt, dass man die gefalteten Spreitenanlagen erkennen kann. Die Blattstielbildung hat noch nicht eingesetzt und die Spreitenanlagen wirken wie sitzend. Die Knospenschuppen stehen dicht gedrängt an der kurzen Sprossachse, ebenso die Laubblattanlagen. Das Wachstum ist angehalten (Fig. 1).

Stevens (2017) gibt als Definition für die Blüte: «die charakteristische reproduktive Struktur von Angiosper-

2 Sachs (1874), S. 151-153 und Sachs (1882), S. 15

3 Goebel (1884), S. 127 ff.

4 Goebel (1884) S. 130

5 Goebel (1884) S. 110-112

6 für ein Review siehe zum Beispiel Ambrose et al. (2013)

7 Ichihashi et al. (2011); Toriba et al. (2019)



Fig. 1 Längsschnitt durch eine Knospe des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*). Der Schnitt erfolgte nicht durch das Zentrum der Knospe, die Laubblattanlagen sind nicht getroffen. Die äussersten, grossen Schuppenblätter links und rechts tragen Reste der Blattspreiten. Die späteren Schuppen zeigen diese Reste nicht. Die Knospe zeigt eine klare Gliederung in einen Innenraum mit den Laubblattanlagen und die eine geschlossene Hülle bildende Schuppenblätter. Aquarell: Jasmin Huber, © Peer Schilperoord

men, ein heterosporangiaten Strobilus, der typischerweise aus einem Androeceum und eines Gynoeceums besteht, in der Regel von einem Perianth umgeben und einer Achse oder Receptaculum entspringend.»⁸

Die Blüte grenzt sich in geschlossenem Zustand nach aussen ab mit Blättern, die weniger derb sind als die Schuppenblätter. Sie bilden einen geschützten Raum für die Staub- und Fruchtblätter. Die Staubblätter sind vollkommen ausgebildet. Die Fruchtblätter sind vollkommen ausgebildet im Hinblick auf die Befruchtung der

⁸ Flower: the characteristic reproductive structure of angiosperms, a heterosporangiate strobilus, typically consisting of androecium, gynoecium, usually surrounded by a perianth and borne on an axis or receptacle, the parts showing various kinds of symmetry relationships to each other and to the inflorescence axis, also often with a distinctive merism, see also euanthial and pseudanthial, theories on the evolutionary origins of flowers, also meranthium and pseudanthium, flowers that are not quite what they seem to be.

Samenanlagen, sie werden sich aber noch zu Samenbehältern weiterentwickeln.

Die Blütenachse ist im Vergleich zur Blütenstielachse breiter, kurz und gedrunken. Die Morphologie bezeichnet die Blütenachse als Blütenboden, Receptaculum. Die Blütenorgane stehen dicht gedrängt an der Blütenachse.

Der Öffnungsvorgang der vegetativen Knospe und der Blüte zeigen weitere Gemeinsamkeiten. Der Öffnungsprozess geht schnell von statten. Die äusseren, derben Schuppenblätter werden auseinandergedrückt und fallen bald mit dem Einsetzen des Dickenwachstums der Sprossachse ab. Die inneren, zarteren und häutigeren Schuppenblätter strecken sich und fallen wie ihre derberen Vorgänger ebenfalls bald ab. Die Internodien strecken sich, am stärksten jene der Laubblätter. Die Laubblattanlagen entwickeln sich zu vollkommenen Laubblättern mit Blattgrund, Blattstiel und Blattspreite. Der Blattstiel ist das letzte Glied des Blattes, das in Erscheinung tritt. Die Laubblätter versorgen die Knospen, die sich anschliessend bilden, mit Assimilaten. Zur Saisonende sterben die Laubblätter und fallen ab. Die Knospen ruhen.

Die Öffnung der Blüte vollzieht sich in kürzester Zeit. Die Blütenhülle ist gegliedert in Kelch und Krone. Bald nach dem Aufblühen vertrocknen die Kron- und Staubblätter. Die noch nicht vollkommen entwickelten Fruchtblätter mit den Samenanlagen wachsen zur definitiven Grösse heran. Die Fruchtblätter versorgen die Samenanlagen mit Assimilaten. Die Fruchthülle stirbt ab. Die Samen ruhen.

Der Unterschied zwischen der vegetativen Knospe und der Blüte liegt in der Fähigkeit der Blüte Sporen und Samen zu bilden. Die Schuppenblätter bezeichnet die Morphologie als Kataphylle. Die respirierenden, assimilierenden, ernährenden Laubblätter als Trophophylle. Die Staubblätter bezeichnet die Morphologie als Mikrosporophylle, die Fruchtblätter als Makrosporophylle. Die Staubblätter können nicht assimilieren, die Fruchtblätter können assimilieren. Auf Grund ihrer Assimilationsfähigkeit kann man die Fruchtblätter als Trophosporophylle⁹ bezeichnen. Dementsprechend kann man die Staubblätter als Katasporophylle bezeichnen.

Holzige Gewächse können bei der Bildung von Seitensprossen das Knospenstadium überspringen (prolepsis). Bei der sylleptischen Bildung von Seitensprossen durchlaufen diese ein Knospenstadium. Die vegetative Knospe ist Endstadium und Anfangsstadium, sie dient der Vermehrung in allen Richtungen. Die Blüte ist Endstadium, die Fortsetzung erfolgt über die Samen. Die Lage der Blütenknospen am Spross, endständig oder achselständig entspricht der Lage der vegetativen Knospen.

⁹ Der Begriff Trophophyll (Nährblatt) verwendet man in der Morphologie in der Regel für die assimilierenden Wedeln der Farne, die keine Sporen bilden. Die sporenbildenden, nicht assimilierenden Wedeln werden als Sporophylle bezeichnet. Die sowohl assimilierenden als auch sporenbildenden Wedeln bezeichnete Hagemann (1984, S. 349) als Trophosporophylle.

Der Vergleich einer Blüte mit der Gestalt einer vegetativen Knospe ergibt mehr Parallelen als der Vergleich einer Blüte mit einem belaubten Zweig mit kurzen Internodien. Eine allgemein akzeptierte Definition¹⁰ beschreibt die Blüte als Kurzspross der Sporophylle trägt und der Fortpflanzung dient. Leins und Erbar (2008) dagegen enthalten sich einer Definition, weil die Blüten zu vielgestaltig sind und man zu wenig wisse über die phylogenetische Herkunft. Ihre Beschreibung der Teile die eine Blüte aufbauen entspricht aber der allgemeinen Definition: mit Perianth, Androeceum, Gynoeceum und Blütenachse mit begrenztem Wachstum. Greyson und McDaniel (1994) reservieren den Begriff Blüte für die charakteristische Anhäufung von sterilen und fertilen reproduktive Organe der Angiospermen¹¹. Es gibt in diesen Definitionen und Beschreibungen keine spezielle Bezugnahme auf die vegetative Knospe mit Ausnahme der Betonung der kurzen Internodien, die für die beiden charakteristisch sind.

Innere Bedingungen

Pflanzen sind den äusseren Bedingungen angepasst. Die Möglichkeiten sich den äusseren Bedingungen in Gestalt und Funktion anzupassen sind vielfältig. Die Pflanze hat es auch mit inneren Bedingungen zu tun, die die Gestaltungsmöglichkeiten von Sprossachsen und Blättern beeinflussen. Die Unterschiede in den Gestalten des verholzenden Zweiges, des krautig bleibenden Sprosses und der Blüte sind Ausdruck unterschiedlicher Entwicklungsphasen, die man als vegetativ verholzend, vegetativ krautig und generativ bezeichnen kann. Jede Phase hat seine eigene Grundstruktur, seine eigenen Voraussetzungen, seine eigenen inneren Bedingungen. Der Rhythmus von Zweig- und Knospenbildung in Zusammenhang mit der Holzbildung setzt Grenzen an die Gestaltungsmöglichkeiten von Sprossachse und Blatt. Die Laubblätter tragen dazu bei, dass Knospen sich bilden können und die Knospen ermöglichen eine rasche Zweigbildung sobald die äusseren Bedingungen es erlauben. Die Blätter fallen ab, die Sprossachse bleibt. Die Blüten haben ein begrenztes Wachstum, ihr Wachstum endet mit der Frucht- und Samenbildung. Die Samen sind der Anfang einer neuen Pflanze. Der Wegfall des «Wiederholungszwanges» gibt Raum für neue Gestaltungsmöglichkeiten.

Bei den krautigen einjährigen oder zweijährigen Gewächsen stirbt nach dem Fruchten die ganze Pflanze. Eine klare Grenze zwischen Sprossachse und Laubblatt kann es geben, braucht es aber nicht mehr. Das Gleiche gilt auch bei mehrjährigen Pflanzen mit einjährigen, nicht weiter wachsende absterbenden vegetativen Trieben und Blütentrieben. Die Restriktionen, die mit der Holzbildung, mit dem Dauerhaft werden der Sprossachse zusammenhängen, entfallen.

¹⁰ Kadereit et al. (2014)

¹¹ "the characteristic aggregation of sterile and fertile reproductive organs of the angiosperms."



