



Preview / Vorschau

Schilperoord, Peer (2011): Metamorphosen im Pflanzenreich. Lesen im Buch der Verwandlungen.

1. Aufl. Stuttgart: Verlag Freies Geistesleben.

Peer Schilperoord

Metamorphosen im Pflanzenreich

Peer Schilperoord

Metamorphosen im Pflanzenreich

Lesen im Buch der Verwandlungen

Verlag Freies Geistesleben

I. Auflage 2011

Verlag Freies Geistesleben

Landhausstraße 82, 70190 Stuttgart

Internet: www.geistesleben.com

ISBN 978-3-7725-2391-5

© 2011 Verlag Freies Geistesleben

& Urachhaus GmbH, Stuttgart

Umschlagfoto: Ailanthus altissima, Götterbaum, Peer Schilperoord

Umschlaggestaltung: Thomas Neuerer

Innenseiten/Satz: Patricia Hagel

Druck: Druckerei zu Altenburg

Printed in Germany

Inhalt

Vorwort und Danksagung 8

Einleitung 10

Das Blatt – Gestalt in ewigem Wandel 19

Zur Geschichte des Blattstudiums 20

Blattreihe, Blattentwicklung, bewegliches Denken 21

Wachstum allgemein 24

Entstehung des Blattes, Plastizität, Polarität und Umhüllung 25

Unter- und Oberblatt 31

Zusammenfassung 33

Freiheit der Spreite 33

Allseitig anhaltendes Wachstum 34

Das Schildblatt 37

Wachstum an der Spitze, an der Basis und an beiden gleichzeitig 39

Zusammenfassung 43

Fiederung, Vermannigfaltigung einfacher Spreiten 43

Ternate und alternate Gliederungen 46

Fiederblätter 47

Rückblick und Diskussion 51

Zusammenfassung und Weiterführung 54

Von den Lebermoosen zu den Bedecktsamigen 55

Einleitung 55

Lebermoose und Blattfarne 56

Lebermoose 58

Farne und Lebermoose 67

Farne und Nacktsamige 72

Zusammenfassung 75

Nacktsamige und bedecktsamige Pflanzen 75

Diskussion und Zusammenfassung 79

Die Trennung der Geschlechter – Gestaltungsfreiheit 81

Einleitung 81

Sporangienbildung 83

Entwurfphase 91

Metamorphosen 95

- Einleitung 95
- Mehrere Arten von Metamorphosen 95
- Wurzelmetamorphosen 104
- Metamere 106
- Die Blüte – die umfassendste und vollkommenste Metamorphose 108
- Morphologische Polaritäten 118
- Verifizierung 118
- Zusammenfassung 119

Eine morphologische Charakterisierung des Weizens (*Triticum aestivum* L.) 121

- Einleitung 121
- Charakterisierung des Weizens, zur Methode 122
- Frucht und Samen 122
- Embryo und Keimling 126
- Kräftigungswachstum 130
- Das Schossen, der Blühimpuls 133
- Blütenstand und Blüte 135
- Rückblick 137

Anschauende Urteilskraft 139

- Einleitung 139
- Anschauende Urteilskraft und reflektierend-diskursive Urteilskraft 139
- Wissenschaftsphilosophie und anschauende Urteilskraft 140
- Eigene Beobachtungen 146
- Polarität und Steigerung 148
- Denken in Prozessen und Denken in Kategorien 153
- Die Staubblattbäumchen von Ricinus 158

Literatur 175

Anmerkungen 163

Über den Autor 184

Das Werdende fasst das Gewordene zusammen.
Das Werdende steigert das Gewordene.

Einleitung

Vor mehr als zweihundert Jahren schrieb Johann Wolfgang Goethe sein Buch *Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Es gehört zu den Klassikern der Botanik. Es ist mehrmals herausgegeben und kommentiert worden, so auch durch die Botaniker Adolf Hansen (1907) und Wilhelm Troll (1926). Die Botanikerin Agnes Arber (1946) übersetzte die Arbeit ins Englische. Goethes Erkenntnismethode war oft Gegenstand wissenschaftlicher Analysen. Eine gute Darstellung dieser Methode und die wechselhafte Geschichte ihrer Akzeptanz findet sich bei Jost Schieren (1998). Mit dieser Arbeit wage ich den Versuch, tiefer in die Metamorphose der Pflanzen selbst einzudringen, um anschließend aufgrund der gemachten Erfahrungen die Erkenntnismethode zu reflektieren.

Seit 1790 hat sich sehr viel auf dem Gebiet der Morphologie getan. Es gab mehrere bahnbrechende Erkenntnisse. Die technischen Fortschritte im 20. Jahrhundert ermöglichten es, Goethes Frage nach der Gestalt der Pflanze immer wieder neu aufzugreifen. Goethe will die Gestalt der Pflanze verstehen. Er schaut sich die Entwicklung einer Pflanze an und sieht, wie sich die Blattgestalt ändert. Die Blätter der Keimpflanze sehen ganz anders aus als die letzten Blätter vor der Blüte. Goethe vergleicht die Blätter miteinander und stellt fest, dass es zwischen den Blattgestalten oft kleine, gleitende, aber manchmal auch große, sprunghafte Übergänge gibt. Er findet Missbildungen, die ihm helfen, sprunghafte Übergänge zu verstehen. Er sucht für die Erklärung der normal verlaufenden, regelmäßigen Metamorphose Hilfe durch das Studium von unregelmäßigen Formen, von Missbildungen: Die Letzteren können, so seine Erfahrung, dasjenige enthüllen, was die Ersteren verheimlichen.

Im 19. Jahrhundert war es Maxwell Masters (1869), der gewissenhaft möglichst viele Unregelmäßigkeiten und Missbildungen gesammelt hat. Allerdings waren sie nicht immer leicht zu interpretieren. Man konnte anhand von Missbildungen verschiedene sich widersprechende Thesen «beweisen». Deswegen war die Wissenschaft der Missbildungen – Teratologie genannt – lange verpönt. Heutzutage erleben Missbildungen eine wahre Renaissance, sie sind für die Wissenschaft unentbehrlich geworden. Ohne Missbildungen gäbe es keine Genetik. Genetiker sind Spezialisten im Hervorbringen von Missbildungen. Gerade bei ihnen ist Goethe in den letzten zwanzig Jahren auf Interesse gestoßen. Die ergänzenden ge-

netischen Untersuchungen helfen das Verheimlichte besser zu enthüllen als das Studium der Missbildungen allein. Die Genetik hat die Möglichkeit, Missbildungen zur Lösung morphologischer Fragestellungen heranzuziehen, deutlich erweitert.

Eine etwas weniger spektakuläre Erweiterung des morphologischen Arbeitsfeldes, aber mindestens so bedeutsam ist das Studium der Entwicklung der Pflanze, sei es der Embryogenese, der Blattbildung oder ganz allgemein der Organogenese. Wolfgang Hagemann (2005) hat auf dem Gebiet in den letzten vierzig Jahren wesentliche Entdeckungen gemacht, die die Morphologie weitergebracht haben. Das Studium der Entwicklungsgeschichte ermöglicht es, die Pflanze stärker in ihrer plastischen Tätigkeit zu erleben. Will man sich heute gründlich mit der Metamorphose befassen, so kann man dies meines Erachtens nicht ohne Kenntnis der Ergebnisse der Ontogenese und der molekularen Genetik tun. Ich bin allerdings auch der Meinung, dass es des morphologischen Vergleichs bedarf, es bedarf der Schulung des Vorstellungsvermögens, man muss die Bildungsprozesse innerlich nachvollziehen, um an den Kern der Pflanzenmetamorphose heranzukommen. Molekulare Genetik allein reicht nicht aus.

Seit Goethe wissen wir nicht nur viel mehr, sondern es gibt, wie gesagt, neue Hilfsmittel, neue Wissenschaftszweige. So ist es mein Anliegen, das Thema der Metamorphose unter Berücksichtigung der neueren Erkenntnisse zu behandeln. Der Anlass war, dass ich Goethes Metamorphose nicht verstanden habe, ich konnte sie nur zum Teil nachvollziehen ...

Als ich mich mit Goethes *Metamorphose der Pflanze* zu befassen begann, hatte ich mein Biologiestudium fast abgeschlossen. Ich hoffte, die Pflanze mit seiner Hilfe besser verstehen zu können. Nach einem dreiwöchigen Kurs und wiederholter Lektüre wusste ich zwar besser Bescheid über die Verwandlungsmöglichkeiten des Blattes und seiner Verwandlung zur Blüte hin. Aber die Beziehungen der Blütenorgane untereinander und zwischen den Stängelblättern und den Blütenorganen blieben mir rätselhaft.

Ich habe dann versucht, mithilfe von Wilhelm Troll (1926, 1928, 1937, 1939, 1943, 1984), Focko Weberling (1981), Peter Sitte (1991), Gerbert Grohmann (1981), Jochen Bockemühl (1964, 1966, 1967, 1970), Thomas Goebel (1988) und einer ganzen Reihe weiterer Autoren eine Antwort zu bekommen. Dabei habe ich sehr viel gelernt, bin aber mit meiner Frage nicht weitergekommen. So blieb mir unklar, welches «geheime» Verhältnis zwischen Staub- und Fruchtblättern besteht und wie das Verhältnis zwischen den Laubblättern und den Staub- und Fruchtblättern zu beschreiben

sei. Es handelt sich eben nicht um identische Organe, die man voneinander ableiten kann. Schlussendlich fand ich dann die wegweisenden Begriffe bei Goethe selber – in seinem Nachlass (Goethe 1964).

In der Literatur, die über *die Metamorphose der Pflanze* erschienen ist, wird betont, wie wichtig die von Goethe praktizierte Methode des Vergleichens für die Morphologie ist. Er gilt als Mitbegründer der vergleichenden Morphologie bei Tieren und Pflanzen (Sitte 2002). Bekannt geworden ist Goethe durch seine Darstellung der Blattmetamorphose. Es fehlt allerdings eine umfassende Analyse seines Metamorphosekonzeptes. Goethes Ansatz war wesentlich breiter, als aus seiner Veröffentlichung über die Metamorphose der Pflanzen hervorgeht (Schilperoord 1997). Was wurde ausgearbeitet, was nicht? Welche Ansätze haben in der Wissenschaft Eingang gefunden und welche nicht? Was kann man mithilfe des Metamorphosekonzeptes verstehen und was nicht?

Es geht bei der vorliegenden Arbeit nicht darum, etwas Neues zu entdecken, sondern darum, bereits Entdecktes in neuer Art anzusehen. Weiter habe ich nicht die Absicht, eine Übersicht über die Fülle der Formen der Blütenpflanzen zu geben. Wer diese sucht, besorgt sich mit Vorteil Adrian Bell, *Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen* (1994), oder die überarbeitete englische Ausgabe (2008); wenn man sich speziell für die Blüte interessiert: das Buch *Die Blüte* von Dieter Heß (1990) oder das Buch von Peter Leins und Claudia Erbar (2008): *Blüte und Frucht – Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion, Ökologie*. Das Buch von Bell liefert das Werkzeug zur Beschreibung der Pflanzenformen, es zeigt die Fülle der möglichen Formen. Bei Leo J. Hickey (1973) findet der Interessierte eine umfassende Klassifizierung der Architektur der Blätter der Zweikeimblättrigen.

Neu ist hier die Behandlung der Blattmetamorphose als Teil einer Gesamtmetamorphose. Die Entwicklung der Pflanze verläuft zyklisch. Und so sollte eine Metamorphosenlehre bei der Embryogenese anfangen und bei der Befruchtung aufhören. Bislang war die Metamorphosenlehre blattbetont. Dabei besteht die Gefahr, die Blattmetamorphose aus dem Gesamtzusammenhang herauszulösen und nur für sich isoliert zu betrachten. Die Blattmetamorphose ist hier im Rahmen des Lebenszyklus der Pflanze eingebettet.

Das erste Kapitel handelt von den Gestaltungsmöglichkeiten der Blätter der bedecktsamigen Pflanzen. Wie kann man, ausgehend von den allerersten Stadien der Blattbildung, die unendliche Vielfalt der Blattformen verstehen?

Welche Gestaltungsprozesse gibt es? Wie kommt man zum Erleben der Plastizität? Reicht es aus, ausgewachsene Blattformen miteinander zu vergleichen, oder muss man sich zusätzlich in ihr Wachstum vertiefen? Ich habe dieses Thema aufgegriffen in der Hoffnung, durch das Studium der Vielfalt der Blätter eine Grundlage für das Studium der Vielfalt der Blütenformen zu schaffen, die zum Teil auf der Plastizität des grünen Blattes beruht.

Im zweiten Kapitel geht es um den Vergleich von Lebermoosen, Farnen, nacktsamigen und bedecktsamigen Pflanzen. Die Bildung des vegetativen Körpers steht dabei im Vordergrund. Jede Gruppe erzählt ihre eigene Geschichte und gleichzeitig einen Teil der Geschichte der anderen Gruppen.

Die Trennung der Geschlechter und die Gestaltungsfreiheit sind die Themen des dritten Kapitels. Die klassische Grundorgantheorie, die die Pflanzengestalt zusammengesetzt sieht aus Wurzel, Sprossachse und Blatt, wird analysiert und zur Diskussion gestellt. Wie ist die Wechselwirkung zwischen vegetativer und generativer Phase?