Fig. 2 Abbildung eines jungen Kastanienzweiges (*Aesculus hippocastanum*) mit im Zentrum der Abbildung einer Übergangsform von Schuppenblatt und Laubblatt. Diese Form hat einen verdickten Blattgrund und eine Blattspreite, die direkt auf dem Blattgrund aufsitzt und kaum noch an Grösse zunehmen wird. Die äusseren braunen Knospenschuppen sind zurück geschlagen, die inneren haben sich gestreckt. Die Abbildung sollte als Kupferstich Goethes „Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären“ illustrieren. Adolph Hansen veröffentlichte 1907 erstmals das bis dahin verschollene Aquarell: Johann Wolfgang Goethe, © Klassik Stiftung Weimar GSA_26_LIV. 8

Bei den rein krautigen Gewächsen ergeben sich ganz neue Gestaltungsmöglichkeiten. Der krautige Spross als Ganzes ist Gestaltungseinheit. Blatt und Sprossachse sind korrelative Begriffe, das Blatt kann Aufgaben der Achse, die Achse kann Aufgaben des Blattes erfüllen. Ein bekanntes Beispiel dafür liefern die Gräser. Die Blattscheiden der Stängelblätter eines Weizens (*Triticum aestivum*) bilden beim Schossen einen Scheinstängel. Der Halm mit der Ähre schiebt sich durch den Scheinstängel hindurch. Die Internodien und die Blattscheiden verzeichnen beim Schossen ein gestaffeltes interkalares Wachstum. Diese Art des Wachsens verleiht den Gräsern ihre einzigartige Gestalt, Blatt und Halm bilden eine Einheit. Ein anderes Beispiel liefert die Eselsdistel (*Onopordum acanthium*) aus der Familie der Asteraceae. Bei der Eselsdistel ist der Blattansatz an der Sprossachse

an beiden Seiten nach unten bandartig verlängert. Das Blatt ist wie üblich quer und zusätzlich auch längs, leistenartig mit der Sprossachse verbunden.

Die Vielfalt der Blattformen der verholzenden Triebe der holzigen Gewächse ist geringer als die Formenvielfalt bei krautig bleibenden Sprossen. Die Gestaltungsvielfalt der Sprossen der Kräuter ist im Vergleich zu jener der holzigen Gewächse grösser. Das gilt in noch stärkerem Masse für die Blüten. Die Eigentümlichkeit der Blütenbildung ist, wie Goebel¹² bereits feststellte, darauf zurückzuführen, dass die Blüte ein Spross ist, der sein Wachstum abschliesst, dadurch ist die Blütenachse häufig nicht nur Träger der Seitenorgane, sondern wird mit in die Blüthenbildung selbst hereingezogen. Er kann sich z. B. schüsselförmig vertiefen und dann die Wand unterständiger Fruchtknoten bilden. Die Organe stehen dicht gedrängt, die Internodien sind sehr kurz, das apikale Wachstum ist mit der Karpellbildung eingestellt. Die Seitensprossbildung ist unterbunden. Die Sporangienbildung kommt als zusätzliches Element als innere Bedingung hinzu.

Die Arbeiten, die sich mit der Vielfalt der Blattformen befassen, untersuchen in der Regel die Wechselwirkungen zwischen äusseren biotischen und abiotischen Umgebungsbedingungen in Hinblick auf die spezifische Blattform.¹³

Das Blatt als Schuppenblatt und Laubblatt

Schuppenblatt und Laubblatt sind die beiden Blattformen der Zweige der allerersten Blütenpflanzen. Wie stehen diese beiden Blattformen zueinander? Die Schuppenblätter sind im Laufe der Geschichte der Morphologie öfters untersucht und beschrieben worden. Bereits Marcellus Malpighi¹⁴ befasste sich detailliert mit den Knospen und ihrer Entfaltung, so bei *Acer* sp., *Juglans* sp., *Prunus domestica*, *Quercus robur*, *Rosa canina* und *Ulmus* sp. Er stellte u.a. fest, dass die Spitzen der (inneren) Knospenschuppen des Ahorns eine kapuzenförmige Gestalt aufweisen, die zur Folge hat, dass die Schuppen mit ihren kahnförmigen Spitzen ineinander verhakt sind. Auch Johann Wolfgang Goethe hat sich mit der Knospenbildung und ihrer Entfaltung befasst. Allerdings beschränkt er sich in seinem bekanntesten Werk (1790) über die Metamorphose der Pflanze auf die Beschreibung der Entwicklung krautiger Pflanzen und behandelt die Schuppenblätter und ihre Übergangsformen zu den Laubblättern nicht. Das Aquarell (Fig. 2) eines jungen Zweiges einer Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*) zeigt, dass er sich für das Verhältnis Schuppenblatt - Stängelblatt und ihre intermediären Formen sehr interessierte. Das Aquarell sollte als Kupferstich die Metamorphose der Pflanze erläutern.¹⁵

Alexander Braun¹⁶ inventarisierte und kategorisierte die Vielfalt der Blattformen. Brauns Gruppe der Schuppen-

blätter umfasst auch die Schuppen- und Scheidenblätter unterirdischer Knospen, Zwiebeln, Ausläufer und knollenartiger Rhizome. Sie zeichnen sich nach Braun u.a. durch eine «breite Basis, geringe Höhe und höchst einfache Gestalt und Berippung aus; sie sind ohne Spreitung, ohne Stielbildung, ohne Teilung, daher auch nie mit Nebenblättern (Stipeln) versehen und stets ganzrandig. Ihre Konsistenz ist oft fleischig, knorpelig oder lederartig, selten sind sie zart membranös, [...] ihre Farbe ist nie entschieden grün, meist weisslich, ins Gelbe, Fleischothe, Bräunliche selbst Schwarze übergehend.» Das Schuppenblatt interpretiert Braun als morphologischen Rückschritt der weiterentwickelten Gestalt des Laubblattes. Das Schuppenblatt sei ein Zurückgehen des Laubblattes auf einen früheren Lebenszustand.

August Wilhelm Eichler (1861) untersuchte die Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildungen. Er führte die Bezeichnungen Unterblatt für den Blattgrund und Oberblatt für die Blattspreite ein. Von ihm stammt auch der Begriff des Primordialblattes, damit bezeichnet er das erste Stadium der jungen Blattanlage vor der Gliederung in Unter- und Oberblattanlage. Diese Gliederung in Unter- und Oberblattanlage macht sich erkennbar durch ein leicht beschleunigtes Wachstum des mittleren Teils der jungen Blattanlage, das zu einer Einbuchtung des Randmeristems führt. An der Stelle der Einbuchtung kann sich später durch interkalares Wachstum ein Blattstiel bilden. Aus dem basalen Teil, dem Unterblatt geht der Blattgrund mit oder ohne Stipeln hervor, aus dem apikalen Teil, dem Oberblatt, die Blattspreite. Eichler betrachtet den Blattstiel als Teil des Oberblattes. Auf Grund ihrer Position her, vermittelt der Blattstiel zwischen Blattgrund und Blattspreite.

Karl Goebel (1880)¹⁷ vermisse bei Braun eine ausführlichere vergleichend ontogenetische Beschreibung der beiden Blattformen. Goebel kam zu der Schlussfolgerung, dass die Bildung der Knospenschuppen dadurch eingeleitet wird, dass die Laubblattanlage auf einer frühen Stufe ihrer Entwicklung stehen bleibt, dabei sei «die Schuppe nichts weiter als der stark entwickelte Blattgrund.» Gemäss Goebel (1880) «sind die ersten Stadien der Knospenschuppe und des Laubblattes ganz identisch, d. h. einem breitem Blattgrunde sitzt eine kleine Laminaranlage auf.» Solche Blattformen mit klein gebliebener Laminaranlage beschreibt Goebel für die basalen Schuppen an Endknospen von *Acer*, *Juglans* und *Fraxinus*. Später (1913)¹⁸ betont er, dass nicht alle Schuppenblätter Reste einer Laminaranlage besitzen müssen. Goebel betrachtet das Laubblatt als Hauptform und charakterisiert das Schuppenblatt ausgehend vom Laubblatt. Demnach ist das Schuppenblatt eine Hemmungsbildung¹⁹ des Laubblattes durch eine gesteigerte Ausbildung des Blattgrundes bei gleichzeitiger Hem-

12 Goebel (1884) S. 278)

13 Kidner & Umbreen (2010)

14 Malpighi (1675; 1679)

15 Hansen (1907)

16 Braun (1851), S. 66

17 Goebel (1880): Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Blattes. Botanische Zeitung 38. 756-760; 769-780; 785-795; 801-815; 817-826; 833-845.

18 Goebel (1913) S. 315

19 Goebel (1879) S. 125

mung der Spreitenbildung in einer frühen Phase der Laubblattbildung. Die Niederblätter, die sich zwischen den Keimblättern und den ersten vollkommenen Laubblättern befinden können, und die Hochblätter (Brakteen) sind für ihn ebenfalls Umformungen des Laubblattes²⁰. Niederblätter sind schuppenartig, stehen aber einzeln an der Sprossachse und können assimilieren. Sie haben Ähnlichkeiten mit den ebenfalls schuppenartigen einzeln stehenden Hochblättern oder Brakteen. Adriance S. Foster fasste 1928 den damaligen Stand der Knospenschuppenforschung zusammen und untersuchte die Schuppenbildung bei *Aesculus*²¹ und *Paeonia*²². Er bestätigt die Beobachtung von Goebel, dass an jungen Schuppenanlagen oft eine Spreitenanlage erkennbar ist, die sich aber nicht weiter entwickelt. Er betont mehr als Goebel die eigene Dynamik der Bildung des Schuppenblattes, die im Gegensatz steht zur Dynamik der Laubblattbildung. Foster²³ stellte eine Umkehr der Wachstumsraten, eine Art von «Polarität»²⁴ in der Entwicklung von Schuppenblatt und Laubblatt fest. Bei jenen Schuppenblättern, die noch eine Spreitenanlage ausgebildet haben wächst die Spreitenanlage nur noch sehr langsam. Dagegen wächst der basale Teil des Blattprimordiums umso schneller und bildet den schuppigen Teil. Wichtig ist auch, dass für Foster das Schuppenblatt keine Hemmungsform des Laubblattes sei. Foster²⁵ betont die ontogenetischen, die morphologischen, die saisonalen und die funktionellen Unterschiede der beiden Blattformen. Beide sind ihm gleichwertig. Er beschreibt eine Weggabelung in der Entstehungsgeschichte. Aus einem Blattprimordium kann ein Schuppenblatt oder ein Laubblatt hervorgehen, die Entscheidung dazu fällt in einem sehr frühen Stadium.

Foster (1929) unterscheidet zudem zwei Arten von Zwischenformen zwischen Blattschuppe und Laubblatt. Er nennt sie die unteren und oberen Übergangsformen. Die unteren befinden sich beim Austreiben der Knospen zwischen der letzten Blattschuppe und dem ersten Laubblatt und die oberen Übergangsformen findet man regelmässig am Ende eines kräftigen Zweiges als erstes Blatt der terminalen Knospe. Die oberen Zwischenformen findet man oft an Endknospen von *Acer pseudoplatanus* und an Endknospen von Stockausschlägen von *Fraxinus excelsior*. Die unteren Übergangsformen haben mehr Schuppencharakter, die oberen mehr Laubblattcharakter. Die unterschiedlich geartete Zwischenformen weisen auf zwei unterschiedliche physiologische Zustände hin, die nach Foster auf irgendeiner Art die jährliche,

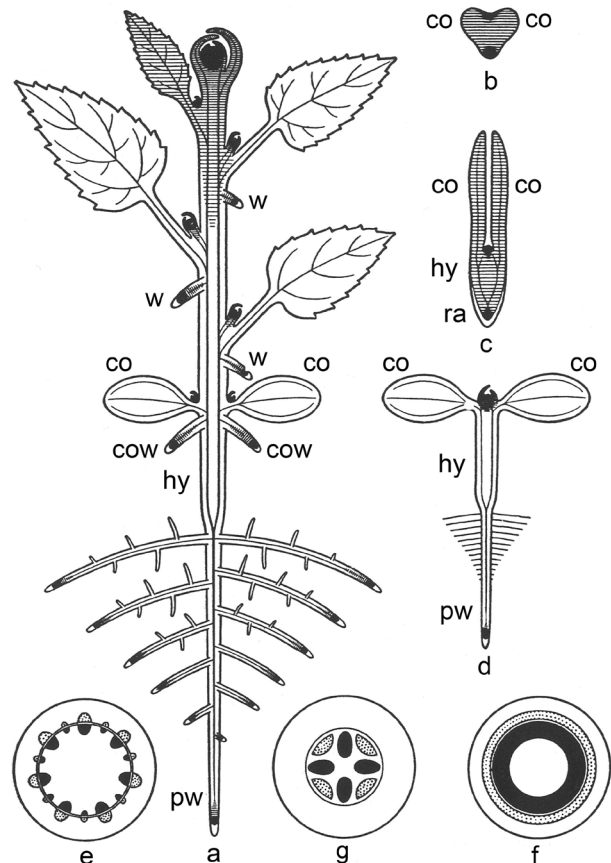


Fig. 3 Bauplan der Samenpflanzen, vegetativ. Es zeigt im Gegensatz zu seinem Modell aus dem Jahr 1937 Wurzelhaare, die Bildung von Seitenwurzeln an der Sprossachse und sekundäre Holzbildung. a Bauplan der Samenpflanzen, schematisch. b, c Embryo jung (b) und entwickelt (c). d Keimpflanze. e-g Achsen- (e, f) und Wurzelquerschnitte (g). co Kotyledonen; hy Hypokotyl; ra Radikula; pw Primärwurzel in d mit Wurzelhaaren; w sprossbürtige Wurzeln; In a-d Vegetationspunkte schwarz, wachsende Teile schraffiert. Troll (1954)

saisonale Abwechslung zwischen Schuppenblättern und Laubblättern kontrollieren.

Für Wilhelm Troll²⁶ stellen die Knospenschuppen, von ihm auch Tegmente genannt, nach ihrer morphologischen Natur beurteilt, Niederblätter dar.²⁷ Niederblätter sind schuppenähnliche Blätter, die gelegentlich auf die Keimblätter folgen. Sie weichen von den nachfolgenden Stängelblättern ab, die eine vollkommen ausgebildete Blattspreite besitzen. Die Einstufung der Knospenschuppe als eine besondere Form des Niederblattes mutet nach den Studien von Goebel und Foster willkürlich an. Als Modell für den Bauplan der Angiospermen nimmt Troll eine mehrjährige, vegetative Pflanze, die sowohl Knospen als auch Holz bildet (Fig. 3). Niederblätter sind in dem Modell nicht eingezeichnet. Die Niederblätter beschreibt er exemplarisch für die Ackerbohne (*Vicia faba*). Troll betrachtet die Niederblätter und somit auch die Knospenschuppen als Hemmungsformen von Laubblättern.

²⁶ Wilhelm Troll (1937; 1939; 1954)

²⁷ Troll (1954) S. 141

²⁰ Goebel (1884) S. 251

²¹ Foster (1928; 1929)

²² Foster and Barkley (1933)

²³ Foster (1929) S. 494; Foster and Barkley (1933)

²⁴ Foster and Barkley (1933): «The primordia of cataphylls and foliage leaves in *Paeonia* exhibit a similar "polarity" which is expressed by segmentation into lamina and basal regions. Differences in the rate and type of growth in these two regions are responsible for the divergence in form between the adult cataphyll and foliage leaf.»

²⁵ Foster (1931)



Fig. 4 *Helleborus foetidus*, Voigt (1817). Der Stinkende Nieswurz ist eine mehrjährige Pflanze, die als Rhizom überwintert und einjährige krautige Sprosse bildet. Die sehr kräftigen Sprosse zeigen viele Übergangsformen zwischen den Stängelblättern und der Blütenhülle. Diese Übergangsformen belegen, dass die Organe homolog sind, sie gehören zur gleichen Grundorganklasse. Siehe auch Fig. 5 mit *Helleborus niger*. © Bayerische Staatsbibliothek bvb: 12-bsb10076691-2

Sowohl Goebel als auch Troll gehen bei Ihren Überlegungen vom Laubblatt aus und betonen die Gliederung in Unter- und Oberblatt. Trolls Anliegen ist es «die Vielgestaltigkeit so weit zu durchdringen, dass sie sich auf eine blosse Verschiedenheit im Grössenverhältnis der Glieder zurückführen lässt.»²⁸ Trolls Prinzip der variablen Proportionen beschreibt die Übergänge mathematisch. Genauere mathematische Modelle, als Trolls Prinzip der variablen Proportionen, die die Bildung von Organen beschreiben, finden sich bei Thompson (1917) und in neuester Zeit als Computermodelle u.a. bei Coen et al. (2017) und Runions et al. (2017).

Beim Trolls Prinzip der variablen Proportionen kommen qualitative Unterschiede erst an zweiter Stelle. Somit ist das Modell in morphologischem Sinne abstrakter als die genauen Beschreibungen von Goebel (1880), Foster (1929), Foster and Barkley (1933), Schuepp (1929), Steingraeber (1982), Jones and Watson (2001), Pabon-

Mora und Gonzalez (2012), Antonova und Popova (2014), Barykina und Churikova (2014), aber auch Troll (1954). Barykina und Churikova beschreiben wie unterschiedlich die Schuppenblätter von holzbildenden Arten sind im Vergleich zu jenen der krautig bleibenden Arten. Pabón-Mora und Gonzalez (2010) beschreiben für die Gattung *Berberis* die Schuppenblätter, die Laubblätter der Kurzsprossen und die auffallend dornigen Blätter der Langsprossen.

Vergleichen wir den bevorzugten Ansatz von Troll mit der allgemeinen Definition einer Metamorphose, als Formänderung bei veränderter Leistung²⁹, dann reduziert Troll den Kern der Morphologie auf quantitative Aspekte. In der Anordnung der Schuppenblätter, in ihrer Funktion und ihrer Substanzqualität unterscheiden sich die Schuppenblätter diametral von den Niederblättern. Trolls morphologische Charakterisierung als Hemmungsform der Laubblätter greift zu kurz.

Heute sind die von Foster angedeuteten physiologischen Zustände, die eine Rolle spielen bei der saisonalen Abwechslung besser bekannt (Janssen and Douglas, 2007). Antonova und Popova (2018) sprechen explizit von einer Schwelle, die es, beim Übergang von den Schuppenblättern zu den Laubblättern bei *Ulmus glabra*, im genetischen Programm zu überschreiten gibt. Pabón-Mora und Gonzalez (2012) nehmen die Erkenntnisse, die die molekulare Genetik in Bezug auf die Bildung von Laubblättern gewonnen hat, hinzu und übertragen diese mit Fragezeichen auf die unterschiedliche Bildung des Schuppen- und Laubblattes. Es gibt noch keine molekulargenetische Untersuchungen der Knospenbildung.

die Knospe in der Knospe

Die schützende Rolle der Knospenschuppen ist allgemein bekannt. Karl Mikosch war einer der ersten, der sich ausführlich mit der Anatomie, Morphologie und Funktionalität von Knospenschuppen befasst hat.³⁰ Die Knospe ermöglicht es der Pflanze das Wachstum einzustellen und so ungünstige Zeiten zu überdauern. Zudem ermöglicht sie eine rasante Entwicklung, sobald die Bedingungen günstig sind. Dadurch kann die Pflanze die (kurze) Vegetationszeit optimal nutzen. Die Knospenbildung macht die Pflanzen von äusseren Bedingungen unabhängiger. Foster³¹ stellte bei seinen Untersuchungen an den fertigen Endknospen von *Aesculus Hippocastanum* fest, dass diese 7-8 paar Schuppenblätter enthalten und die Anlagen von 3-4 paar Laubblättern des diesjährigen Zweiges. Daran anschliessend fand er oft 1-2 paar Schuppenblattanlagen der Knospe des nächsten Jahres. Foster bezeichnet dieses Phänomen als Preformation. Sabatier und Barthélémy (2001) stellten die Preformation bei *Juglans regia*, Studer und Schilperoord (2015) bei *Quercus robur* fest. In den Endknospen kön-

28 Troll (1954) S. 2

29 Hansen (1907)

30 Mikosch (1876)

31 Foster (1929)

nen bereits die ersten Schuppenanlagen für die nächste Endknospe vorhanden sein. Das Gleiche trifft in abgewandelter Form für die generativen Knospen zu, die die komplette Anlage einer Blüte bzw. eines Blütenstandes enthalten. Der Übergang von den Knospenschuppen zu den Blütenanlagen kann unterschiedlich gestaltet sein. Zwischen den Knospenschuppen und den Blütenanlagen kann sich ein Sprossabschnitt mit Laubblättern befinden. Der Übergang kann aber auch unmittelbar sein, ohne dass noch Laubblätter gebildet werden.