Im vierten Kapitel geht es um die klassische Metamorphosenlehre, die im Grunde eine Blattmetamorphosenlehre ist. Lässt sie sich erweitern? Wie ist es, wenn man anstelle des Blattes die Metamerie, die regelmäßige Gliederung des Sprosses, ins Zentrum rückt und sich die Metamorphose als eine Metamorphose von Metameren, Sprossgliedern vorstellt? Ein Schlüssel dazu findet sich in Goethes Begriff der «organischen Entzweigung». Was meint er mit diesem Begriff? Lässt sich die Metamorphose umfassender verstehen?

Der Weizen ist Thema des fünften Kapitels. Was kann man aus seiner Gestalt ablesen? Wie kann man ihn charakterisieren? Wie unterscheidet er sich von der Ackerbohne?

Die Reflexion der Erkenntnismethode findet im sechsten Kapitel statt. Was hat Goethe mit dem Begriff der anschauenden Urteilskraft gemeint? Was lässt sich zu dem Begriff sagen, wenn man sich intensiv mit Metamorphosen befasst hat?

Im Schlusskapitel wird anhand einer konkreten und regelmäßig diskutierten Frage zur Natur der sogenannten Staubblattbäumchen der Ricinus dargelegt, wie wichtig das Denken in Prozessen ist und wie wichtig es ist, Definitionen zu hinterfragen und nicht als gegeben hinzunehmen.

Kurze Einführung in Goethes Metamorphose der Pflanzen

Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, hat in Bezug auf die morphologischen Tatsachen historischen Wert. Viele seiner Ansichten sind überholt oder präziser dargestellt worden. In Bezug auf die Methodik ist die Arbeit dagegen aktuell. Goethe geht es um den Begriff des Lebens, seine Methodik führt dazu, dass man – mit den Worten von Rudolf Steiner (1985, S. 6) – «den Organismus als ein bis in die kleinsten Teile hinein Belebtes, als sich Entwickelndes, Werdendes, als die stetige Unruhe in sich selbst vorstellt». Diese Erfahrung findet ihre Entsprechung in der Art und Weise, wie Goethe schreibt. Ralph-Rainer Wuthenows (1992) bemerkt hierzu: «Goethe bedient sich zur Beschreibung, Bestimmung und Deutung einer lebenverleihenden Sprache, die reicher ist als üblich.»

Goethe beschäftigte sich, insbesondere nachdem er 1776 einen vom Herzog Karl August geschenkten Garten pflegte, intensiv mit dem Wachstum der Pflanzen (Goethe 1985). Ein jeder, der Pflanzen gesät und gepflegt hat, kennt die Faszination, die von den Pflanzen, von der Keimung bis zur Samenbildung ausgeht. Die gleiche Faszination kann man auch an den im Frühling austreibenden Ästen von Sträuchern und Bäumen erleben. Goethe spricht von der «geheimen Verwandtschaft der verschiedenen äußeren Pflanzenteile, als der Blätter, des Kelchs, der Krone, der Staubfäden, welche sich nacheinander und gleichsam auseinander entwickeln ...». Goethe unternimmt den Versuch, die fortschreitende, regelmäßige Metamorphose von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht, «bis zu jenem Gipfel der Natur, der Fortpflanzung durch zwei Geschlechter», zu erklären.

Seine Prosa ist Grund genug, sich auch heute mit diesem «Urtext» zu befassen. Als Beispiel und zur Einführung in das Thema geben wir hier Goethes Einleitung und Zusammenfassung seiner Metamorphosenlehre wieder:

«Einleitung

1. Ein jeder, der das Wachstum der Pflanzen nur einigermaßen beobachtet, wird leicht bemerken, dass gewisse äußere Teile derselben sich manchmal verwandeln und in die Gestalt der nächstliegenden Teile bald ganz, bald mehr oder weniger übergehen.
2. So verändert sich zum Beispiel meistens die einfache Blume in eine gefüllte, wenn sich anstatt der Staubfäden und Staubbeutel Blumenblätter entwickeln, die entweder an Gestalt und Farbe vollkommen den übrigen

Blättern der Krone gleich sind oder noch sichtbare Zeichen ihres Ursprungs an sich tragen.

3. Wenn wir nun bemerken, dass es auf diese Weise der Pflanze möglich ist, einen Schritt rückwärts zu tun und die Ordnung des Wachstums umzukehren, so werden wir auf den regelmäßigen Weg der Natur desto aufmerksamer gemacht, und wir lernen die Gesetze der Umwandlung kennen, nach welchen sie einen Teil durch den andern hervorbringt und die verschiedensten Gestalten durch Modifikation eines einzigen Organs darstellt.

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

5. Es zeigt sich diese Metamorphose auf dreierlei Art: regelmäßig, unregelmäßig und zufällig.

6. Die regelmäßige Metamorphose können wir auch die fortschreitende nennen; denn sie ist es, welche sich von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht immer stufenweise wirksam bemerkbar lässt und durch Umwandlung einer Gestalt in die andere, gleichsam auf einer geistigen Leiter, zu jenem Gipfel der Natur, der Fortpflanzung durch zwei Geschlechter, hinaufsteigt. Diese ist es, welche ich mehrere Jahre aufmerksam beobachtet habe, und welche zu erklären ich gegenwärtigen Versuch unternahme. Wir werden auch deswegen bei der folgenden Demonstration die Pflanze nur insofern betrachten, als sie einjährig ist und aus dem Samenkorne zur Befruchtung unaufhaltsam vorwärts schreitet.

7. Die unregelmäßige Metamorphose könnten wir auch die rückschreitende nennen. Denn wie in jenem Fall die Natur vorwärts zu dem großen Zwecke hineilt, tritt sie hier um eine oder einige Stufen rückwärts. Wie sie dort mit unwiderstehlichem Trieb und kräftiger Anstrengung die Blumen bildet und zu den Werken der Liebe rüstet, so erschläft sie hier gleichsam und lässt unentschlossen ihr Geschöpf in einem unentschiedenen, weichen, unsern Augen oft gefälligen, aber innerlich unkräftigen und unwirksamen Zustande. Durch die Erfahrungen, welche wir an dieser Metamorphose zu machen Gelegenheit haben, werden wir dasjenige enthüllen können, was uns die regelmäßige verheimlicht, deutlich sehen, was wir dort nur schließen dürfen, und auf diese Weise steht zu hoffen, dass wir unsere Absicht am sichersten erreichen.

8. Dagegen werden wir von der dritten Metamorphose, welche zufällig, von außen, besonders durch Insekten gewirkt wird, unsere Aufmerksamkeit abwenden, weil sie uns von dem einfachen Wege, welchem wir zu folgen haben, ableiten und unseren Zweck verrücken könnte. Vielleicht findet sich an einem andern Orte Gelegenheit, von diesen monströsen und doch in gewisse Grenzen eingeschränkten Auswüchsen zu sprechen.»

Seit Goethe sind viele weitere Missbildungen bekannt geworden. Die unregelmäßige Metamorphose kann man heutzutage unterteilen in eine rück-schreitende und in eine voraus-eilende Metamorphose. Ein Beispiel einer voraus-eilenden Metamorphose ist die Bildung von Fruchtblättern anstelle von Staubblättern. Tritt diese Missbildung auf, dann finden sich in der Regel statt Kronblätter Kelchblätter. Die missgebildete Blüte schreitet in der Metamorphose im Bereich der Kronblätter zurück, im Bereich der Staubblätter aber eilt sie voraus. Ich verwende hier den Begriff der unregelmäßigen Metamorphose ganz allgemein für Missbildungen, bei denen statt des zu erwartende Organs ein anderes gebildet wird.

Am Ende seiner Arbeit fasst Goethe zusammen:

«*Wiederholung*

113. Betrachten wir eine Pflanze insofern sie ihre Lebenskraft äußert, so sehen wir dieses auf eine doppelte Art geschehen, zuerst durch das Wachstum, indem sie Stängel und Blätter hervorbringt, und sodann durch die Fortpflanzung, welche in dem Blüten- und Fruchtbau vollendet wird. Beschauen wir das Wachstum näher, so sehen wir, dass, indem die Pflanze sich von Knoten zu Knoten, von Blatt zu Blatt fortsetzt, indem sie sprosst, gleichfalls eine Fortpflanzung geschehe, die sich von der Fortpflanzung durch Blüte und Frucht, welche auf einmal geschieht, darin unterscheidet, dass sie sukzessiv ist, dass sie sich in einer Folge einzelner Entwicklungen zeigt. Diese sprossende, nach und nach sich äußernde Kraft ist mit jener, welche auf einmal eine große Fortpflanzung entwickelt, auf das genaueste verwandt. Man kann unter verschiedenen Umständen eine Pflanze nötigen, dass sie immerfort sprosse, man kann dagegen den Blütenstand beschleunigen. Jenes geschieht, wenn rohere Säfte der Pflanze in einem größeren Maße zudringen; dieses, wenn die geistigeren Kräfte in derselben überwiegen.

114. Schon dadurch, dass wir das Sprossen eine sukzessive, den Blüten und Fruchtstand aber eine simultane Fortpflanzung genannt haben, ist auch die Art, wie sich beide äußern, bezeichnet worden. Eine Pflanze, welche sprosst,

dehnt sich mehr oder weniger aus, sie entwickelt einen Stiel oder Stängel, die Zwischenräume von Knoten zu Knoten sind meist bemerkbar, und ihre Blätter breiten sich von dem Stängel nach allen Seiten zu aus. Eine Pflanze dagegen, welche blüht, hat sich in allen ihren Teilen zusammengezogen, Länge und Breite sind gleichsam aufgehoben, und alle ihre Organe sind in einem höchst konzentrierten Zustande, zunächst aneinander entwickelt.

115. Es mag nun die Pflanze sprossen, blühen oder Früchte bringen, so sind es doch nur immer dieselbigem Organe, welche, in vielfältigen Bestimmungen und unter oft veränderten Gestalten, die Vorschrift der Natur erfüllen. Dasselbe Organ, welches am Stängel als Blatt sich ausgedehnt und eine höchst mannigfaltige Gestalt angenommen hat, zieht sich nun im Kelche zusammen, dehnt sich im Blumenblatte wieder aus, zieht sich in den Geschlechtswerkzeugen zusammen, um sich als Frucht zum letzten Mal auszudehnen.

116. Diese Wirkung der Natur ist zugleich mit einer andern verbunden, mit der Versammlung verschiedener Organe um ein Zentrum nach gewissen Zahlen und Maßen, welche jedoch bei manchen Blumen oft unter gewissen Umständen weit überschritten und vielfach verändert werden.

117. Auf gleiche Weise wirkt bei der Bildung der Blüten und Früchte eine Anastomose mit, wodurch die nahe aneinander gedrängten, höchst feinen Teile der Fruktifikation entweder auf die Zeit ihrer ganzen Dauer oder auch nur auf einen Teil derselben innigst verbunden werden.

118. Doch sind diese Erscheinungen der Annäherung, Zentralstellung und Anastomose nicht allein dem Blüten- und Fruchtstande eigen; wir können vielmehr etwas Ähnliches bei den Kotyledonen wahrnehmen und andere Pflanzenteile werden uns in der Folge reichen Stoff zu ähnlichen Betrachtungen geben.

119. So wie wir nun die verschieden scheinenden Organe der sprossenden und blühenden Pflanze alle aus einem einzigen, nämlich dem Blatte, welches sich gewöhnlich an jedem Knoten entwickelt, zu erklären gesucht haben; so haben wir auch diejenigen Früchte, welche ihre Samen fest in sich zu verschließen pflegen, aus der Blattgestalt herzuleiten gewagt.

120. Es versteht sich hier von selbst, dass wir ein allgemeines Wort haben müssten, wodurch wir dieses in so verschiedene Gestalten metamorphosierte Organ bezeichnen, und alle Erscheinungen seiner Gestalt damit vergleichen könnten: gegenwärtig müssen wir uns damit begnügen, dass wir uns gewöhnen, die Erscheinungen vorwärts und rückwärts gegeneinander zu halten. Denn wir können ebensogut sagen: ein Staubwerkzeug sei ein zusammengezogenes Blumenblatt, als wir von dem Blumenblatte sagen

können: es sei ein Staubgefäß im Zustande der Ausdehnung; ein Kelchblatt sei ein zusammengezogenes, einem gewissen Grad der Verfeinerung sich näherndes Stängelblatt, als wir von einem Stängelblatt sagen können, es sei ein durch Zudringen roherer Säfte ausgedehntes Kelchblatt.

121. Ebenso lässt sich von dem Stängel sagen, er sei ein ausgedehnter Blüten- und Fruchtstand, wie wir von diesem prädiziert haben, er sei ein zusammengezogener Stängel.

122. Außerdem habe ich am Schlusse des Vortrags noch die Entwicklung der Augen in Betrachtung gezogen und dadurch die zusammengesetzten Blumen, wie auch die unbedeckten Fruchtstände zu erklären gesucht.

123. Und auf diese Weise habe ich mich bemüht, eine Meinung, welche viel Überzeugendes für mich hat, so klar und vollständig, als es mir möglich sein wollte, darzulegen. Wenn solche demohngeachtet noch nicht völlig zur Evidenz gebracht ist; wenn sie noch manchen Widersprüchen ausgesetzt sein und die vorgetragne Erklärungsart nicht überall anwendbar scheinen möchte: so wird es mir desto mehr Pflicht werden, auf alle Erinnerungen zu merken, und diese Materie in der Folge genauer und umständlicher abzuhandeln, um diese Vorstellungsart anschaulicher zu machen und ihr einen allgemeineren Beifall zu erwerben, als sie vielleicht gegenwärtig nicht erwarten kann.»