Übergangsformen zwischen den Blättern eines Sprosses und einer Blüte sind am ehesten zu erwarten an kräftigen Sprossen mit terminaler Blüte. Ein klassisches Beispiel liefert der stinkende Nieswurz (*Helleborus foetidus*) der von Voigt (1817) zur Illustration von Goethes Metamorphose der Pflanzen (1790) (Fig. 4). Bei *Helleborus* gibt es eine gestaffelte Reihe von Übergängen, die erinnern an die Übergangsform bei *Aesculus hippocastanum* (Fig. 2). Die Übergangsformen zwischen den Laubblättern und den Perigonblättern bezeichnet man als Brakteen.

Ein weiteres klassisches Beispiel liefern die Pfingstrosengewächse. Die Strauchpfingstrose (*Paeonia suffruticosa*) ist mehrjährig, holzbildend. Sie bildet kräftige generative Knospen, aus den Knospen gehen beblätterte Blüten sprosse mit endständigen Blüten hervor. Die Übergangsformen gleichen den beschriebenen Übergangsformen bei *Helleborus foetidus*.

Grundorgankonzepte vegetative Grundorgane

Das von Wilhelm Troll geprägte Konzept der Grundorgane (1926, 1954) findet sich heute in botanischen Lehrbüchern³². Grundorgane sind per Definition Organe, die man morphologisch nicht voneinander ableiten kann und unterschiedliche Funktionen ausüben. Troll unterscheidet nur deren drei: Wurzel, Sprossachse und Blatt. Er hat nicht das Konzept von seinem Lehrer Karl Goebel und von Julius Sachs übernommen. Sachs und Goebel gehen bei der vegetativen Pflanze von vier Grundorganen aus. Sachs (1874) unterscheidet in einem ersten Schritt zwischen Wurzel und Spross und in einem zweiten Schritt zwischen Wurzel, Sprossachse, Blatt und Trichome. Mit Trichome (Haare) meint Sachs zunächst sämtliche Haartypen, die überall an der Pflanze auftreten können, dazu gehören ausdrücklich auch die Wurzelhaare. Dieses Konzept wird neuerdings u.a. von Sattler (1990, 1996), Sattler und Rutishauser (1997) und Rutishauser (2020) vertreten. Sie lassen aber ausdrücklich in Ausnahmefällen Mischformen von Grundorganen zu so in dem Genus *Utricularia* und in der Familie der Podostemaceae.

Hansen (1907) ging von nur zwei Grundorganen aus. Diese beiden Grundorgane Wurzel und Spross findet man schon bei der Keimpflanze. Er begründet die Beschränkung auf zwei Grundorgane mit einem Hinweis auf Braun, der davon ausgeht, dass es zwischen den dem

Grundorganmodell	Gliederungsmodell
I Wurzel	Ia Wurzelorgan
.....	I Wurzel Ib Wurzelachse
II Sprossachse
.....	II Spross IIa Sprossachse
.....
III Blatt	IIb Blatt

Schema 1 Grundorganmodelle der vegetativen Pflanze. Links dreiteilig und rechts viergliedrig. Links mit den klassischen Grundorganen, rechts nach zweifacher Gliederung

Blatt und dem tragenden Stängel keine Grenze gibt.³³ Hansen vergleicht das Anfangsstadium der Keimpflanze mit der erwachsenen Pflanze und stellt fest, dass die späteren Organe (Blüte und Frucht) durch eine allmähliche Umwandlung der beiden anfangs vorhandenen Grundorgane Wurzel und Spross entstehen.

Ich gehe hier von einer doppelten Gliederung aus. Wurzel und Spross sind das Ergebnis der ersten Gliederung. Nimmt man für die Wurzel eine ähnliche Gliederung vor wie beim Spross, dann kann man unterscheiden zwischen der Wurzelachse und der Wurzelhaarzone³⁴. Der Unterschied zum Konzept von Sachs ist, dass nicht ein einzelnes Haar, egal wo es wächst, den Status eines Organs hat, sondern die Wurzelhaarzone wird als Organ betrachtet. Die Wurzelhaarzone der Wurzel entspricht den Laubblättern am Spross. (Schema 1)

generative Grundorgane

Die Bildung von Sporangien wird in der morphologischen Literatur einerseits als ein zum Blatt gehörendes Gestaltungselement betrachtet, Hansen (1907), andererseits wird die Bildung von Sporangien, als ein Gestaltungselement aufgefasst, dass nicht aus dem Blatt abzuleiten sei.

Wilhelm Troll (1957) wendet das dreiteilige Grundorgankonzept der vegetativen Pflanze auch auf die Blüte an. Er sieht in der Rosette die Grundform der Blüte. Eine Rosette und eine Blüte haben beide sehr kurze Internodien. Die Rosette ist ein Kurzspross. Die Rosettenblätter sind untereinander aber alle gleich im Gegensatz dazu gibt es zwischen Staub- und Fruchtblättern grosse Unterschiede. Troll setzt die Staub- und Fruchtblätter trotzdem im Bezug zu den inneren Rosettenblättern. Im Verlauf seiner Erläuterungen zieht er eine Parallele zwischen der Entwicklung der Fruchtblätter und den Spreiten der Laubblätter. Eine weitere Parallele sieht er in der Gestaltung der Brakteen, die allerdings in der Rosette nicht vorhanden sind, und Kelchblättern. Bei den Staubblättern verweist er aber nicht auf die Rosettenblätter, sondern er stellt nur eine enge Verwandtschaft mit den Blütenblätter fest. Petalen können staminoïda-

32 Kadereit et al. (2014)

33 Braun (1854) S. 24

34 Schilperoord-Jarke (1997)

ler Herkunft sein. Baum (1949, 1951) und Leinfellner et al. (1959) vertraten die These, dass das Fruchtblatt und das Staubblatt eine gemeinsame Grundlage haben. Das wäre im Sinne des Rosettenmodells von Troll. Sie seien als modifizierte Schildblätter zu betrachten. Die hypothetische Ableitung von Frucht- und Staubblatt aus einer gemeinsamen schildförmigen Stängelblattanlage erschien auch in den Lehrbüchern, so bei Weberling (1981) und auch noch im Strasburger - Lehrbuch der Botanik (1991). Henning Kunze (1978) zeigte, dass die hypothetischen Zwischenformen während der Staubblattontogenese nicht auftreten.³⁵ Die neueren Ausgaben vom Strasburger erwähnen diese These nicht mehr.

Nach der Entdeckung des Generationenwechsels durch Wilhelm Hofmeister (1849, 1851), war für Sachs und Goebel klar, dass die Sporangienbildung (und damit auch die Bildung von Gametangien) Gestaltungsimpulse sind, die nicht in den Grundstrukturen der vegetativen Pflanze enthalten sind. Die Sporangienbildung findet an vegetativen Grundstrukturen statt, letztere bringen diese aber nicht hervor. Sachs schlägt deswegen zusätzlich zu den (vier) vegetativen Grundorganen eine weitere Klasse von Grundorganen vor, die Sporangien und die Gametangien. Die Klassifizierung von Sporangien und Gametangien als Grundorgane betont ihre Eigenständigkeit, ihre Unabhängigkeit in Bezug auf die vegetativen Organe.

Das Grundorgankonzept von Sachs führt zu der Ansicht, dass das Staubblatt (Mikrosporophyll) und das Fruchtblatt (Makrosporophyll) aus dem Zusammenspiel von zwei Organen hervorgehen. Diese Ansicht vertritt auch Goebel.³⁶ Er zeigt an Beispielen bei Farnen (u.a. an *Blechnum* sp. und *Botrychium* sp.), dass die Ursache für die Umbildung eines sterilen Farnwedels (Trophophyll) zu einem fertilen Wedel (Sporophyll) im Auftreten der Sporangien liegt. Mit dem Auftreten der Sporangien ändert sich die Struktur des Wedels. Goebel überträgt seine an den Farnen gewonnenen Erkenntnisse auf die Bildung der Sporangien bei Samenpflanzen. Bei den *Corniferopsida* (Nacktsamigen) sind die Staubbeutel Teil der Staubblätter, die Samenanlagen dagegen befinden sich an zu Samenschuppen umgewandelten Seitensprossen. Bei den *Magnoliopsida* (Bedecktsamigen) führen Blattbildung und Sporenbildung zusammen zur Bildung der Organklassen der Staub- und Fruchtblätter. Daraus ergibt sich eine partielle Homologie von Staub- und Fruchtblatt mit dem Blatt. Die Bezeichnungen Katasporophyll für das Staubblatt und Trophosporophyll für das Fruchtblatt zeigen die Verwandtschaft zum Kataphyll (Schuppenblatt) und Trophophyll (Laubblatt). (Schema 2) Es gibt keine reguläre, ästhetisch überzeugende Übergangsformen zwischen Staub- und Fruchtblatt. Die teratologischen Formen haben den Charakter von Mischformen, man kann sie als 'Katastrophosporophylle' bezeichnen.

³⁵ Schilperoord (2011)

³⁶ Goebel (1884) S. 110-112

Die ectopische Veranlagung von Samenanlagen, zum Beispiel die Bildung von Samenanlagen auf Kronblättern³⁷ bestätigt die frühen morphologischen Erkenntnisse von Goebel (1884).

Knospe mit Sprossachse

1. Schuppenblatt (Kataphyll)
2. Laubblatt (Trophophyll)

Blüte mit Blütenachse (Blütenboden)

- 1.1 Kelchblatt
- 1.2 Kronblatt
- 1.3 Staubblatt (Katasporophyll)

2. Fruchtblatt (Trophosporophyll)

Schema 2 Zusammenhang zwischen Knospe und Blüte

Staub- und Fruchtblatt

Die Organbildungsgeschichte (Organogenese) der Staub- und Fruchtblätter ist in ihren Grundzügen bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts beschrieben worden. Goebel fasste 1884 den damaligen Forschungsstand zusammen. Dieser deckt sich mit den aktuellen Forschungsergebnissen und Darstellungen, die mit Hilfe modernster Technik, mit Hilfe der Rasterelektronenmikroskopie, zu Stande gekommen sind, siehe u.a. Greyson (1994), Leins und Erbar (2008). Sie finden sich auch in Lehrbüchern, so bei Kadereit et al. (2014).