Die Stelle, an der ich Goethe nicht mehr folgen konnte, war Abschnitt 115: «Es mag nun die Pflanze sprossen, blühen oder Früchte bringen, so sind es doch nur immer dieselbigen Organe, welche, in vielfältigen Bestimmungen und unter oft veränderten Gestalten, die Vorschrift der Natur erfüllen. Dasselbe Organ, welches am Stängel als Blatt sich ausdehnt und eine höchst mannigfaltige Gestalt angenommen hat, zieht sich nun im Kelche zusammen, dehnt sich im Blumenblatte wieder aus, zieht sich in den Geschlechtswerkzeugen zusammen, um sich als Frucht zum letzten Mal auszudehnen.» Es gibt zwei Gründe, diese Stelle kritisch zu hinterfragen. Erstens gibt es keine eindeutigen Zwischenformen von Staub- und Fruchtblatt. Zweitens lässt sich der Blütenstaub nicht aus dem Stängelblatt ableiten. Die Samenanlage hat Goethe in Zusammenhang gebracht mit dem Auge einer Seitenknospe. Für den Blütenstaub fehlt der Ansatz einer Erklärung.

Das Blatt – Gestalt in ewigem Wandel

Die Vielfalt der Blattformen im Pflanzenreich ist überwältigend groß. Bereits eine Pflanze zeigt im Laufe ihrer Entwicklung verschiedenste Blattgestalten. Als Erstes zeigt die Pflanze ihre Keimblätter, die während der Samenbildung in der Mutterpflanze veranlagt werden. Diese unterscheiden sich in der Regel stark von den nachfolgenden Stängelblättern. Übergangsformen von den Stängel- zu den Hochblättern sind zahlreich. Dieser Übergang ist deshalb leicht nachvollziehbar. Dann lässt die Pflanze in einem gewaltigen Umwandlungsprozess Kelch-, Kronen-, Staub- und Fruchtblätter entstehen, die nicht als eine reine Verwandlung der vorangegangenen Stängelblätter zu verstehen sind. Schlussendlich veranlagt die Pflanze in einer völlig neuen Umgebung, umschlossen von der heranwachsenden Frucht, die ersten Blätter, die Keim- oder Samenblätter, und schließt damit den Kreis.

Die Blätter einer einzelnen Pflanze sind bereits sehr verschieden. Noch größer ist die Vielfalt der Blattformen im gesamten Pflanzenreich. Pflanzen können mit ihren Blättern Licht aufnehmen, atmen, duften, verdunsten, trinken, schützen, anlocken, abwehren, fangen, fressen, nähren, speichern, sich bewegen, tauchen, schwimmen, klettern, fliegen, täuschen, Stämme und Jungpflanzen bilden sowie Samen erzeugen.* Die Blattgestalt kann, um ein paar Beispiele zu nennen, länglich, rund, oval, einfach, gekerbt, gelappt, gefiedert, mehrfach gefiedert, pfeilförmig, schild- und schlauchförmig, sitzend oder gestielt sein.

Die Gestaltungsmöglichkeiten sind also enorm. Seit zweihundert Jahren bemühen sich Botaniker, die Bildungsgesetze, die dieser Vielfalt zugrunde liegen, aufzudecken. Johann Wolfgang Goethe, Begründer der Pflanzenmorphologie, hat seinem Freund Herder 1787 in einem Brief die viel zitierte Passage geschrieben:

«Ferner muss ich dir vertrauen, dass ich dem Geheimnis der Pflanze ganz nahe bin und dass es das Einfachste ist, was nur gedacht werden kann. Die Urpflanze wird das wunderlichste Geschöpf von der Welt, um welches mich die Natur selbst beneiden soll. Mit diesem Modell und dem Schlüssel dazu kann man alsdann noch Pflanzen ins Unendliche erfinden, die konsequent sein müssen, d.h. die, wenn sie auch nicht existieren, doch existieren könnten und nicht etwa malerische oder dichterische Schatten und Scheine sind,

* In Anlehnung an eine Textstelle von Hanspeter Schumacher.

sondern eine innere Wahrheit und Notwendigkeit haben. Dasselbe Gesetz wird sich auf alles Lebendige ausdehnen lassen.» Goethe hatte sich zu dieser Prophezeiung hinreißen lassen, nachdem er sich bereits zehn Jahre mit dem Thema befasst hatte. Aus der Begeisterung heraus, den Gesetzmäßigkeiten der Bildung organischer Naturen auf der Spur gekommen zu sein, ist diese Passage entstanden. Allerdings hat sich diese Prophezeiung nicht erfüllt, was man daran erkennt, dass sowohl die Evolution des Pflanzenreiches als auch die individuelle Entwicklung der Pflanze immer noch intensiv diskutiert werden und noch nichts von ihrer Rätselhaftigkeit eingebüßt haben.

Zur Geschichte des Blattstudiums

Die Geschichte der botanischen Illustrationen zeigt, dass man bereits seit dem frühen 15. Jahrhundert bestrebt war, die unterschiedlichen Blattformen der Pflanze naturgetreu wiederzugeben. Eine Auswahl der schönsten Illustrationen, die bis dahin praktisch nicht zugänglich waren, hat Sandra Knapp in ihrem Buch *Das Blütenmuseum. Wo Kunst und Wissenschaft sich zauberhaft vereinen* veröffentlicht (Knapp 2004).

Auch das Studium der Blattformen hat eine beachtliche Tradition; erste Ansätze findet man bereits im 17. Jahrhundert bei Marcellus Malpighi (1999). Im 20. Jahrhundert ist es Wilhelm Troll (1939), der ausführlich auf über 1000 Seiten mit über 900 Abbildungen auf die Gestaltungsvielfalt der Laubblätter eingeht. Troll versucht in dieser enzyklopädischen Arbeit die Beziehungen zwischen den vielen Blattformen herauszuarbeiten, was ihm bis zu einem gewissen Grad auch gelungen ist. Eine gewisse Starrheit haftet allerdings seinen Ableitungen an. Wir kommen darauf zurück. Durch Wolfgang Hagemann hat Trolls Arbeit in den letzten Jahrzehnten eine wesentliche Ergänzung erfahren (1970, 1982, 1984, 1991, 1999, 2002, 2005). Hagemann hat sich intensiv in die plastischen Bildungsprozesse des gesamten Pflanzenreiches eingelebt – von den Algen über die Lebermoose, Moose, Farne bis hin zu den Bedecktsamigen. In seinen Arbeiten erlebt man die organische Natur als Plastiker.

Zur gleichen Zeit hat das Blattstudium einen weiteren wichtigen Impuls erhalten, der sich u.a. in den Arbeiten von Jochen Bockemühl (1964, 1966, 1996) bemerkbar macht. Er beschreibt nicht nur, er charakterisiert auch. Wie ist die Pflanze, wie spricht sie zu mir? Er versucht die Sprache der

Metamorphose zu verstehen. Es ist ein zusätzlicher Weg, einen lebendigen Bezug zur Pflanze zu gewinnen.

Die Frage nach den biochemischen und molekulargenetischen Voraussetzungen, warum sich Formen so und nicht anders ausbilden, hat seit dem Anfang der Neunzigerjahre eine große Popularität erlangt. Die rasanten Entwicklungen in der molekularen Biologie haben in den letzten zwanzig Jahren zu einem erneuten Studium der Blattentstehung und der Blattmetamorphose geführt. Goethe (1790) ist mit seiner Arbeit über die *Metamorphose der Pflanzen* zu einem der am meisten zitierten Wissenschaftler des 18. Jahrhunderts geworden. Elliot Meyerowitz, ein führender Forscher auf dem Gebiet der molekularen Genetik, hebt Goethes Interesse an Missbildungen hervor. Ebenso betont er die Tatsache, dass Goethe die Blattnatur der Blütenorgane erkannt hat und diese nun auch mithilfe molekulargenetischer Methoden belegt ist.

Es spricht für die Bedeutung von Goethes wissenschaftlichen Ansatz, dass neben Wilhelm Troll, Wolfgang Hagemann und Jochen Bockemühl auch Molekularbiologen, wofür wir stellvertretend Enrico Coen (1993, 2000) und Elliot Meyerowitz (1989) nennen, sich auf Goethe berufen.*

Blattreihe, Blattentwicklung, bewegliches Denken

Man braucht, um die enorme Vielfalt der Blattformen zu verstehen, eine große Beweglichkeit im Vorstellungsvermögen, im Denken und in der Sprache. Man kann dieser Vielfalt auf mindestens drei verschiedenen Wegen näherkommen. Am sichersten kommt man zum Ziel, wenn man alle Wege verfolgt.

Der erste und einfachste ist der Vergleich von ausgewachsenen Blättern. Man vergleicht alle Blätter einer Pflanze vom Keimblatt bis zum Hochblatt und führt eine Form gedanklich in die nächste über. So kann man feststellen, wie die auf das Keimblatt folgenden Blätter erstarken, ihre Spreite gliedern, wie die Blattbildung einen Höhepunkt erreicht, um anschließend einfacher zu werden und sich mehr und mehr dem Stängel zu nähern. Als Beispiel habe ich hier eine Blattreihe eines Adonisröschens (*Adonis aestivalis* L.)

* Es ist klar, dass mit der Beschränkung auf die Namen von Troll, Hagemann, Bockemühl, Coen und Meyerowitz viele Wissenschaftler an dieser Stelle unerwähnt bleiben und längst nicht alle Blickrichtungen vertreten sind.

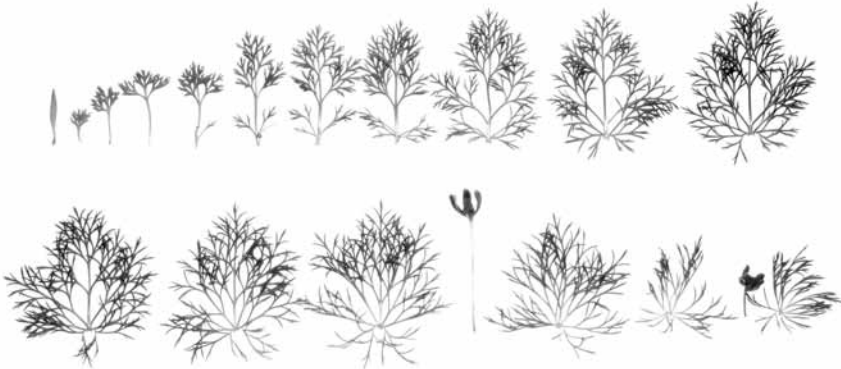


Abbildung 1:

Sommer-Blutströpfchen (*Adonis aestivalis* L.). Blattreihe, links oben das Keimblatt, anschließend die Folgeblätter und in der unteren Reihe die erste Blüte des Hauptsprosses, links davon das dazugehörige Blatt, in dessen Achsel sich ein Seitenspross mit einer weiteren Blüte befindet. Auffallend ist die Bildung der grundständigen Fiederblättchen ab dem vierten Folgeblatt. (Fotos: Peer Schilperoord)

genommen. Das Adonisröschen ist eine wärmeliebende Pflanze, die früher häufig in Getreidefeldern anzutreffen war (Abb. 1).

Es ist ein Vergnügen, sich die Blattreihen verschiedener Pflanzen anzuschauen. Gerade die Hahnenfußgewächse und die Doldengewächse zeigen eine große Mannigfaltigkeit, aber auch «einfachere» Blattreihen wie jene von der Sonnenblume lassen den Betrachter leicht eintauchen in die Wachstumsdynamik einer einzelnen Art. Solche Blattreihen finden sich u.a. bei Wilhelm Troll (1967) und insbesondere bei Jochen Bockemühl (1964, 1966, 1996). In der Regel tanzt das Keimblatt aus der Reihe. Goethe: «Sie erscheinen oft unförmlich, mit einer rohen Materie gleichsam ausgestopft und ebenso sehr in die Dicke als in die Breite ausgedehnt; ihre Gefäße sind unkenntlich und von der Masse des Ganzen kaum zu unterscheiden; sie haben fast nichts Ähnliches von einem Blatte, und wir können verleitet werden, sie für besondere Organe anzusehen.» Die nachfolgenden Blätter zeigen, wie sich die Keimpflanze stärkt, sich kräftigt, bis dann die Pflanze stark genug für die Blütenbildung ist. Der Übergang zur Blüte bzw. zum Blütenstand kann plötzlich (wie beim Löwenzahn) oder allmählich (wie bei der Sonnenblume) vonstatten gehen. Dazu nochmals Goethe: «Den Übergang zum Blütenstande sehen wir schneller oder langsamer geschehen. In dem letzten Falle bemerken wir gewöhnlich, dass die Stängelblätter von ihrer Peripherie herein sich wieder anfangen zusammenzuziehen, besonders ihre mannigfaltigen äußern

Einteilungen zu verlieren, sich dagegen an ihren untern Teilen, wo sie mit dem Stängel zusammenhängen, mehr oder weniger auszudehnen; in gleicher Zeit sehen wir, wo nicht die Räume des Stängels von Knoten zu Knoten merklich verlängert, doch wenigstens denselben gegen seinen vorigen Zustand viel feiner und schwächer gebildet.» In dem gezeigten Beispiel des Adonisröschens verhält sich die Pflanze aber anders. Sie bildet sehr früh ihre erste Blüte, bevor die Blattmetamorphose zu Ende ist. Mit jedem neuen Seitenspross und mit jeder Blüte ziehen sich die Stängelblätter immer stärker zusammen.