Beim Fruchtblatt wird die schlauchförmige bzw. gefaltete (asciadiate-plicate) Grundstruktur hervorgehoben. Die ascidiat-plicate Grundstruktur des Fruchtblattes weist auf Gestaltungsprozesse hin, die erinnern an die Bildungsvorgänge bei schildförmigen (peltaten) Spreiten, bei schlauchförmigen (asciadiaten) Spreiten und bei den gewöhnlichen in der Veranlagung zunächst längs gekrümmten und seitlich gefalteten (plicaten) Laubblattspreiten. In der Regel unterbleibt eine Stielbildung. Die Beschreibungen erinnern an jungen Laubblattanlagen bei denen das Streckungswachstum, das zur Stielbildung führt, nicht stattfindet. Es gibt gelegentlich aber auch gestielte Karpelle, zum Beispiel bei den Fabaceae. Der Karpellstiel entsteht, wie die Blattstiele der Laubblätter, interkalar.³⁸ Die Bildung eines verbreiteten Blattgrundes unterbleibt. Auch vollkommen ausgebildete Laubblätter bilden nicht immer einen verbreiteten Blattgrund. Solche Blätter bezeichnete Troll (1954) als blattgrundlose Blätter.

Die junge Staubblattanlage ist anfänglich im Umriss mehr oder weniger dreieckig.³⁹ Die Grundelemente des Staubblattes sind das Filament und die Anthere. Die Anthere umfasst zwei durch ein Konnektiv miteinander verbundenen Theken. Jede Theke besteht aus zwei

³⁷ Gasser et al. (1998)

³⁸ Leins und Erbar (2008)

³⁹ Leins und Erbar (2008); Kadereit et al. (2014)



Fig. 5 Überblick über oft in der Literatur erwähnte und gezeigte Beispiele von Übergangsformen. Die Reihenfolge fängt unten links mit dem Keimblatt einer Walderdbeere (*Fragaria vesca*) an und endet oben rechts bei dem Fruchtblatt und dem verlaubten Fruchtblatt der Japanischen Zierkirsche (*Prunus serrulata*). Zwischen dem Staubblatt und dem Fruchtblatt ist ein nicht gefiedertes Blatt einer Rose abgebildet. Das Rosenblatt deutet auf die Teilhomologie des Fruchtblattes mit der Laubblattspreite und auf die Teilhomologie des Staubblattes mit dem Blattgrund hin.

Nach Zeichnungen von Troll (1939, 1954) Walderdbeere (*Fragaria vesca*) eine Auswahl der Blattformen vom Keim- bis zum Hochblatt; (1928) Christrose (*Helleborus niger*) mit zwei Hochblättern und einem äusseren Perianthblatt; (1928) Seerose (*Nymphaea* sp.) mit einer Auswahl von Formen vom Blütenblatt zum Staubblatt; Troll nach Rauh (1957) Japanische Zierkirsche (*Prunus serrulata*) mit einem Fruchtblatt links und einem verlaubten Fruchtblatt rechts.

Die Reihenfolge mit allmählichen Übergängen tritt in der Natur nicht an einer einzelnen Art auf. Es brauchte mehrere Arten um die Übergänge sichtbar zu machen. Aquarell: Franziska Fahrni, © Peer Schilperoord (2018)

miteinander verwachsenen Pollensäcken. Das Konnektiv ist die Fortsetzung des Filaments. Das Filament kann blattartig abgeflacht sein.

Goebel (1884) stellte in Bezug zur alten Metamorphosenlehre fest, dass diese stets übersehen hat, dass man an einem Staubblatt zwei Teile zu unterscheiden hat. Ergebnisse der molekular-genetischen Forschung von McConnell und Barton (1998) bestätigen den Blattcharakter der Staubblätter. Ein wesentliches Merkmal der Blätter ist ihre adaxiale - abaxiale Polarität. Diese wird veranlagt bevor die Blattanlage als leichte Wölbung unter dem Rasterelektronenmikroskop sichtbar ist.⁴⁰ Die beiden Forscher untersuchten das Aussehen von PHABULOSA-Mutanten bei Arabidopsis. Bei diesen Mutanten sind die Pflanzen nicht mehr in der Lage am Blatt die Blattunterseite zu bilden. Es bilden sich stabartige Strukturen. Die Mutanten bewirken in der Blüte bei den Staubblättern eine Änderung im Konnektiv und so in der Ausrichtung der Theken. Bei den Fruchtblättern

führt die Verlustmutation zu einer Veranlagung der Samenanlagen aussen an der Basis der Fruchtblätter.

Nach morphologischen Kriterien sind sämtliche Blütenorgane Blattoorgane, denn sie erfüllen das Hauptkriterium der Lage. Die Gleichwertigkeit von Organen oder Teilen von Organen bestimmt die Morphologie anhand dreier Kriterien.⁴¹ Das Kriterium der identischen Lage im Gefüge ist das Hauptkriterium. Falls keine Entscheidung mit Hilfe dieses Kriteriums möglich ist, gibt es als erstes Hilfskriterium den Nachweis der Verwandtschaft durch eine kontinuierliche Reihe von Übergangsformen die beide Organe miteinander verbindet (Fig. 5) und als zweites Hilfskriterium das Merkmal der speziellen Qualität, das beide Organe gemeinsam haben. Die Dorsoventralität einer Blattanlage ist ein geeignetes qualitatives Merkmal. Dank der molekularen Genetik kann das Kriterium der speziellen Qualität in einem sehr frühen Entwicklungsstadium angewendet werden.

40 Eshed et al. (2001)

41 Eckardt (1964) S. 85

Module

Die Grundorgane und insbesondere das Blatt standen als Gestaltungseinheit, angefangen bei Goethe, lange Zeit im Zentrum der Aufmerksamkeit. Auch übergeordnete Organe, Organkomplexe, wie die Blüte, können als Gestaltungselement für die Bildung von Überblüten, von aus Blüten zusammengesetzten Blüten, dienen. Der beblätterte Zweig und die Knospe haben, jede für sich, Modulcharakter, sie bestimmen zu einem wesentlichen Teil die Architektur der holzigen Gewächse. Die Bildung des vegetativen Sprosses, die Bildung des Blütenstandes und die Bildung der Blüte, setzen eine geänderte Regulierung der molekular-genetischen Prozesse voraus. Die Grundstruktur einer Achse mit Seitenorganen bleibt dabei gleich. Die Blüte mit ihren vier Blütenorganen bildet eine übergeordnete Einheit, morphologisch und genetisch. *Arabidopsis thaliana* bildet keine vegetative Knospe, die Knospenbildung ist allerdings in den Brassicaceae nicht unbekannt, zum Beispiel beim Meerkohl (*Crambe maritima*).

Metamorphosenreihen

Auf Grund des Grundorgankonzeptes lässt sich eine Metamorphosenreihe vom Keim- bis zum Fruchtblatt aufstellen (Fig. 5). Diese Reihe entspricht der seriellen Anordnung der Organe an der Sprossachse. Das Stängelblatt ist das Referenzorgan. Die Reihe mit den Übergangsformen erläutert die Verwandtschaftsverhältnisse der Blattorgane untereinander. Man findet diese Reihe im Ansatz durch die ganze Geschichte der Morphologie hindurch, so auch bei Johann Wolfgang Goethe, Karl Goebel und Wilhelm Troll. Die Abbildung 4 ist eine Zusammenstellung von Blättern der Walderdbeere (*Fragaria vesca*), der Christrose (*Helleborus niger*), der Seerose (*Nymphaea* sp.) und der Japanische Zierkirsche (*Prunus serrulata*). Die Blattreihenbeispiele der einzelnen Arten sind klassische Lehrbuchbeispiele. Es gibt keine Art, die alle Formen und Übergangsformen zeigt. Das wäre die ultimative Modellpflanze. Die hier gezeigte Reihe, die alle Blattformen mit Ausnahme der Niederblätter umfasst, findet man allerdings in dieser Übersicht in der Literatur nicht.⁴² Zwischen dem Staubblatt und dem Fruchtblatt ist ein Laubblatt eingefügt, das in der Natur natürlich nicht an dieser Stelle zu finden ist. Das Laubblatt mit dem verbreiteten Blattgrund ist ein zentrales Element der Reihe. Es weist darauf hin, dass man die Reihe bis zum Staubblatt als eine Verwandlungsreihe durchlaufen kann. Aus dem Laubblatt lässt sich durch Zurücknahme der Spreite und Betonung des Blattgrundes eine Beziehung zu den Hoch-, Kelch- und Kronenblättern ableiten. Der Blattgrund gibt dabei die Grundlage für das Staubblatt ab. Es gibt zwischen dem Staubblatt und Fruchtblatt keine regelmässig gestaltete und etablierte Übergangsformen. Die Spreite des Laubblattes gibt die Grundlage für das Fruchtblatt ab, wie das Beispiel von *Prunus serrulata* zeigt. Die Gliederung des Laubblattes in Blattgrund und Blattspreite ist die Grundlage für die Bil-

42 Schilperoord-Jarke (1997)



Fig. 6 Modell einer einjährigen Blütenpflanze mit sämtlichen Blättern, vom Keimblatt bis zum Fruchtknoten. Als Vorlage für den Spross diente die Knoblauchsrauke (*Alliaria petiolata*), als Vorlage für die Blüte diente eine Blüte der Mittleren Winterkresse (*Barbarea intermedia*) und als Vorlage für die Wurzelhaarzone diente eine Keimpflanze des Weizens (*Triticum aestivum*). Aquarell: Franziska Fahrni, © Peer Schilperoord (2015)

dung der extrem unterschiedlichen Staub- und Fruchtblätter. Die serielle Anordnung der Blattorgane vom Keim- bis zum Fruchtblatt hat einen Nachteil. Man erhält den Eindruck, wenn man die Formen miteinander vergleicht, dass die Verwandlungen Schritt um Schritt erfolgen mit den erwähnten Bruch beim Übergang vom Staub- zum Fruchtblatt.