Beim zweiten, etwas schwierigeren Weg, den wir hier in diesem Kapitel gehen, schaut man sich die Entwicklung eines einzelnen Blattes an, von der Ausgliederung der Blattanlage an der Vegetationsspitze bis zu seiner Entfaltung. Diesen zweiten Weg ist Wolfgang Hagemann gegangen. Man hat es dabei in der Vorstellungstätigkeit mit dreidimensionalen Formen zu tun, die man ineinander überführt. Das setzt mehr Übung voraus. Man vollzieht die Entstehung der Blätter in der Vorstellung stufenlos, dazu wächst man innerlich mit dem Blatt mit; es ist ein innerliches Plastizieren. Für diesen Weg ist der Beobachter entweder auf technische Hilfsmittel zur Beobachtung der jüngsten Entwicklungsanlagen angewiesen oder aber auf Darstellungen von Wissenschaftlern, die den Entwicklungsverlauf mithilfe eines Binokulars, eines Mikroskops oder gar eines Rasterelektronenmikroskops dargestellt haben. Man wird bemerken, dass es eine Bereicherung ist, nachdem man zuerst ausgewachsene Blätter miteinander verglichen hat, den Entwicklungsgang einzelner Blätter nachvollziehen zu können. So taucht man tiefer in die Blattbildungsprozesse ein und kann die Unterschiede zwischen den ausgewachsenen Blättern besser verstehen. Hat man sich vertraut gemacht mit den plastischen Prozessen, so kann man diese an den ausgewachsenen Pflanzen ablesen. Als Beispiel für diese Betrachtungsart nehme ich hier die Blattentwicklung des Kriechenden Hahnenfußes (*Ranunculus repens* L.). Wir werden noch ausführlich auf die Abbildungen zurückkommen (Abb. 2).

Der dritte Weg setzt die Blattmetamorphosen in Bezug zu den Veränderungen, die die Sprossachse erfährt, und zu der Bildung von Seitenspross- und Seitenwurzelnanlagen. In dieser Gesamtmetamorphose lässt sich das Verbinden der Pflanze mit der Erde, ihr Grünsein, ihre Laubbildung und ihre Verwandlung zur Blüte hin studieren. Wir werden uns insbesondere bei der Betrachtung des Übergangs von der laubenden in die blühende Pflanze mit dieser Metamorphose befassen. Im Kapitel von den Lebermoosen zu den Bedecktsamigen wird dieser Weg ebenfalls besprochen.

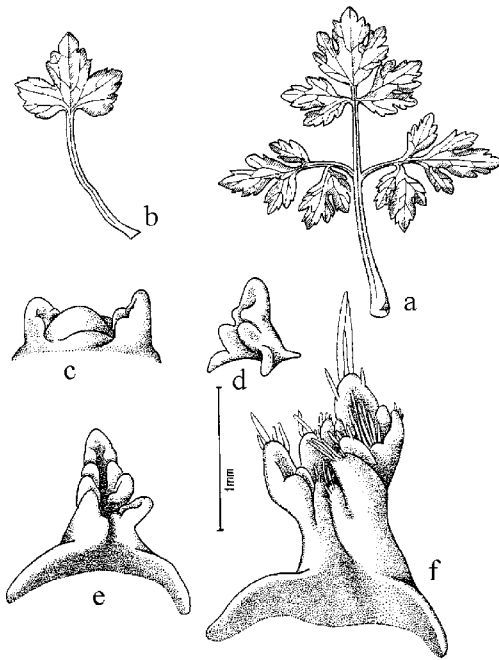


Abbildung 2:
 Kriechender Hahnenfuß (*Ranunculus repens* L.). a) Fiederblatt. b) das auf dem Keimblatt folgende erste Stängelblatt. Die Spreite ist eingeschnitten, aber noch nicht gefiedert. c) Sprossspitze mit Blattanlagen. d–f) frühere Blattstadien von a. In f bilden sich an den Spitzen die ersten Haare. (Hagemann 1970)

Wachstum allgemein

Wachstum im allgemeinsten Sinne ist die fortwährende Ausdehnung eines Körpers in allen Richtungen. Ausgehend von einem Zentrum hat ungerichtetes, rein quellendes Wachstum die Tendenz, eine Kugelform zu bilden. Zwangsläufig entstehen dadurch ein Kernbereich, ein mittlerer Bereich und ein Grenzbereich.

Kann das Wachstum nur in einer Ebene stattfinden, so bildet sich im Idealfall eine Scheibe. Auch hier können wir zwischen einem Randbereich, einem mittleren und einem Kernbereich unterscheiden. Dazu kommen noch ein Oben und ein Unten, falls sich die Scheibe parallel zur Erdoberfläche bildet.

Findet das Wachstum nur in einer Dimension statt, bilden sich linien- oder fadenförmige Strukturen, die sich in entgegengesetzte Richtungen ausdehnen.

Nun kann die Pflanze auf zwei Wegen zu den oben genannten Formen kommen. Die erste und einfachste Art ist das rein periphere Wachstum an den Grenzen. Die zweite, etwas schwieriger vorstellbare Art ist das Wachstum aller Bereiche, sowohl des Randes als auch der inneren Zone.

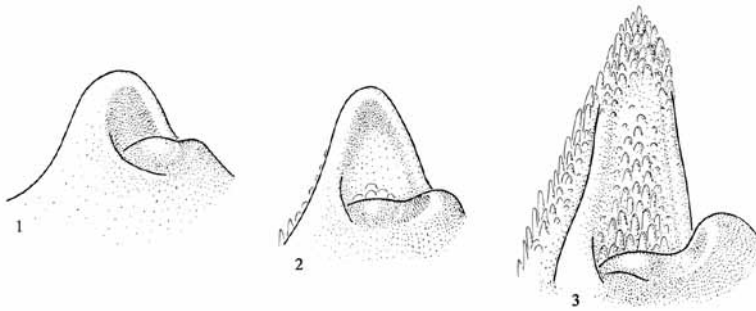
Wachstum findet nicht in einem einheitlichen, unstrukturierten Raum statt. Von außen her wirken Kräfte ein. Die Pflanze, die sich in dieses Kräfte-spiel einordnet, sieht sich dadurch veranlasst, das Wachstum an bestimmten Stellen zu stärken, abzuschwächen oder einzustellen. So entsteht die Gestalt der Pflanze. Die Pflanze hat zusätzlich die Fähigkeit, Wachstum in bereits entstandenem Gewebe punktuell neu zu entfachen. Sie verfügt dadurch über eine großartige Plastizität.

Entstehung des Blattes, Plastizität, Polarität und Umhüllung

Wir wenden uns den Arbeiten von Hagemann (1970) sowie Hagemann und Gleissberg (1996) zur Blattbildung der Blütenpflanzen (Angiospermen) zu. Das Bildungsgewebe* der Sprossspitze wächst ständig weiter. Die Sprossanlage** ist domförmig. Die Pflanze begrenzt die Größe der Sprossanlage. Aus ihr gehen sowohl die Sprossachse als auch die Blätter hervor. In regelmäßigen Intervallen wird ein Teil des Bildungsgewebes ausgegliedert, aus dem die Blattanlage hervorgeht. Sprossachse und Blatt bilden eine Einheit. Das zukünftige Achsengewebe wird kontinuierlich gebildet, die Blattanlagen werden nacheinander ausgegliedert. Die Ausgliederung der Blattanlage kündigt sich durch eine Vergrößerung der kleinzelligen Spross-

* Im Weiteren bezeichne ich das Bildungsgewebe an der Sprossspitze als Spross- oder Scheitelanlage und das Blattbildungsgewebe als Blattanlage. In der wissenschaftlichen Literatur verwendet man anstelle des Begriffes Bildungsgewebe den Begriff Meristem. Der Begriff Meristem wurde bereits 1858 durch Nägeli vorgeschlagen. Hagemann und Gleissberg 1997: «The word <meristem> was introduced by Nägeli (1858) as a zone where cells become multiplied by cell divisions.» (Meros stammt aus dem Griechischen und heißt Teil. Der Begriff meristematisch bedeutet in der botanischen Literatur teilungsfähig.) Wolfgang Hagemann schlägt anstelle des Wortes Meristem das Wort Blastozon vor. (Blastos stammt aus dem Griechischen und heißt Knospe, Keim.) Er lehnt den Begriff Meristem ab, weil der Begriff aus dem zellulären Organismuskonzept heraus entwickelt wurde, das im Widerspruch zum organismischen Konzept steht (Hagemann und Gleissberg 1996, Hagemann 1999 und 2002). Das zelluläre Organismuskonzept besagt, dass die Form der Pflanze eine Folge gerichteter Zellteilungen ist, das Organismuskonzept zeigte dagegen auf, wie Formen unabhängig von Zellteilungen entstehen. Hagemann: «Blastozones are defined as the utmost terminal growing zones of plants producing the primarily formed plant body under the influence of light, gravitation, fractionation etc. The fractions of the blastozone are organ primordia, in primitive plants branches produced by dichotomy. Organ primordia continue to be blastozones.»

** In der Literatur wird die Sprossanlage auch als apikales Meristem oder Scheitelmeristem bezeichnet. In der englischsprachigen Literatur verwendet man die Bezeichnung shoot apical meristem, abgekürzt SAM.



*Abbildung 3:
Erste Entwicklungsstadien. Die Abbildungen zeigen frühe Stadien der heranwachsenden Blattanlage. Durch die Hohlschuppenform werden die jüngeren Anlagen mit der Sprossspitze umhüllt. Die Bildung von Haaren ist ein Zeichen, dass an diesen Stellen die Phase des plastischen Wachstums vorbei ist und hier keine neuen Strukturen mehr angelegt werden. Die Haarbildung fängt zunächst auf der etwas älteren Rückseite der Blattanlage an und erst danach auf der jüngeren Bauchseite. An der Anwesenheit und der Größe der Haaranlagen ist die Richtung der Gewebedifferenzierung und Fixierung der Anlagemöglichkeiten abzulesen. (Hagemann und Gleissberg 1996).*

anlage (Erstarkung) an. Die sich heranbildende zukünftige Blattanlage wird seitlich aus dem sich ständig erneuernden Gewebe am Scheitel der Sprossspitze ausgegliedert (Ausgliederung). Zunächst findet noch keine Polarisierung des Gewebeteils statt. Erst kurz bevor sich die Blattanlage wölbt, differenziert sich das Gewebe. Die Pflanze legt jetzt fest, welche Teile sich zur Blattoberseite und welche sich zur Blattunterseite entwickeln werden. Es lassen sich in diesem Stadium bereits gewisse Genprodukte nachweisen, die die Pflanze für die Differenzierung in Blattober- und -unterseite braucht (Long and Barton 2000). Diese Differenzierung der Blattanlage in eine Ober- und eine Unterseite ist einer der wesentlichen Prozesse der Blattbildung. Es entsteht ein leicht ovales Bildungsgewebe, das sich in der Mitte zu wölben beginnt. Ein Rand entsteht mit einer Ober- und einer Unterseite (Abb. 3).

Dieser Rand ist für das Blatt charakteristisch (Hagemann 1970, 2005). An der Sprossspitze bildet sich durch die Art des Wachsens von selbst ein Differenzierungsgefälle. An der Spitze befindet sich das teilungsfähige Gewebe, weiter abwärts nimmt die Teilungsfähigkeit zugunsten der Differenzierung ab. Bei der Wölbung der jungen Blattanlage strecken sich die Zellen der Unterseite stärker als die jüngeren, weniger differenzierten der Oberseite. Dadurch krümmt sich die Blattanlage zur Sprossspitze hin. Später wird diese zeitlich bedingte Krümmung wieder rückgängig

gemacht. Gleichzeitig mit der Krümmung verbreitert sich die Basis der Blattanlage. Benachbartes Gewebe wird zum Wachstum angeregt und in die Anlage aufgenommen, inkorporiert (Inkorporation). Gleichzeitig nimmt der Durchmesser der Sprossachse zu. Die Folge ist, dass aus der kleinen, rand- oder wulstförmigen Wölbung eine schuppenförmige Struktur hervorgeht, die schneller wächst als die Sprossspitze, dieser voraus-eilt und sie zu umhüllen anfängt. Das Sprossbildungsgewebe ist von allen Seiten umhüllt; hier schafft die Pflanze einen eigenen, von der Umgebung abgeschlossenen Raum. Aus dem Verborgenen heraus entsteht die Pflanze.

Fassen wir die Entwicklungsphasen zusammen:

Erstarkung und Ausgliederung an der Sprossspitze: Nachdem das Bildungsgewebe an der Sprossspitze eine bestimmte Mächtigkeit erlangt hat, kann ein Teil dieses Gewebes zur Seite hin ausgegliedert und zur Blattbildungsanlage werden. Nach erfolgter Ausgliederung, auch Fraktionierung genannt, nimmt die Sprossanlage, die durch die Ausgliederung kleiner geworden ist, wieder an Größe zu.

Gliederung der Blattbildungsanlage, primäre Morphogenese: Während dieser Phase, die man auch als primäre Formbildungsphase des Blattes bezeichnen kann, vergrößert sich die Blattanlage. Eine Gliederung der Anlage erreicht die Pflanze, indem sie stellenweise das Wachstum zurücknimmt oder gar anhält und an anderen Stellen fortsetzt. Diese Phase dauert so lange, bis die Grundform des zukünftigen Blattes entstanden ist. Die Blütenpflanzen durchlaufen diese Phase schnell. Bei einer Größe von einem halben Millimeter ist bei kleinblättrigen Pflanzen diese Phase bereits abgeschlossen. Bei großblättrigen Pflanzen wie beim Engelwurz (*Archangelica officinalis*) erlischt diese Phase bei einer Länge von etwa 15 mm.

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

Die sekundäre Morphogenese: Während der zweiten Formbildungsphase werden keine neuen Organe bzw. Organglieder mehr angelegt. Die angelegten Teile erreichen ihre definitive Größe. Während dieser Phase können sich die Proportionen noch ändern.

* Hagemann (1970) unterscheidet drei Prozesse: primäre Morphogenese, sekundäre Morphogenese, Histogenese. Die primäre Morphogenese unterteile ich hier in 1. Erstarkung der Sprossanlage und Ausgliederung der Blattanlagen und 2. Gliederung der Blattanlage.

Die drei letztgenannten Schritte laufen in der sich bildenden Blattanlage nebeneinander ab. Die Übergänge zwischen der primären Morphogenese und der Histogenese sowie zwischen der primären und der sekundären Morphogenese sind fließend. Bereits sehr früh in der Entwicklung sieht man an gewissen Stellen Haare entstehen, die zeigen, dass die primäre Morphogenese hier abgeschlossen ist. Ein zweiter Hinweis ist die Bildung von Vakuolen in den sich streckenden Zellen. Die sekundäre Morphogenese kann bereits zu einer erheblichen Dehnung der Blattfläche geführt haben, auch wenn der Rand noch gliederungsfähig ist.

Die annähernd dreieckige Hohlschuppe, die sich um den Sprossgipfel legt, ist Ausgangspunkt für weitere Gliederungen der Blattanlage. Die schuppenförmige, im Bereich der Mittelachse erstarrte Gestalt verkörpert nach Hagemann (1970) «bereits den Typus des Blattes in allgemeinste Form. Aus diesen einfachen Anlagen entwickelt sich in weiteren Schritten die große Mannigfaltigkeit der Blätter, wie sie sich dem Auge darbietet. Diese Entwicklung ist nicht leicht zu überblicken, da verschiedene Wachstumsvorgänge unter wechselseitiger Verknüpfung daran beteiligt sind.»

Bleiben wir zunächst bei der Ansatzstelle des Blattes an der Sprossachse. Die Blattanlage entsteht nicht auf einen Schlag, sondern nach und nach. Sie inkorporiert benachbartes Gewebe, während die vorhandenen Teile schon in die Höhe und Breite wachsen. Kommt der Umfassungsvorgang frühzeitig zum Abschluss, wie zum Beispiel innerhalb der Gattung der Nachtkerzen (*Oenothera*), so ist die Ansatzstelle des Blattes schmal (Abb. 4).

Die seitliche Ausdehnung der Blattanlage (Meristeminkorporation) kann aber auch ohne Weiteres so weit voranschreiten, dass sich die beiden Ränder auf der gegenüberliegenden Seite treffen und dort verschmelzen (Meristemfusion) und weiter wachsen. Das Beispiel des Blattes des Hasenohrs (*Bupleurum rotundifolium* L.) – einer Pflanze, die ebenfalls wie das Blutströpfchen eine Begleitpflanze des Getreides in wärmeren Gebieten war – zeigt, dass eine einzelne Anlage durch Meristeminkorporation in der Lage ist, eine stängelumfassende Struktur zu bilden (Abb. 5). Auf diese Weise können auch zwei Blattanlagen miteinander verwachsen. Schöne Beispiele liefern die Nelken und die hier gezeigten paarig verwachsenen Blätter des Garten-Geißblattes (*Lonicera caprifolium* L., Abb. 6).

Das Beispiel des Knäuelgras (*Dactylis glomerata* L.) zeigt, dass Gräser schon bei der Ausgliederung der Blattanlage aus dem Sprossmeristem einen großen Teil der Achse umfassen (Abb. 7). Bei fortschreitender Meristeminkorporation findet eine Fusion statt, was zum röhrenförmigen Knoten

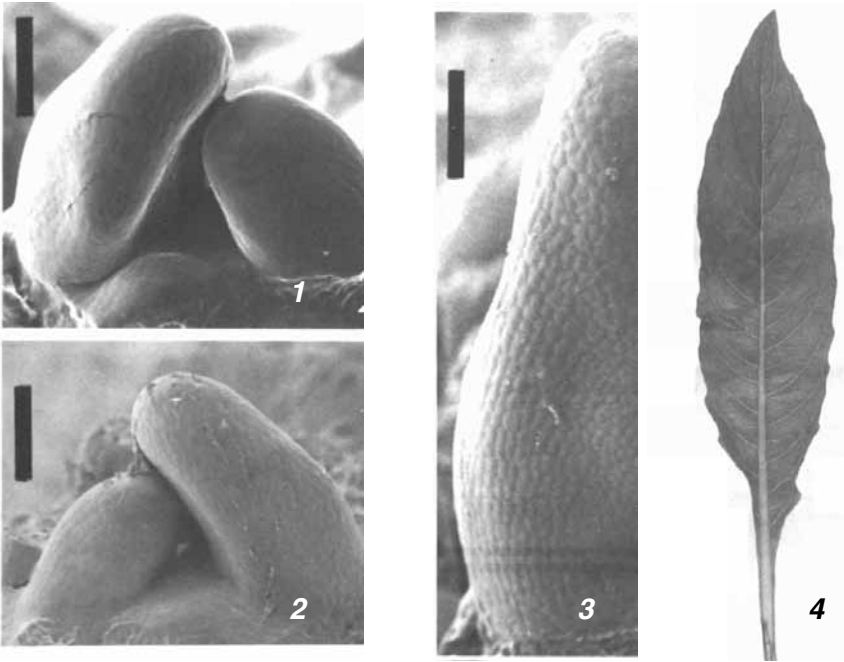


Abbildung 4:
 Zweijährige Nachtkerze (*Oenothera biennis* L.). Die ersten Blattanlagen in 1 und 2. Die Anlage in 3 hat eine Länge von 0,48 mm. Balkenlänge jeweils 0,1 mm. Rechts, 4, ein 15 cm langes Blatt aus der Rosette. Der Blattstielansatz bleibt schmal, neues Gewebe wird nicht in die Anlage integriert. (Hagemann und Gleissberg 1996).



Abbildung 5:
 Rundblättriges Hasenohr (*Bupleurum rotundifolium* L.). Die Blätter umfassen den Stängel vollständig durch Meristemin-korporation und Meristemfusion im Bereich des Blattgrundes. (Foto: Peer Schilperoord)



Abbildung 6:
Garten-Geißblatt (*Lonicera caprifolium* L.). Die oberen Blattpaare sind nach der Meristemfusion an der Basis miteinander verwachsen. (Foto: Peer Schilperoord)

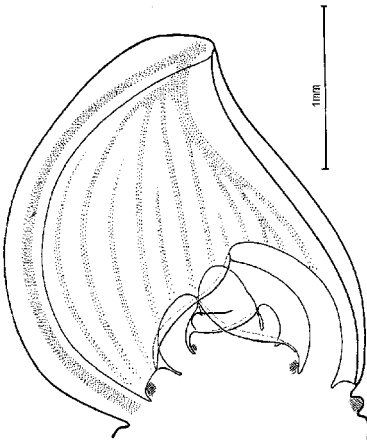


Abbildung 7:
Knäuelgras (*Dactylis glomerata* L.). Die Blattanlagen umfassen an der Basis schon bald die Sprossachse. In der Zeichnung sind die äußeren Blattanlagen so dargestellt, dass man die inneren Anlagen noch sehen kann. (Hagemann 1970)



Abbildung 8:
Eselsdistel (*Onopordum acanthium* L.). Das Blatt zieht sich flügelartig die Sprossachse entlang. Auffallend ist die Dornbildung am Spreitenrand. Die junge Blütenknospe wird sich zur Blüte hin aufrichten. (Foto: Peer Schilperoord)

(Blattfuß) führt. Die Ausdehnung der Blattanlage an der Sprossachse kann zu einer Umfassung des Stängels führen, sie kann sich auch der Achse entlang nach unten ziehen, wodurch sich die Blattbasis beidseitig in einen Stängel- flügel ausweitet, der sich wie bei der Eselsdistel (*Onopordum acanthium* L.) bis zum nächsten Blatt erstrecken kann (Abb. 8).

Die Betonung des Blattfußes am Stängel kann mit einer Vereinfachung einhergehen, bei der die Pflanze auf die Bildung eines Blattstieles verzichtet.

Unter- und Oberblatt

Ein wichtiger Schritt bei der Weiterentwicklung des Blattes ist die Gliederung in Unter- und Oberblattanlage durch eine lokal begrenzte Einschränkung des Randwachstums. Aus der Oberblattanlage geht die Spreite, aus der Unterblattanlage der Blattfuß und aus dem dazwischen liegenden Bereich geht der Blattstiel hervor.* Sehr frühzeitig und scharf erscheint diese Gliederung bei Nebenblatt (Stipel) bildenden Blättern. In diesem Stadium ist bereits die spätere, dreigliedrige Blattform mit Blattfuß, Blattstiel und Blattspreite angelegt. Falls sich Nebenblätter bilden, ist jene Region, die später zum Blattstiel heranwachsen wird, besonders klar ersichtlich. Die Nebenblätter eilen in ihrer Entwicklung der Blattspreite voraus, wie das Beispiel der Magnolie (*Magnolia yulan* Desf.) zeigt (Abb. 9).

Bei vielen Blättern ist allerdings die Gliederung in Unter- und Oberblatt nicht durch zusätzliche Wachstumsvorgänge im Unterblatt hervorgehoben. Bei der Nachtkerze (Abb. 4) ist lediglich eine Entwicklungshemmung in den basalen Randabschnitten bei gleichzeitig gefördertem Dickenwachstum bemerkbar. Schließlich gibt es Blätter, bei denen das Randmeristem des Unterblattes sich direkt in das Randmeristem des Oberblattes fortsetzt und kein Blattstiel gebildet wird. Solche Blätter finden sich oft im Übergangsbereich von der Stängelblattregion in die Blütenregion, wie das Beispiel der Schafgarbe (*Achillea millefolium* L.) zeigt (Abb. 10).

* Die Bezeichnungen Unter- und Oberblatt können zur Verwirrung führen. Nicht gemeint sind die Unter- bzw. Oberseite des Blattes. Gemeint sind die Ansatzstelle des Blattes und die zukünftige Blattspreite.

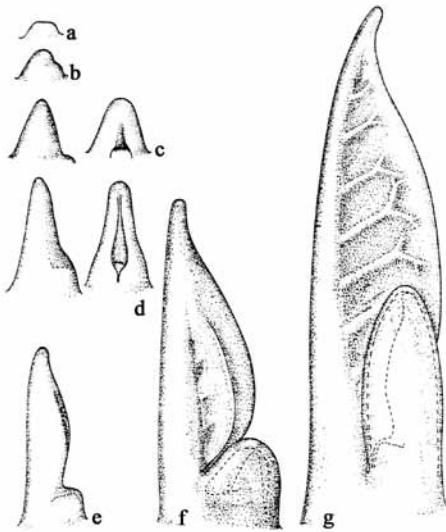


Abbildung 9:
 Magnolie (*Magnolia yulan*
 Desf.). Gliederung in Unter- und
 Oberblatt in b und nachfolgend
 Entstehung der Spreite und der
 beiden Stipeln. In c und d ist
 die Blattanlage jeweils links von
 der Seite und rechts von vorne
 gezeichnet. In f und g ist die
 Sprossanlage gestrichelt wie-
 dergegeben. Die Sprossanlage
 ist von den beiden Stipeln voll-
 kommen umhüllt. Anschließend
 an g findet die Blattstielbildung
 statt. (Hagemann 1970)

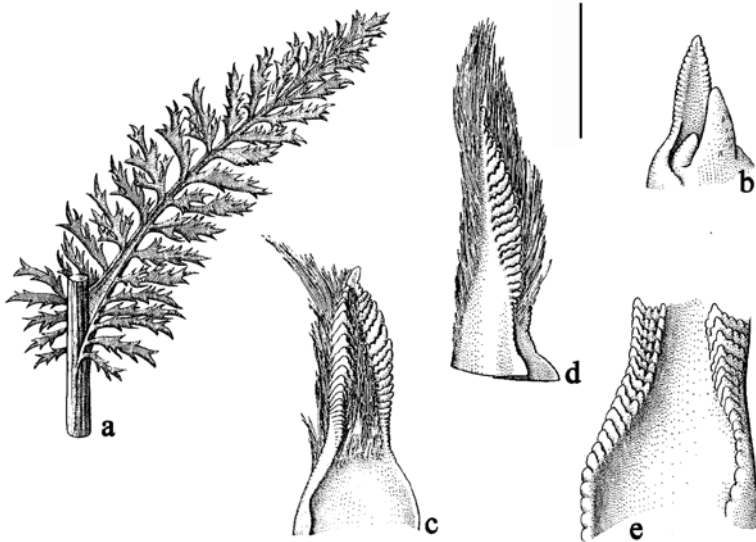


Abbildung 10:
 Schafgarbe (*Achillea millefolium*
 L.). Blattentwicklung eines Stängelblattes: a) aus-
 gewachsenes Blatt. b–e) verschiedene Entwicklungsstadien. Auffallend ist die von oben
 nach unten fortschreitende Gliederung der Blattrandanlage, die auf den Blattgrund über-
 greift. (Hagemann 1970)

Zusammenfassung

Ich unterscheide sieben verschiedene Vorgänge, die die Entstehung des Blattes kennzeichnen:

- Erstarkung des Bildungsgewebes (Meristemvermehrung), Vergrößerung, Kräftigung des meristematischen Gewebes* (Sprossanlage).
- Ausgliederung von Bildungsgewebe (Meristenausgliederung), dazu braucht das Gewebe eine gewisse Größe (Blattanlage).
- Polarisierung, Entstehung einer Oberseite und einer Unterseite der Blattanlage.
- Eingliederung von Bildungsgewebe (Meristeminkorporation) durch Anregung des Wachstums von benachbartem Gewebe und Eingliederung in die bestehende Anlage.
- Verschmelzung von Bildungsgewebe (Meristemfusion), wenn die Inkorporation von zwei Seiten her stattfindet und beide Seiten miteinander verbunden werden.
- Gliederung, Unterteilung von Bildungsgewebe (Meristemfraktionierung), durch Aussetzen oder Verlangsamen des Wachstums an bestimmten Stellen der Anlage.
- Einhüllung des Sprossbildungsgewebes durch die heranwachsende Blattanlage.