Figur 6. zeigt das Modell einer annualen Pflanze. Zwischen dem letzten Stängelblatt und der Blüte gibt es einen scharf abgegrenzten Übergang, etwas Neues, ein neues Kapitel fängt an. Dieses Erlebnis kommt nicht auf bei der Reihe in Figur 5.

Man kann statt von den Grundorganen auszugehen, von den übergeordneten Organkomplexen, von der Knospe, vom belaubten Spross und von der Blüte als Module ausgehen. Der Vergleich Knospe - Blüte zeigt die Ge-



Fig. 7 Modell einer holzbildenden Blütenpflanze. Als Vorlage für den vegetativen Spross mit dem jungen Zweig diente *Rhododendron*, als Vorlage für die Blüte diente eine Blüte der Sumpfdotterblume (*Caltha palustris*) mit zusätzlichen Kelchblättern. Die Farbe der Blütenblättern wurde der Farbe der Knospenschuppen angeglichen. Aquarell: Franziska Fahrni, © Peer Schilperoord (2015)

gensätzlichkeit der Schuppenblätter und Laubblätter in der Knospe und die Gegensätzlichkeit von Kelch-, Kronen- und Staubblättern mit den Fruchtblättern in der Blüte (Fig. 7). Der Schritt von der vegetativen Knospe zur Blüte ist nicht linear, er basiert auf Gleichzeitigkeit, die übergeordnete Gestalt der Knospe wird verglichen mit jener der Blüte.

Beide Möglichkeiten des Vergleichs, die Blattreihe und der Vergleich der Knospentypen führen zu gleichen Ergebnissen, sie bestätigen sich gegenseitig. Der Unterschied ist, das beim blattbetonten Vorgehen der Blattgrund die Grundlage für Kelch-, Kronen- und Staubblatt abgibt und beim knospenbetonten Vorgehen das Schuppenblatt. Berücksichtigt man, dass die ersten Bedecktsamigen Holzgewächse waren, dann ist das knospenbetonte Vorgehen, aus historischer Sicht zu präferieren. Es berücksichtigt den historischen Kontext.

Das erste, serielle Modell (Fig. 5) lässt sich aufstellen ohne den historischen Kontext zu berücksichtigen und passt zu (Fig. 6). Das zweite Modell in Figur 7 regt den Vergleich von vegetativer Knospe und Blüte an. Durch die Sporangienbildung findet eine Steigerung der Gesamtgestalt statt. Figur 8 zeigt schematisch den Lebenszyklus einer Pflanze mit Zweigen und Knospen.

Genetische Modelle

Goethe hat 1790 den Blattcharakter der Blütenorgane festgestellt. Seine Ansicht wurde spätestens mit der Entdeckung der SEPALLATA Familie der MADS-box Gene molekular-genetisch bestätigt.⁴³ Sepallata Mutanten bilden Blüten, in denen die Blütenorgane durch blattartige Organe ersetzt sind. Mit Hilfe einer erzwungenen Expression von SEP Genen am Spross war es umgekehrt möglich Stängelblätter durch Blütenorgane zu ersetzen. Eine abweichende These vertritt Regine Claßen-Bockhoff (2016), die die Staubblätter als eine eigene Organklasse auffasst. Sie begründet ihre Auffassung mit der einzigartigen Art der Veranlagung der Staubblätter, die nicht vergleichbar sei mit der Art wie die Laubblätter am Sprossmeristem veranlagt werden. Diese Arbeit berücksichtigt allerdings nicht die Dorsiventralität die Staubblätter und alle andere Blätter gemeinsame haben und die vielen Übergänge, die es zwischen Kronen- und Staubblättern gibt.

Nimmt man die vegetative Knospe als Ganzes hypothetisch als Grundlage für die Blüte, dann lautet die Frage, ob es Übereinstimmungen gibt in den genetischen Grundlagen, die zur Bildung einer Knospe bzw. zu einer Blüte führen. Foster beschreibt einen Antagonismus bei der Bildung von Schuppenblättern und Laubblättern. Die Spreitenbildung geht mit einem Verlust des Schuppencharakters des Blattgrundes einher. Eine vollkommene Spreite und eine vollkommene Schuppe gleichzeitig schliessen einander aus. Die Pflanze vermeidet Zwischenformen, sie können aber auftreten (Fig. 3). Zotz et al. (2011) haben die Ergebnisse der molekular-genetischen Forschung zum Thema Heteroblastie zusammengefasst. Heteroblastie bezieht sich auf die Verschiedenheit der Blattformen an einer Pflanze. Die Autoren fassen allerdings, was üblich ist, den Heteroblastiebegriff eng. Die Schuppenbildung wird, warum auch immer, ausgeklammert. Stevens (2001): «heteroblastic: having the adult parts of the plant (especially the leaves) distinctly different in form from the juvenile parts, differences sometimes to be seen in the leaves produced during the course of a single season (scale leaves are not normally taken into consideration).»⁴⁴

Es hat grosse Fortschritte gegeben bei der Entschlüsselung der genetischen Grundlagen der Bildung zusam-

⁴³ Goto et al. (2001); Zahn et al. (2005)

⁴⁴ Übersetzung: «Heteroblastisch: wenn die adulten Teile der Pflanze (insbesondere die Blätter) sich deutlich in ihrer Gestalt unterscheiden von juvenilen Teilen, die Unterschiede können manchmal im Verlauf einer einzelnen Saison an den Blättern beobachtet werden (Schuppenblätter werden üblicherweise nicht berücksichtigt).»

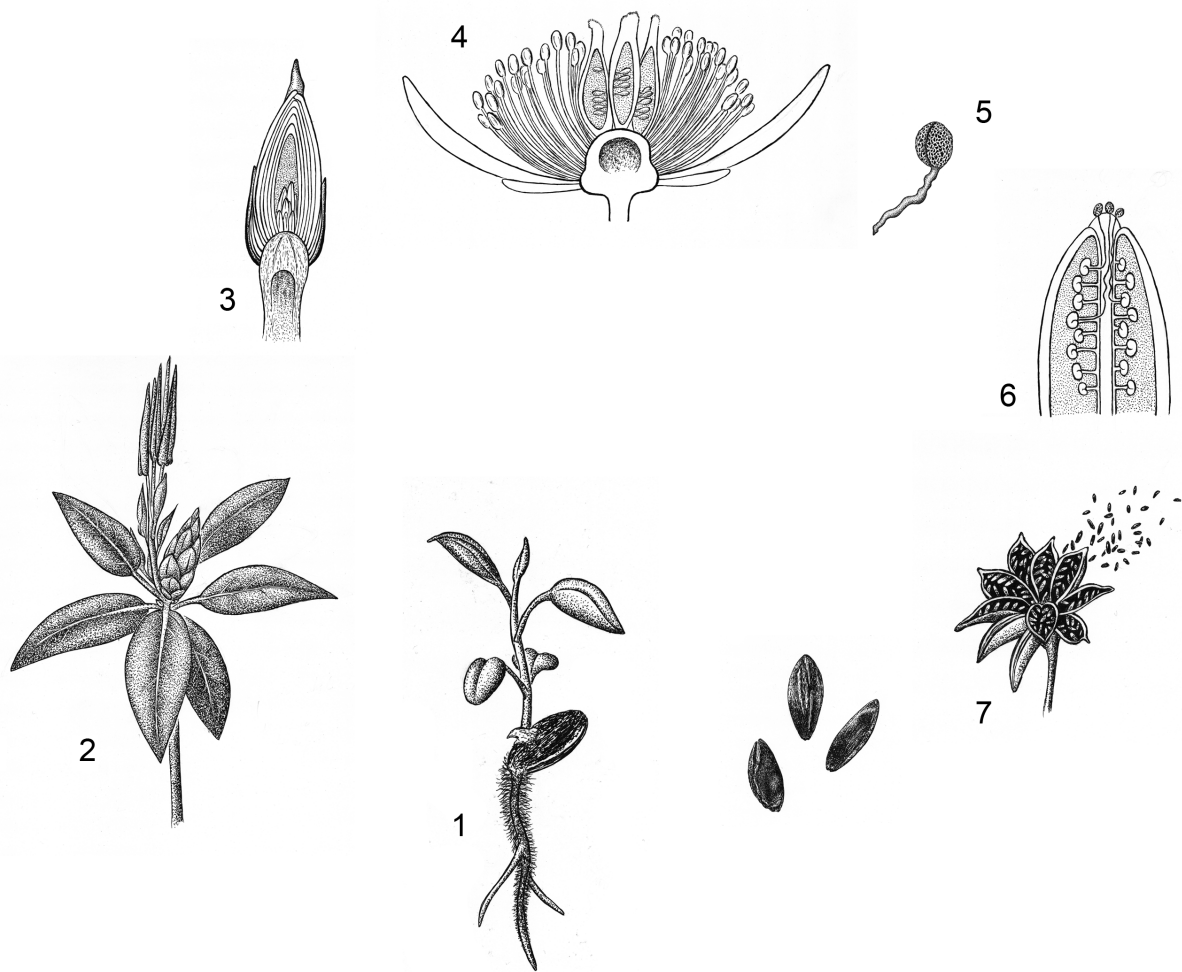


Fig. 8 Schematische Abbildung eines Lebenszyklus mit Zweigen und Knospen. Im Uhrzeigersinn von unten: 1 Keimling; 2 Spross mit einer vegetativen sprossende Knospe; 3 vegetative, ruhende Knospe vor dem Sprossen; 4 Blüte im Querschnitt mit Kelch-, Kronen-, Staub- und Fruchtblättern; 5 keimendes Pollenkorn; 6 Längsschnitt durch den oberen Teil eines Fruchtknotens mit keimenden Pollenkörnern und Samenanlagen, Befruchtung. Als Vorlage diente eine REM Aufnahme (Bowman 1994); 7 Frucht mit Samen; 8 Samen. Zeichnungen: Evelyn Lengler, ©Peer Schilperoord (2018)

mengesetzter Blattspreiten. Hier interessiert in erster Linie die Bildung der Stängelblätter mit einfachen Blattspreiten. Dazu gibt es zum Beispiel die Untersuchungen von Ichihashi et al. (2011) bei *Arabidopsis* und Toriba et al. (2019) bei Reis. Sie weisen auf die Rolle der BLADE-ON-PETIOLE Gen Familie hin, die bei der Bildung der Blattstiele und der Blattspreite bei *Arabidopsis* bzw. bei der Bildung der Blattscheide und der Blattspreite bei Reis eine entscheidende Rolle spielen. Ob diese Genklasse ebenfalls eine Rolle spielt bei der Knospenbildung und der Differenzierung in Schuppenblatt und Laubblatt ist nicht bekannt.

Long und Barton (2000) richten ihre Aufmerksamkeit auf die enge Beziehung, die es gibt zwischen den axillaren Meristemen und den Blättern in deren Achseln die Meristeme sich bilden. Ein axillares Meristem kann ein Blütenmeristem (Floral Meristem = FM), ein Infloreszenzmeristem (Inflorescence Meristem = IM) oder ein Sprossmeristem (Shoot Apical Meristem = SAM) sein. Bei *Arabidopsis* bilden sich sekundäre Sprossmeristeme

in den Achseln der Rosettenblätter. Infloreszenzmeristeme bilden sich in den Achseln von Stängelblättern (cauline leaves). Bei *Arabidopsis* sind die Blütenmeristeme in der Regel nicht von einem Blatt begleitet. Bei mutanten Formen findet man Blütenmeristeme ausnahmsweise in den Achseln von Tragblätter, von Brakteen (Grbic und Bleecker, 1996). Brakteen werden bei *Arabidopsis* immer veranlagt, aber ihre Weiterentwicklung unterbleibt und so treten sie nicht in Erscheinung (Long and Barton, 2000). Hempel et al. (1998) sehen in der Reihenfolge SAM - IM - FM den Übergang von einer vegetativen in eine generative Phase. Die genetische Basis dieser Reihe ist nicht bekannt.⁴⁵ Die Bildung von sekundären Seitensprossen in *Arabidopsis* erfolgt, wie bei allen Kräutern, sylleptisch, also ohne die Bildung einer Knospe als Zwischenstadium. Berücksichtigen wir zu den drei oben erwähnten axillaren Meristemtypen noch als viertes Meristem das Knospenmeristem (Bud

⁴⁵ Wellmer et al., (2014)

Meristem = BM), dann hat man die Reihenfolge: BM - SAM - IM - FM. Die vegetative Knospe steht am Anfang, die Blütenknospe am Ende dieser Reihe.

In dem Review von Wellmer et al. (2014) «Flower Development: Open Questions and Future Directions» ist die vegetative Knospe kein Thema. Zwar stellen die Autoren fest, dass viele Mutationen, die Defekte in der Bildung der Blütenorganen zur Folge haben, auch die Laubblattmorphologie beeinträchtigen, was auf eine gemeinsame Basis von Blatt und Blütenorganen hinweist: «supporting the idea of the common basic developmental plan of the lateral organs, on top of which floral organ identity is laid. [...] The leaf factors could physically interact with ABC factors, or with the few floral specific factors directly downstream of them [...] and thus generate new functional domains.» Auf die beiden grundsätzlich verschiedenen Blatttypen des Schuppenblattes und des Laubblattes gehen die Autoren nicht ein, sie beziehen sich an dieser Stelle auf ein im Allgemeinen bleibendes Verständnis des Blattes. Später bei der Beschreibung des Perianths wird allerdings hervorgehoben, dass «the outer perianth of angiosperm flower is morphologically distinct from leaves suggesting that their identity as such must be specified by some means. Despite some initial skepticism, it is becoming apparent that AP1 orthologs have a relatively conserved function with respect to floral organ identity in eudicots: loss of AP1 ortholog function results in venation of sepals into bract- or leaf-like organs and a loss or partial loss of flower meristem identity.» Und weiter, «one idea is [...] that the default state of organs produced by a floral meristem is a sepal-like organ, whose identity can be modified by the additional expression of B and C class genes.» Diese Überlegung ist fast das Gegenteil von der bereits erwähnten These von Baum (1949, 1951) und Leinfellner (1959), dass das peltate Blatt, die gemeinsame Grundlage abgibt für Staubblatt und Fruchtblatt. Es fehlt an einem genetischen Modell, dass die Bildung vegetativer Knospen beschreibt, bzw. die Differenzierung der Blattanlagen in Schuppen- und Laubblätter.

Zusammenfassung

Die annuelle Pflanze ist scheinbar einfacher als Holzgewächse, weswegen bereits Goethe sie als Modell zur Erläuterung der Gestalt der Bedecktsamigen nahm. In dem Modell der annualen Pflanze fehlen die Schuppenblätter als Blattorgan und die Knospen als Organkomplex. Das Modell orientiert sich an einer Wuchsform, die im Laufe der Evolution aus holzigen Gewächsen hervorgegangen ist. Das Modell einer holzigen Pflanze eignet sich besser um die morphologischen Zusammenhänge, sei es auf der Ebene der einzelnen Organe, sei es auf der Ebene der Organkomplexe zu erläutern.

Das Schuppenblatt und das Laubblatt verhalten sich in ihrer Entstehungsdynamik polar. Sie ergänzen sich. Das Schuppenblatt ist keine Hemmungsform des Laubblattes. Die von Troll vorgenommene Charakterisierung des Schuppenblattes als Niederblatt und seine Ableitung

des Niederblattes auf Grund des Prinzips der variablen Proportionen, aus dem Laubblatt, lässt die von Foster beschriebene Entstehungsdynamik ausser Betracht. Die Lage und Anordnung der Schuppenblätter und ihre spezielle Qualität weisen das Schuppenblatt als eine eigenständige Form aus. Schuppenblatt und Stängelblatt sind die zwei Grundformen des Blattes.

Das klassische Grundorgankonzept mit Blatt, Sprossachse und Wurzel ist zu statisch. Statt einer Dreiteilung wird eine doppelte Gliederung vorgeschlagen. In diesem Gliederungsmodell sind Wurzel und Spross Grundorgane, die sich ihrerseits wiederum gliedern lassen in die untergeordneten Grundorgane Sprossachse und Blatt einerseits und in Wurzelachse und Wurzelhaarzone andererseits. Das Gliederungsmodell unterscheidet sich von dem Modell von Sachs, das ebenfalls vier Grundorgane unterscheidet. Sachs nimmt statt der Wurzelhaarzone das Trichom als viertes Organ. In dem vorgeschlagenen Gliederungsmodell erscheint der Spross als Gestaltungseinheit. Je nach Entwicklungsphase der Pflanze ob vegetativ mehrjährig, vegetativ krautig, oder generativ unterliegt die Gestaltung des Sprosses unterschiedlichen inneren Bedingungen. Diese inneren Bedingungen wirken sich aus auf die Gestaltungsmöglichkeiten. Die Gestaltungsmöglichkeiten sind am weitesten eingeschränkt bei Zweigen und Knospen, die Gestaltungsmöglichkeiten nehmen zu bei krautigen vegetativen Sprossen und sind am grössten bei den Blüten.

Das klassische Grundorgankonzept setzt die Bildung der Sporangien voraus. Sie sind in diesem vegetativ geprägten Konzept bereits enthalten. In dem erweiterten Konzept von Sachs sind Sporangien und Gametangien generative Grundorgane. Aus dem Zusammenwirken der vegetativen Grundorgane mit der Sporangienbildung gehen das Staubblatt und das Fruchtblatt hervor. Staub- und Fruchtblatt sind mit dem Blatt teilhomolog.

Die Pflanze ist modular organisiert. Die Modularität bezieht sich nicht nur auf die klassischen Grundorgane, sondern auch auf übergeordnete Organe wie die vegetative Knospe, der Zweig und die Blüte. Organkomplexe können als solche eine Metamorphose durchmachen, wie das bekannte Beispiel der Überblüte der Asteraceae, dass die Organisationseinheit der Blüte als Gestaltungselement verwendet.

Es fehlt ein molekular-genetisches Modell, dass die Differenzierung in Schuppenblatt und Laubblatt beschreibt, bzw. die Übergänge von der Knospenphase über die Phase des belaubten Zweiges und des Infloreszenzes bis hin zur Blüte beschreibt.

Die Arbeit wurde finanziell unterstützt durch die MAHLE Stiftung und die Software AG Stiftung.
Es liegen keine Interessenskonflikte vor.