Freiheit der Spreite

Die Gestalt des Blattfußes richtet sich stark nach der Gestalt des Stängels. Er muss anfänglich mit in die Breite wachsen, damit er mit dem Kräftigungswachstum des Stängels im Gleichschritt ist und nicht abgesprengt wird. Bildet die Pflanze am Blattfuß Nebenblätter aus, die die Sprossanlage umhüllen, dann passiert es oft, dass diese Nebenblätter nach der Entfaltung der Blattspreite abgesprengt werden. Diese abgesprengten Nebenblätter sind häutig, Blattgrün ist nicht vorhanden, und sie sind nicht in der Lage, weiter zu wachsen. Solche Nebenblätter findet man bei vielen Arten, u.a. an Buchen und Erlen.

* Hagemann und Gleissberg (S. 130) verwenden die Begriffe blastozone growth (= Wachstum des Blastozons) und corroboration (= Erstarkung).

Die Trennung der Geschlechter – Gestaltungsfreiheit

Einleitung

Im Kapitel von den Lebermoosen zu den Bedecktsamigen stand der Wandel des vegetativen Körpers der Pflanze im Vordergrund. In diesem Kapitel geht es um die Trennung der Geschlechter unter dem Aspekt der Gestaltungsfreiheit.

Diese Trennung macht sich bei den Blütenpflanzen (Angiospermen) nicht nur in der Bildung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen (Gameten) bemerkbar, sondern auch in der Bildung der Staub- und Fruchtblätter. In den Staubbeuteln und den Samenanlagen reifen zunächst Sporen heran, die sich aber sofort zu Pollenkörnern und Embryosäcken weiterentwickeln. Pollenkorn und Embryosack sind die «Behälter» (Gametangien) der Geschlechtszellen. Eine Kritik der Grundorgantheorie und die Forderung, das Konzept auch auf die Organe der generativen Vermehrung auszudehnen, finden sich bereits bei Julius Sachs (1882, S. 15) in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie: «Die hergebrachte Einteilung aller Pflanzenorgane in Wurzel, Stamm und Blatt entspricht nicht mehr dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft. – Im besten Falle könnte sie ausschließlich von den Vegetationsorganen gelten, doch wird ... aus den folgenden Vorlesungen deutlich hervorgehen, dass es keinen rechten Sinn hat, Stamm und Blätter voneinander getrennt als zwei den Wurzeln koordinierte Kategorien zu betrachten, dass vielmehr beide zusammen als Spross der Wurzel zu koordinieren sind.»

Und weiter: «Dass man die Fortpflanzungsorgane zunächst der Phanerogamen als Blätter oder als Anhängsel von solchen im Sinne der Metamorphosenlehre auffasste, war nur so lange gerechtfertigt, als man die Staubgefäße und Carpelle der Phanerogamen für die wahren Geschlechtsorgane hielt. Eine Subsumption der Archegonien und Antheridien unter einen der allgemeinen sogenannten morphologischen Begriffe fand überhaupt nicht statt, ohne dass man es jedoch wagte, aus ihnen im Widerspruch zu der veralteten Metamorphosenlehre* eine besondere Kategorie von Organen zu bilden.»

* Auch heute findet man Vertreter der Metamorphosenlehre, die z.B. das Staubblatt mit dem Stängelblatt gleichsetzen und die Fortschritte, der Morphologie nicht berücksichtigen.

Sachs weist im zweiten Abschnitt auf die Entdeckung des Generationenwechsels durch Wilhelm Hofmeister (1851) hin. Die heute vertretene Grundorgantheorie geht an dieser Tatsache vorbei, sie ist auf dem Erkenntnisstand von 1850 stehen geblieben. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass Sporangien und Gametangien für die Vertreter der Grundorgantheorie nicht existieren. Es ist nur darauf hingewiesen, dass diese Entdeckung nicht in die Grundorgantheorie eingeflossen ist. Julius Sachs schlug eine erweiterte Grundorgantheorie vor. In seinen *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie* (1882, S. 15) unterschied er drei Organkategorien:

1. vegetative Organe: Wurzel und Spross innerhalb der reproduktiven Organe
 2. Sporangien mit den Sporen
 3. Gametangien: weibliche Archegonien und männliche Antheridien.
- Die übrigen Organtypen sind nach Sachs rudimentär entwickelte Organe dieser Kategorien.

Sachs schlägt eine neue, erweiterte Grundorgantheorie vor. Statt Wurzel, Blatt und Sprossachse sind für ihn Wurzel und Spross die vegetativen Grundorgane. Er ergänzt diese mit den reproduktiven Grundorganen der Sporangien (Bildung der Sporen) und Gametangien (Bildung der Geschlechtszellen).*

Was ist gemeint mit Gestaltungsfreiheit? Fasst man Goethes Metamorphose als reine Blattmetamorphose auf, dann sind die Pollensäcke und Samenanlagen Bestandteile des Blattes, es sind keine eigenständige Formen. Sieht man Pollensäcke und Samenanlagen als eigenständigen Formen, die nicht abzuleiten sind aus dem Blatt, dann gehen Staub- und Fruchtblatt aus dem Zusammenwirken zweier unabhängiger Gestaltungsimpulse hervor.** Die Frage ist: Wie frei ist die Pflanze in der Handhabung ihrer Gestaltungsimpulse?

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.***

* Die Gliederung in Wurzel und Spross, die Sachs vornimmt, habe ich nochmals unterteilt in Wurzelachse und Wurzelorgan (Haube, Wurzelhaarzone) bzw. Sprossachse und Blatt (Schilperoord, 1997, 2007). Siehe Kapitel Metamorphosen, S. 99.

** In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts führte die fehlende Einsicht in die eigenständige Natur der Sporangien bei der Interpretation des Staubblattes zur These, dass das Staubblatt aus einer Anlage eines Schildblattes hervorgeht. Siehe Kapitel Metamorphosen.

*** Die Ansicht, dass das sporenbildende Gewebe ein eigenes Meristem bildet, findet sich neuerdings in molekulargenetischen Untersuchungen bestätigt (Scott et al. 2004). Siehe auch das Kapitel über Metamorphosen, S. 99ff.

Sporangienbildung

Die Sporangienbildung ist für die verschiedenen Pflanzengruppen seit Langem untersucht und beschrieben worden. Wie sieht die Wechselwirkung zwischen der Sporangienbildung und der Bildung der vegetativen Organe aus? Es folgt hier eine kurze (unvollständige) Zusammenstellung.

Preissia quadrata (Scop.) Nees, *Quadratkopf Lebermoos*. Bei diesem hochentwickelten Lebermoos bildet der Thallus zwei verschiedene Schirmchen aus. Das kürzere, ca. 2 cm hohe Schirmchen bildet in seinem Hut, in den Antheridien, die männlichen Geschlechtszellen. Diese Geschlechtszellen werden von Wassertropfen, die auf den verschleimten Hut fallen und zerstäuben, hinaufgetragen zur Unterseite der weiblichen Schirmchen. Hier befruchten sie die weiblichen Geschlechtszellen in den Archegonien. Es bildet sich der diploide Sporophyt. Dieser besteht, wie wir gesehen haben, lediglich aus einem Fuß, einem kurzen Stiel und einer Sporenkapsel. In der Kapsel findet die Reifeteilung statt. Sobald die Sporen reif sind, springt die Kapsel auf. Aus den Sporen gehen die haploiden Thalli hervor (Abb. 65 – 67).



Abbildung 65:
Quadratkopfmoss (*Preissia quadrata* (Scop.) Nees.). Thalli mit Archegonien- (w) und Antheridienträgern (m). Die Archegonien mit den weiblichen Gameten befinden sich auf der Unterseite des Schirmchens und sind nicht sichtbar. Die männlichen Gameten befinden sich in der Oberseite der kurzgestielten Schirmchen (m). (Foto: Peer Schilperoord)



Abbildung 66:
Quadratkopfmoss (*Preissia quadrata* (Scop.) Nees.). Die Befruchtung hat stattgefunden, und die Sporangien in der Unterseite der langgestielten Archegonienträger sind reif, gleichzeitig stirbt der Thallus ab. Im Oval rechts, männliche Thalli mit den 1 – 2 cm hohen Antheridienträgern. (Foto: Peer Schilperoord)



Abbildung 67:
Quadratkopfmoss (Preissia quadrata (Scop.) Nees.). Nach der Befruchtung wächst der kurz gestielte Sporangienträger mit der schwarzen Sporangienkapsel aus dem Archegonium heraus. Die Kapsel ist reif. (Foto: Peer Schilperoord)



Abbildung 68:
Ackerschachtelhalm (Equisetum arvense L.), Fertiler Spross mit Blattwirtel (b), Ring oder Annulus (a) und die wirtelig angeordneten Sporophylle (s). (Foto: Peer Schilperoord)

Equisetum arvense L., 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 aus dem Boden zu schießen. 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 Merisme, deshalb können die Sprossen sehr schnell emporwachsen (Abb. 68).^{*} Eventuelle Seitensprosse entspringen nicht den Achseln der Blättchen, sie entspringen der Sprossachse unmittelbar unterhalb der Blattwirtel.

* Das Stängelwachstum der Gräser verläuft nach dem gleichen Prinzip.

Die zapfenförmigen Sporophyllstände bleiben ohne Blattgrün und welken nach der Sporenbildung sehr rasch. Sporangienbildung und Blattbildung sind beim Schachtelhalm auf eigentümliche Weise miteinander verwoben. Die Blüte (oder Sporophyllstand) weist wie die Blätter eine wirtelige Organisation auf. Die Sporophylle sehen wie einbeinige Tische aus, an deren Unterseite rund um das «Tischbein» herum sich eine Anzahl Sporensäcke bildet. An der Basis des Sporophyllstandes bildet die Pflanze eine ringförmige Verdickung, Annulus genannt. Der Annulus ist ein Wirtel, welcher die Blattbildung bereits zurückgenommen hat. Die ringförmige Veranlagung der Blätter 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 1901 auf.*

Missbildungen treten bei Schachtelhalmen häufig auf. Die missgebildeten Halme sind leicht an der schrägen Stellung der Sporophyllstände zu erkennen. Die Missbildungen mit ihren Übergangsformen zeigen eine kontinuierliche Reihe von den Wirtelblättern über den Ring (Annulus) bis zu den Sporophyllen (Abb. 69 und 70). Sichtbar ist auch, dass die Sporangiensäcke, erst nachdem Teile des «Tischchens» bereits vorhanden sind, gebildet werden. Anhand der kontinuierlichen Formverwandlungsreihe, die ohne Sprünge verläuft, kann man sagen, dass die Sporophylle partiell homolog mit den Wirtelblättchen sind.

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 Schachtelalmgewächse verfasst. Er konnte in seiner Arbeit anhand von vielen verschiedenartigen Missbildungen nachweisen, dass die Sporophylle mit Recht Sporophylle (Sporenbblätter) heißen und nicht Sporangiphoren (Sporangienträger). Sporangiphoren

* Goebel (1901, S. 681): «An der Basis der Equisetumblüten findet sich ein Blattwirtel, welcher sowohl von den vegetativen Blättern als auch 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 den <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 mit der Blütenhülle resp. mit dem Kelch der höheren Pflanzen vergleichen.»

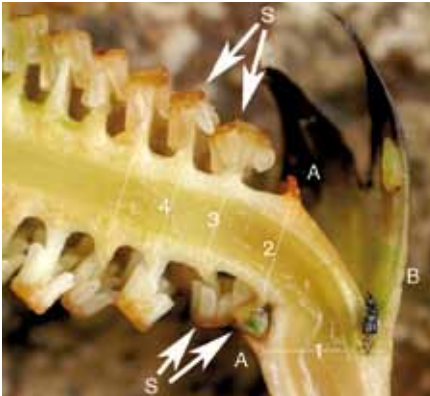


Abbildung 69:
Ackerschachtelhalm (*Equisetum arvense* L.). Längsschnitt durch einen missgebildeten Sporophyllstand. Die Missbildung bezieht sich auf die unteren Wirtel (1 und 2). Bei 1 gibt es Übergänge von den ringförmig verwachsenen Blättchen (B) bis hin zum ringförmigen Annulus (A) und bei 2 vom Annulus bis zu den Sporophyllen. S: Sporophylle mit Sporangien, die Sporen sind grünlich. (Foto: Peer Schilperoord)



Abbildung 70:
Ackerschachtelhalm (*Equisetum arvense* L.). Übergangsformen zwischen den Sporophyllen, die aussehen wie einblättrige Tische und dem Annulus. Bei den Übergangsformen bilden sich zunächst auf der unteren Seite Ansätze von Sporangien und auch einzelne Säckchen. Die Sporangien sind noch nicht reif, die grüne Sporenmasse schimmert durch. Teile des letzten Blattwirtels wurden entfernt. (Foto: Peer Schilperoord)

sind gestielte sporangientragende Organe.* Die Arbeit von Page zeigt, wie Sporangienbildung und Blattbildung zusammen zu einem neuen Organ führen können.

* Es ist ein interessantes Phänomen, dass eindeutig identifizierbare morphologische Strukturen manchmal, aufgrund theoretischer Überlegungen zur Evolution des betreffenden Organs, anders interpretiert werden. Stewart und Rothwell (1993, S. 188) und auch Kaderit (2002, S. 732) bezeichnen die Sporophylle als Sporangioforen. Bei Stewart und Rothwell hat die Telomtheorie von Zimmermann (1969, S. 103) den Vortritt. Diese Theorie besagt, dass Blätter in der Evolution aus achsenartigen, gabeligen Auswüchsen hervorgegangen seien. 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 über die verschiedenen Theorien zur Interpretation der Morphologie der Sporophyllstände.

Metamorphosen

Einleitung

Goethes Metamorphosekonzept bezieht sich, wenn man sich ausschließlich mit seinem «Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären» befasst, hauptsächlich auf das Blatt. Im vorliegenden Kapitel soll dieses Konzept nicht zuletzt mit Goethes Hilfe erweitert werden. Blicken wir zurück: Im ersten Kapitel haben wir die Plastizität der Blattbildung bei den Blütenpflanzen beschrieben. Beim Vergleich der Lebermoose, Farne, Nacktsamigen und Bedecktsamigen war die Metamorphose des gesamten Organismus Thema der Betrachtung. Allerdings streiften wir dabei nur die Reproduktion. Im Kapitel über die Geschlechtertrennung befassten wir uns mit der Sporangienbildung und haben geschaut, wo und wie die Pflanze ihre Sporangien bildet.

Das Leben der Pflanze verläuft zyklisch. Dieser Zyklus erstreckt sich von der Keimung über die grüne Pflanze bis zur Blüte, Befruchtung und Samenbildung. Metamorphosen finden nicht nur am Blatt statt, jede Phase des Lebenszyklus hat ihre eigenen Verwandlungen, ihre eigenen Metamorphosen. Und so hängen mit dem Lebenszyklus einer Pflanze mehrere Metamorphosen zusammen. Wie steht die Blattmetamorphose im Lebenszyklus der ganzen Pflanze? Welche Metamorphosen offenbart die Pflanze weiter?

Mehrere Arten von Metamorphosen

Was ist eine Metamorphose? Goethe unterscheidet drei verschiedene Metamorphosen (Goethe 1790). Er unterscheidet die regelmäßige oder fortschreitende Metamorphose, «welche sich von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht immer stufenweise wirksam bemerkbar lässt ...», weiter unterscheidet er die unregelmäßige oder rückschreitende Metamorphose. Ein Beispiel der rückschreitenden Metamorphose ist die gefüllte Blüte, in welcher Staubblätter durch Kronblätter ersetzt werden und Fruchtblätter fehlen. Anstelle der Fruchtblätter finden sich erneut Kelch-

und Kronblattkreise. Zum Schluss unterscheidet Goethe noch die zufällige Metamorphose, die von außen, zum Beispiel von Insekten, induziert wird und die er für die Entwicklung seiner Gedanken nicht in Betracht ziehen wollte. Die regelmäßige Metamorphose wird oft in der populären Form des Gesetzes der dreifachen Ausdehnung und Zusammenziehung beschrieben. Die erste Stufe durchläuft die Pflanze von den Keimblättern über die Laub- und Hochblätter bis an die Blüte, die zweite Stufe vollzieht sich von den Kelchblättern über die Kron- und Staubblätter bis zum Fruchtblatt, und die letzte Stufe beinhaltet die Ausdehnung und Zusammenziehung des Fruchtblattes.* Das Konzept der dreifachen Ausdehnung und Zusammenziehung ist ein lineares Konzept. Es impliziert, dass jedes folgende Element eine Verwandlung des vorangegangenen ist. Mit dem linearen Konzept hängt auch Goethes Hypothese der Verfeinerung der Säfte zusammen.**

* Diese populäre Version geht allerdings auf Voigt (1827) zurück und findet sich nicht bei Goethe. Bei Goethe bezieht sich die zweite Phase von Ausdehnung und Zusammenziehung auf die Kelch-, Kronen- und Staubblätter sowie auf Griffel und Narbe. Die dritte Phase bezieht sich auf das Fruchtblatt, insofern es größer wird und beim Reifen trocknet und eingeht.

** Goethes Hypothese der Verfeinerung der Säfte (§§ 29, 30 und 41, Goethe 1790) steht in Übereinstimmung mit dem Konzept einer linearen Metamorphose. In §41 seiner Metamorphose heißt es: «Die Kronblätter sind gewöhnlich größer als die Kelchblätter, und es lässt sich bemerken, dass, wie die Organe im Kelch zusammengezogen werden, sie sich nunmehr als Kronblätter durch den Einfluss reinerer, durch den Kelch abermals filtrierter Säfte in einem hohen Grade verfeinert wieder ausdehnen und uns neue, ganz verschiedene Organe vorbilden». Einer, der die These einer linearen Verwandlung auf physiologischer Basis ablehnt, ist Bowman (1994). Er beschreibt in dem von ihm herausgegebenen Buch *Arabidopsis, an Atlas of Morphology and Development* zwei Klassen von Hypothesen, wie man sich die Bildung der Blütenorgane vorzustellen versucht hat. Die erste Vorstellungsart geht davon aus, dass eine Kommunikation zwischen den aneinander angrenzenden Organkreisen der Blüten stattfindet, die zur Folge hat, dass die Organkreise sich der Reihenfolge nach manifestieren. Zum Beispiel würden die sich entwickelnden Kelchblätter ein Signal aussenden, entweder biochemisch oder biophysisch, zu den Primordien des nächsten Organkreises, und diese veranlassen, zu Kronblättern auszuwachsen und so fort. Aufgrund von Blütenmutanten, bei denen die Kelchblätter einmal vor, einmal nach den Kronblättern auftreten oder gar zuallererst Fruchtblätter auftreten können, ist klar, dass die richtige Differenzierung eines Blütenkreises unabhängig ist von der Differenzierung eines Nachbarkreises.

Die zweite Vorstellungsart geht von einer Blütenanlage aus, die in konzentrisch angeordnete Embryonalfelder gegliedert ist. Jedes Feld bekommt seine Positionsinformation mithilfe der Gene, die für die Organidentität unentbehrlich sind. Aber auch in diesem Falle muss eine Art von biochemischer oder biophysikalischer Kommunikation zwischen den Zellen stattfinden, was vor Kurzem durch die Forschergruppe von Meyerowitz auch nachgewiesen wurde (Normille 1998 und Sieburth et al. 1998). Der Unterschied zur ersten Hypothese ist die relative Autonomie der Kreise.

Der Begriff Metamorphose wird in der molekularen Genetik nicht oder nur noch selten verwendet, weil man unter einer Metamorphose in der Regel eine gleitende Formverwandlung versteht und man diese bei den Mutanten ganz offensichtlich nicht vorfindet. Man findet zwar viele Zwischenformen, die man früher als Übergangsformen zu deuten



Abbildung 78:
Japanische Blütenkirsche (*Prunus serrulata* Lindl). In der Regel ist eins von den beiden Fruchtblättern immer verlaubt.
(Foto: Peer Schilperoord)



Abbildung 79:
Kohl-Gänseblätzel (*Sonchus oleraceus* L.). Laubblattreihe. Die Blätter sind kreisförmig angeordnet, unten links von der Mitte das Keimblatt, rechts davon ein Hochblatt. (Bockemühl 1964)

versucht hat (Bockemühl 1982), aber wenn man Mosaikformen von Karpellen sowohl mit Laubblättern als auch mit Kelchblättern oder gar mit Staubblättern findet, dann hat man keine Anhaltspunkte mehr für einen geordneten gleitenden Übergang zwischen den Organen. Bei den Laubblättern dagegen ist eine gleitende Verwandlung der Blattformen offensichtlich. In der Blüte ist diese Art der Verwandlung nicht durchgehend anzutreffen. Statt von Metamorphose spricht man im englischen Sprachraum von Homöosis. Bateson (1894) hat den Begriff Homöosis eingeführt und definiert als: «the assumption by one member of a meristic series, of the form or character proper to other members of the series ...». Man spricht von Homöosis, wenn ein Organ an einem Ort gebildet wird, wo sonst bei normaler Entwicklung ein anderes Organ wachsen würde. Die Verwandlung der Organe auseinander ist aus dem Blickfeld verschwunden, stattdessen spricht man vom Ersatz eines Organs durch ein anderes Organ. Die Grenzen zwischen den Organkreisen bei *Arabidopsis* sind scharf gezogen. Bei dieser Pflanze sucht man vergeblich nach schönen, gleitenden Übergangsformen. Es gibt beliebig viele Übergangsformen, z.B. Mosaikformen von Kelchblatt und Kronblatt sowie von Fruchtblatt und Kelchblatt, Mosaikformen von Stängelblatt – Kronblatt, Kronblatt – Staubblatt, Mosaikformen von Staub- und Fruchtblatt. Sobald die Organprimordien nicht schön voneinander getrennt sind, gibt es Mosaikformen, unabhängig davon, welche Primordien aneinandergrenzen (Schilperoord 2000).

Wie man sich den Übergang vom Staubblatt zum Fruchtblatt als Metamorphose zu denken hat, war mir von Anfang an ein Rätsel. Ich konnte den Schritt vom Staub- zum Fruchtblatt im Sinne einer Metamorphose nicht nachvollziehen. Gleitende Übergänge wie zwischen Kronen- und Staubblatt gibt es nicht. Die Zwischenformen, die es gibt, wirken willkürlich, eine Gesetzmäßigkeit konnte ich darin nicht entdecken. Ganz anders die blattartigen Missbildungen des Fruchtblattes, die ganz klar auf eine Spreitennatur des Fruchtblattes hinweisen. Ein Beispiel ist das zweite Fruchtblatt der Japanischen Blütenkirsche (*Prunus serrulata* Lindl), das in der Regel verlaubt ist (Abb. 78). Weiter konnte ich nicht nachvollziehen, wie man schrittweise ein Stängelblatt in ein Staubblatt umwandeln kann. Wo ist die Veranlagung des Blütenstaubes im Stängelblatt?

Die Blattreihe ist wohl die bekannteste Metamorphosereihe. Diese zeigt den Gestaltbildungsprozess vom Keimblatt bis zum Hochblatt, wobei die einzelnen Blätter die sichtbar gewordenen Stufen dieser Metamorphose sind. Das Beispiel zeigt eine Blattreihe der Kohl-Gänsedistel von Bockemühl (1964, Abb. 79).

Die Entwicklung eines individuellen Blattes fasse ich ebenfalls als eine Metamorphose auf. Es ist die Verwandlung, die ein Organ von der Anlage bis zum ausgewachsenen Blatt durchläuft.

Auch die Embryogenese betrachte ich als Metamorphose. In der Regel wird die Entwicklung des Embryos aus der befruchteten Eizelle nicht als Metamorphose aufgefasst. In der Embryogenese entsteht aus der befruchteten Eizelle ein bipolarer Organismus. Schon mit der ersten Zellteilung gliedert sich die Eizelle in zwei unterschiedlich große Zellen, und es ist festgelegt, wo der Spross und wo die Wurzel veranlagt werden. Ist der Bildungsprozess, der zur Wurzel und zum Spross führt, eine Metamorphose? Gibt es eine Möglichkeit, Wurzel und Spross der Gestalt nach aufeinander zu beziehen? Diese Frage wird gar nicht gestellt, weil hier das von Troll vertretene und allgemein akzeptierte Diktum lastet, das besagt, dass die verschiedenen Organe Wurzel, Sprossachse und Blatt morphologisch nicht aufeinander bezogen bzw. nicht voneinander abgeleitet werden können. Es sind Grundorgane, aus ihnen können alle anderen Organe abgeleitet werden. Sie üben unterschiedliche physiologische Prozesse aus. Hagemann (2005, S. 81) stützt sich ebenfalls auf die Grundorgantheorie bei der Beschreibung des vegetativen Körpers: «[...] als Beispiel (für den Typus einer Pflanzengruppe) mag der Cormustypus mit drei Grundorganen dienen, nämlich den Blättern, Achsenkörpern und Wurzeln, die erstmalig von Alexander Braun (1850, S. 120) beschrieben worden sind».

Die Blüte – die umfassendste und vollkommenste Metamorphose

In der Blüte ist die Pflanze am individuellsten, am vollkommensten. An der Blüte lassen sich Arten am einfachsten unterscheiden. Die Blüte hat, wie die vegetative Pflanze, eine metamere Grundstruktur. Ihre Organe sind in einer Spirale oder in Wirteln angeordnet. Das Besondere ist, dass die seitlichen Organe sehr unterschiedliche Qualitäten aufweisen. Man unterscheidet als Organkategorien Kelch-, Kron-, Staub- und Fruchtblatt. Schauen wir, was sich von der vegetativen Pflanze verwandelt und wie.