Literatur

Antonova IS, und Popova AS (2018) About the morphology of bud scales and cataphylls of *Ulmus glabra* Huds. (Ulmaceae). Proceedings on applied botany, genetics and breeding. VIR 179 2:118-130

- Ambrose BA, Ferrándiz C (2013) Development and the evolution of plant form. *Annual Plant Rev* 45:277-320
- Barykina RP, Churikova OA. (2014) Heteroblastic leaf development on the generative shoots of some dicotyledons. *Wulfenia* 21:33-48
- Baum H (1949) Beiträge zur Kenntnis der Schildform bei den Staubblättern. *Österr Botan Z* 96 3-4:453-466
- Baum H (1951) Die Bedeutung der diplophyllen Übergangsblätter für den Bau der Staubblätter. *Österr Bot Z* 99:228-243
- Braun Al (1851) *Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens und Bildungsgeschichte der Pflanze.* Wilhelm Engelmann, Leipzig
- Bowman JL (ed) (1994) *Arabidopsis. An atlas of morphology and development.* Springer Verlag, New York
- Claßen-Bockhoff R (2016) The shoot concept of the flower. Still up to date? *Flora* 221:46-53
- Coen E, Kennaway R, Whitewoods C (2017) On genes and form. *Development* 144:4203–4213. <https://doi.org/10.1242/dev.151910>
- Eckardt T (1964) Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. *Phytomorph* 14:79–92
- Eichler AW (1861) Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildungen. N. G. Elwert'sche Universitäts-Buchhandlung, Marburg
- Eshed Y, Baum SF, Perea JV., Bowman JL (2001) Establishment of polarity in lateral organs of plants. *Current Biol* 111:251-1260
- Foster AS (1928) Salient features of the problem of bud-scale morphology. *Biol Rev* 3 2:23–164. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1928.tb00853.x>
- Foster AS (1929) Investigations on the Morphology and Comparative History of Development of Foliar Organs I. The Foliage Leaves and Cataphyllary Structures in the Horsechestnut (*Aesculus hippocastanum* L.). First Part. *Am J Bot* 16 6:441–474. <https://doi.org/10.2307/2435891>
- Foster AS (1931) Phylogenetic and ontogenetic interpretations of the cataphyll. *Am J Bot* 53 4:243-249
- Foster AS, Barkley FA (1933) Organization and Development of Foliar Organs in *Paeonia officinalis*. *Am J Bot* 20 5:365-385. <https://doi.org/10.2307/2436330>
- Greyson RI, McDaniel CN (1994) *The Development of Flowers.* Oxford University Press, New York
- Goebel K (1880) Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Bot Ztg* 38 45:755-760, 46:769-778, 47:785-795, 48:801-815, 49:817-826, 50:833-845
- Goebel K (1884) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In: Schenk A (ed) *Handbuch der Botanik.* Dritter Band, erste Hälfte. Eduard Trewendt, Breslau
- Goebel K (1913) *Organographie der Pflanzen.* Erster Teil, Allgemeine Organographie. Zweite Aufl. Gustav Fischer, Jena
- Goethe JW (1790) Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Ettingersche Buchhandlung, Gotha
- Goto K, Kyozuka J, Bowman JL (2001) Turning floral organs into leaves, leaves into floral organs. *Current opinion in Genetics & Development* 11:449-456
- Grbic V, Bleecker AB (1996) Altered body plan is conferred on *Arabidopsis* plants carrying dominant alleles of two genes. *Development* 122:2395-2403
- Hagemann W (1984) *Die Baupläne der Pflanzen - ein vergleichende Darstellung ihrer Konstruktion.* Skriptum der Vorlesung gleichen Titels. Self-published, Heidelberg
- Hansen A (1907) *Goethes Metamorphose der Pflanzen.* Erster Teil Text. Alfred Töpelmann, Giessen
- Hansen A (1907) *Goethes Metamorphose der Pflanzen.* Zweiter Teil Tafeln. Alfred Töpelmann, Giessen
- Hempel, FD, Zambryski PC, Feldman LJ (1998) Photoinduction of Flower Identity in Vegetatively Biased Primordia. *The Plant cell* 10:1663-1675. <https://doi.org/10.2307/3870764>
- Hofmeister W (1849) *Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen : Eine Reihe mikroskopischer Unters.* Friedrich Hofmeister, Leipzig
- Hofmeister W (1851) *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Frane, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen.* Friedrich Hofmeister, Leipzig
- Ichihashi Y, Kawade K, Usami T, Horiguchi G, Takahashi T, Tsukaya H (2011) Key proliferative activity in the junction between the leaf blade and leaf petiole of *Arabidopsis*. *Plant Phys* 157:1151–1162 <https://doi.org/10.1104/pp.111.185066>
- Janssen S, Douglas C (2007) *Populus. A model system for plant biology.* *Ann rev of plant biol* 58:435-458
- Jones CA, Watson MA. (2001) Heteroblasty and preformation in Mayapple, *Podophyllum peltatum* (Berberidaceae) developmental flexibility and morphological constraint. *Amer J of Bot* 88:1340-1358
- Kadereit JW, Körner C, Kost B, Sonnewald U (2014) *Strasburger - Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften.* Springer, Berlin - Heidelberg
- Kidner CA, Umbreen S (2010) Why is leaf shape so variable? *Int J of Plant Dev Biol* 4:64-75
- Kunze H. (1978) Typologie und Morphogenese des Angiospermen-Staubblattes. *Beitr z Biol der Pflanz* 54:239–304
- Leinfellner W (1959) Petaloid verbildete Staubblätter von *Narcissus* als ein weiteres Beispiel für die Umbildung diplophyller in sekundär schlauch- oder schildförmige Spreiten. *Österr Bot Z* 107:39–44
- Long J, Barton MK (2000) Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis*. *Dev Biol* 218:S. 341–353. <https://doi.org/10.1006/dbio.1999.9572>
- Malpighi M (1999) *Die Anatomie der Pflanzen, I. und II Theil* (1675, 1679). *Ostwaldts Klassiker der exakten Wissenschaften Band 120.* Harri Deutsch, Thun - Frankfurt am Main

- McConnell JR, Barton KM (1998) Leaf polarity and meristem formation. *Development* 125:2935-2942
- Melo-de-Pinna GF de A, Cruz R (2020) Leaf development in vascular plants. In: Diego Demarco (ed) *Plant ontogeny. Studies, analyses and evolutionary implications*. Nova Science Publishers Inc, New York, pp 83-105
- Mikosch K (1876) Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie des Wissenschaften in Wien*. 74:723-755
- Pabón-Mora N, González F (2012) Leaf development, metamorphic heteroblasty and heterophyly in *Berberis s.l.* (Berberidaceae). *Bot Rev* 78:463-489
- Runions A, Tsiantis M, Prusinkiewicz P (2017) A common developmental program can produce diverse leaf shapes. *The New phytologist* 216:401-418. <https://doi.org/10.1111/nph.14449>
- Rutishauser R (2020) EvoDevo Past and future of continuum and process plant morphology. *Philosophies* 5:41
- Sabatier S, Barthélémy D (2001) Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L. (*Juglandaceae*). *Annals of Bot* 87:117-123
- Sachs J (1874) *Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft*. 4. Aufl. W. Engelmann, Leipzig
- Sachs J (1882) *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. W. Engelmann, Leipzig
- Satterlee JW, Scanlon MJ. (2019) Coordination of Leaf Development Across Developmental Axes. *Plants* 8: 433. <https://doi.org/10.3390/plants8100433>
- Sattler R (1990) Towards a more dynamic plant morphology. *Acta Biotheoretica*, 38:303-315
- Sattler R (1996) Classical Morphology and Continuum Morphology Opposition and Continuum. *Annals of Bot* 78:577-581
- Sattler R, Rutishauser R (1997) The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research. *Annals of Bot* 80:571-582
- 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 organization of the dicotyledonous plant. *Acta Biotheoretica* 45:51-63
- Schilperoord P (2015) Ein neues Modell für die Urpflanze - die mehrjährige Blütenpflanze. *Elemente der Naturwissenschaft* 103:28-40
- Schilperoord P (2018) *Pflanzenvielfalt - ein Spiel mit Formen*. Broschüre zur gleichnamigen Ausstellung, pp 56. self-published, Alvaneu Dorf
- Schuepp O (1929) Untersuchungen zur beschreibenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte von *Acer pseudoplatanus* L. *Jahrb Wiss Bot* 70:743-804
- Sitte P (1991) Morphologie und Anatomie der Sprosspflanzen. In Sitte P et al. (ed) *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Aufl. 33. Gustav Fischer, Stuttgart - Jena - New York
- Steingraeber DA (1982) Heterophyly and neof ormation of leaves in sugar maple (*Acer saccharum*). *Amer J Bot* 69:1277-1282
- Stevens PF (2001 onwards). *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 14. July 2017. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Studer-Ehrensberger K, Schilperoord P (2015) Blütenhaftes in der Metamorphose der vegetativen Jahreszuwachseinheit der Stiel-Eiche (*Quercus robur* L.). *Elemente der Naturwissenschaft* 103:5-27
- Thompson, D'Arcy W (1917) *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge
- Toriba T, Tokunaga H, Shiga T, Nie F, Naramoto S, Honda E, et al. (2019) BLADE-ON-PETIOLE genes temporally and developmentally regulate the sheath to blade ratio of rice leaves. *Nature commun* 10: 619. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08479-5>
- Troll W (1926) *Goethes morphologische Schriften*. Eugen Diederichs, Jena
- Troll W (1928) *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. Julius Springer, Berlin
- Troll W (1937) *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Erster Band Vegetationsorgane. Erster Teil. Gebrüder Bornträger, Berlin
- Troll W (1939) *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Erster Band Vegetationsorgane, zweiter Teil. Gebrüder Bornträger, Berlin
- Troll W (1954) *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. Erster Teil der vegetative Aufbau. Veb Gustav Fischer, Jena
- Troll W (1957) *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. Ein Hilfsbuch für den botanischen Unterricht und für das Selbststudium. Zweiter Teil die blühende Pflanze. Veb Gustav Fischer, Jena
- Voigt FS (1817) *Grundzüge einer Naturgeschichte, als Geschichte der Entstehung und weiteren Ausbildung der Naturkörper, mit drei Kupfern*. Frankfurt a.M.
- Weberling F(1981) *Morphologie der Blüten und der Blütenstände*. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Wellmer F, Bowman JL, Davies B, Ferrándiz C, Fletcher JC, Franks RG, Graciet E, Gregis V, Ito T, Jack TP, Jiao Y, Kater MM, Ma H, Meyerowitz EM, Prunet N, and Riechmann JL (2014) Flower development. Open questions and future directions. In N. J. Clifton (ed) *Methods in mol biol Bd. 1110:103-124*
- Zahn LM, Kong H, Leebens-Mack JH, Kim S, Soltis PS, Landherr L, Soltis DE, Depamphilis CW, Ma H (2005) The evolution of the SEPALLATA subfamily of MADS-box genes. *Genetics* 169, 4: 2209-2223
- Zotz G, Wilhelm K, Becker A (2011) Heteroblasty - a review. *Bot Review* 77:109-151