Sprossachse – Blütenboden

Eindrücklich dokumentiert sind die Abwandlungen, die die Sprossachse erfahren kann; denken wir nur an die Früchte der Rosengewächse wie Hagebutte, Erdbeere, Himbeere, Kirsche und Apfel. Die Sprossachse wird zum mannigfaltig gestalteten Blütenboden, sie kann auch in die Fruchtbildung mit hineingenommen werden. Die Haupttendenz ist der Verzicht, die Achsenglieder (Internodien) zu strecken; dadurch rücken alle Organe zusammen.*

Stängelblätter – Blütenorgane

Die Blattnatur der Kelch-, Kronen-, Staub- und Fruchtblätter ist fast unbestritten. Die Lage in der Blüte und die Leichtigkeit, mit der die Organe in Missbildungen ihre Plätze tauschen können, weist auf eine gemeinsame Grundlage hin. Welche Teile der Blätter sich jeweils an der Bildung der verschiedenen Blütenorgane beteiligen, ist nach zweihundert Jahren noch immer umstritten (Weberling 1981). Am besten lässt sich die Blattmetamorphose bei den einfacheren bedecktsamigen Blütenpflanzen studieren. Abbildung 85 zeigt als Beispiel den Übergang vom Hoch- bis zum Kronenblatt beim Alpenhahnenfuß (*Ranunculus alpestris* L.) und Abbildung 86 das

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



Abbildung 85:
Alpenhahnenfuß (*Ranunculus alpestris* L.). Der Blattgrund der Hochblätter hat bereits Blütenblattcharakter, die Spreite ist noch vorhanden, aber weitgehend zurückgenommen. Die Kelchblätter haben ebenfalls Blütencharakter. (Foto: Peer Schilperoord)



Abbildung 86:
Knolliges Läusekraut (*Pedicularis tuberosa* L.). Die rötlichen Zipfel der Kelchblätter haben noch Blattspreitencharakter. (Foto: Peer Schilperoord)

Gleiche beim knolligen Läusekraut (*Pedicularis tuberosa* L.). Beim Hahnenfuß macht sich das Blütenhafte in den Hochblättern bemerkbar, beim Läusekraut das Vegetative in den Kelchblättern.

Aufgrund der Fülle an Übergangsformen zwischen Hochblättern, Kelchblättern und Kronblättern betrachte ich die Verwandtschaft des Kronblatts mit dem Blattgrund als gesichert (Schilperoord 1997).^{*} Es bleibt noch auf die innige Verwandtschaft hinzuweisen, die zwischen Kron- und Staubblatt existiert. Es gibt viele Beispiele der Zwischenformen von Kron- und Staubblatt, die zeigen, wie eine Verringerung der Thekengröße oder gar das Verschwinden einer Theke zu einer entsprechenden Vergrößerung des Kron-

^{*} Bei Hiepko (1965) finden sich ausführliche Studien an Hahnenfußgewächsen.



Abbildung 87:
 Sumpfdotterblume (*Caltha palustris* L.). Die Blattspreite ist bei den Hochblättern ganz nah an die Sprossachse herangezogen. (Foto: Peer Schilperoord)

blattanteils führt. Die Zahl der Zierpflanzenarten mit gefüllten Blüten hat sich in den letzten Jahrzehnten vervielfältigt. Kron- und Staubblatt sind, wie ich es einmal formuliert habe, zwei Gesichter eines Organs, quasi ein Januskopf in der Blüte (Schilperoord 2000). Beim Zurückschauen ist das Blattartige betont, beim Vorwärtsschauen sind die Pollensäcke betont. Grundlage für das Staubblatt ist der Blattgrund.

Die Vermutung liegt nahe, dass die Blattspreite Grundlage für das Fruchtblatt ist. Die Hülsenfrüchte sind praktisch der Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung. Mit dieser Hypothese habe ich mich trotzdem lange befasst. Sie setzt voraus, dass die Spreite ohne oder mit stark reduziertem Blattgrund gebildet werden kann. Diese Ansicht fand ich bei Hagemann (1984b) bestätigt:* «Weil das Fruchtblatt seine vegetative Funktionen verloren hat, braucht es nicht länger exponiert zu werden, und so können der Blattgrund und Blattstiel extrem reduziert werden. Als Folge davon steht die Spreite in direktem Kontakt mit dem Sprossmeristem.» Die Sumpfdotterblume zeigt diese Tendenz bereits im oberen Blattbereich, wo die Spreite noch voll ausgebildet ist und der Stängel die Aufgabe des Blattstieles übernommen hat (Abb. 87).

Das Merkwürdige ist, dass in der Literatur, weder im *Strasburger: Lehrbuch der Botanik* (1991) noch in Weberlings *Morphologie der Blüten und der Blütenstände* (1981), eine eindeutige Zuordnung von Spreite und Blattgrund zu Frucht- und Staubblatt stattfindet. Weberling zeigt genug Beispiele

* «Because the carpel has lost its vegetative functions, it no longer needs to be exposed, and hence, the leaf base and leaf petiole may be extremely reduced. As a result, the leaf blade comes into close contact with the shoot apical meristem.»

Anschauende Urteilskraft

Einleitung

Der Begriff der anschauenden Urteilskraft ist ein gefährlicher Begriff. Er suggeriert eine Urteilskraft, die direkt mit dem Anschauen gegeben ist. Das wäre eine Fähigkeit, die jeder gerne haben möchte: anschauen und wissen. Um den Begriff richtig einordnen zu können, muss man die Hintergründe kennen, die zu ihm geführt haben. Kant hat den Begriff des intuitiven Verstandes eingeführt, Goethe hat ihn aufgegriffen und als anschauende Urteilskraft bezeichnet. Was ist mit dem Begriff gemeint, und welche Rolle spielt die anschauende Urteilskraft heute in der Botanik?

Anschauende Urteilskraft und reflektierend-diskursive Urteilskraft

Goethe verdanken wir den Begriff der anschauenden Urteilskraft, indem er Kants Begriff des intuitiven Verstandes aufgriff und mit einigen wenigen Sätzen erläuterte. Für das Verständnis des Begriffes der anschauenden Urteilskraft ist es wichtig, den kurzen Aufsatz von Goethe über die anschauende Urteilskraft zu studieren.⁵ Die Gefahr einer einseitigen Interpretation durch einige wenige Zitate ist zu groß. Goethes Art des Formulierens ist derart kompakt, dass leicht Wesentliches untergeht. Anbei meine Interpretation des Textes.

Den Begriff der anschauenden Urteilskraft hat Goethe als Ergänzung zur reflektierend-diskursiven Urteilskraft eingeführt. Bei der anschauenden Urteilskraft handelt es sich darum, dass man vom «synthetisch Allgemeinen, der Anschauung eines Ganzen als eines solchen, zum Besondern geht, das ist, von dem Ganzen zu den Teilen».* Die anschauende Urteilskraft ermöglicht, ein Ganzes als solches zu erkennen und vom Ganzen zu den Teilen zu gehen. Die reflektierend-diskursive Urteilskraft ermöglicht es, die Besonder-

* Kant, zitiert nach Goethe

heiten, die Teile zu erkennen und von diesen zum synthetisch Allgemeinen zu kommen. Goethe verwendet für das synthetisch Allgemeine die Begriffe Urbild und Typus, wobei Urbild und Typus eine umfassendere Bedeutung haben als das synthetisch Allgemeine. Das Adjektiv synthetisch zeigt den ersten Schritt auf dem Weg auf, wie man zum Urbildlichen, zum Typischen, kommt. Dank der anschauenden Urteilskraft wird man in die Lage versetzt, geistig an den Produktionen teilzunehmen, das heißt den Weg vom Ganzen zu den Teilen als durch das Ganze bestimmt zu erfahren. Der diskursive und der intuitive Verstand, der diskursive und der intuitive Erkenntnisweg ergänzen einander. Spricht man sich nur die diskursive Urteilskraft zu, dann kommt man zwar zum Ganzen, dieses Ganze bleibt aber abstrakt, weil es nicht als eine reale, in sich geschlossene, sich selbst bestimmende Einheit, sondern als eine synthetische, abgeleitete, abstrakte Einheit erfahren wird. Spricht man sich nur die intuitive Urteilskraft zu, dann kommt man zwar vom Ganzen zu den Teilen, aber die Teile bleiben unbestimmt, unscharf.

Wissenschaftsphilosophie und anschauende Urteilskraft

Goethe hat sich als Naturwissenschaftler nicht nur intensiv mit der Natur befasst, sondern auch mit der naturwissenschaftlichen Methode und mit der Philosophie. Das Interesse vonseiten der Wissenschaftsphilosophie an Goethes Erkenntnismethode ist groß. Ich beziehe mich hier nur auf die Arbeiten von Henri Bortoft, Physiker und Wissenschaftsphilosoph (*Goethes naturwissenschaftliche Methode*, 1995 und *The Wholeness of Nature*, 1996), und von Jost Schieren, Philosoph, Germanist und Kunsthistoriker (*Anschauende Urteilskraft*, 1998). Die Wissenschaftsphilosophie hat die Aufgabe, den Begriff der anschauenden Urteilskraft zu erläutern, in seinen historischen Kontext zu stellen und auf seine Bedeutung für die Gegenwart hinzuweisen.

Fangen wir bei Schieren an; er behandelt das Thema umfassender als Bortoft und erörtert insbesondere die Frage nach der Erkenntnissicherheit eingehend. In Kapitel V, «Anschauende Urteilskraft», geht Schieren auf Goethes Metamorphoselehre ein. In Kapitel VI, «Anschauende Urteilskraft und Kunst», behandelt er nach einer Zusammenfassung des vorangegangenen Kapitels die Frage, woher die Sicherheit kommt, dass man richtig geurteilt hat:

«Das Denken wird gegenüber einer wahrnehmblichen Gegebenheit so entfacht, dass es nicht eine Urteilsfunktion innerhalb der Wahrnehmungen

Literatur

- Anthony, M.; Sattler, R. (1990): Pathological ramification of leaves and the pyramid model of plant construction. *Acta Biotheoretica* 38: 165–170.
- Arber, A. (1918): The phyllode theory of the monocotyledonous leaf, with special reference to anatomical evidence. *Annals of botany*, Vol. 32, S. 465.
- Arber, A. (1942): Nehemiah Grew (1641–1712) and Marcello Malpighi (1628–1694). *Isis*, Vol. 34, pp. 7–16.
- Arber, A. (1946): Goethe's Botany. *Chronica Botanica*, Bd. 10, Nr. 2.
- Bateson, W. (1894): *Materials for the study of variation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Baum, H. (1949): Beiträge zur Kenntnis der Schildform bei den Staubblättern. *Österr. Botan. Zeitschrift* 96, H. 3–4, S. 453–466.
- Baum, H. (1951): Die Bedeutung der diplophyllen Übergangsblätter für den Bau der Staubblätter. *Österr. Botan. Zeitschrift* 99, S. 228–243.
- Bell, A. D. (1994): *Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Bell, A. D.; Bryan, A. (2008): *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. 2nd ed. Portland, Or.: Timber Press.
- Bockemühl, J. (1982): Bildebewegungen im Laubblattbereich höherer Pflanzen. In: Schad, W. (Hrsg.): *Goetheanistische Naturwissenschaft. Bd. 2: Botanik*, S. 17–35.
- Bockemühl, J. (1983): Urbildliche Phasen der Entwicklung höherer Pflanzen. *Elemente d. N.* 39, 2, S. 48–54.
- Bockemühl, J. (1964): Der Pflanzentypus als Bewegungsgestalt. *Elemente d. N.* 1, S. 3–11.
- Bockemühl, J. (1966): Bildebewegungen im Laubblattbereich höherer Pflanzen. *Elemente d. N.* 4, S. 7–23.
- Bockemühl, J. (1967): Äußerungen des Zeitleibes in den Bildebewegungen der Pflanze. *Elemente d. N.* 7, S. 25–30.
- Bockemühl, J. (1970): Staubblatt und Fruchtblatt. *Elemente d. N.* 13, S. 12–24.
- Bockemühl, J. (1996): *Ein Leitfaden zur Heilpflanzenerkenntnis*. Bd. 1. Dornach: Verlag am Goetheanum.
- Bortoft, Henri (1995): *Goethes naturwissenschaftliche Methode*. Stuttgart: Verlag Freies Geistesleben.
- Bortoft, Henri (2007): *The wholeness of nature. Goethé's way of science*. Edinburgh: Floris Books.

- Bowman, J. (Hsrg.) (1994): *Arabidopsis. An atlas of morphology and development*. New York, Berlin: Springer.
- Braun, A. (1850): *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze*. Freiburg: Universitäts-Buchdruckerei.
- Bünsow, R. (1988): Same, Keimung, Keimpflanze. *Elemente d. N.* 49, S. 31–45.
- Classen-Bockhoff, R. (2001): Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. In: *Annals of Botany*, H. 88, S. 1153–1172.
- Coen, E. S. (2000): Goethe and the ABC model of flower development. *Acad. Sci. Paris, Life Sciences* 324, S. 1–8.
- Coen, E. S. and Carpenter, R. (1993): The metamorphosis of flowers. *The Plant Cell*, Vol. 5, 1175–1181.
- Eckardt, Th. (1964): Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. In: *Phytomorph.* 14, S. 79–92.
- Endress, P. (1996): Diversity and evolutionary trends in angiosperm anthers. In: D'Arcey William, 1996.
- Esau, K. (1965): *Plant Anatomy*. Second edition. New York.
- Frey, W.; Frahm, J.-P.; Fischer, E. and Lobin, W. (2006): *The Liverworts, Mosses and Ferns of Europe*.
- Friedman, W. E.; Moore, R. C. and Purugganan, M. D. (2004): The evolution of plant development. *American Journal of Botany* 91, S. 1726–1741.
- Froebe, H. A.; Classen-Bockhoff, R. (1994): Das trialektische Typuskonzept der botanischen Morphologie. In: *Senckenberg-Buch*, H. 70, S. 143–167.
- Goebel, K. I. (1901): *Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Zweiter Teil. Spezielle Organographie. 2. Heft Pteridophyten und Samenpflanzen*.
- Goebel, K. I. (1913): *Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Erster Teil. Allgemeine Organographie*.
- Goebel, K. I. (1932): *Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Dritter Teil. Samenpflanzen, erste Hälfte*.
- Goebel, T. (1988): *Die Pflanzenidee als Organon angewandt auf die Rosenverwandten Europas*. Öschelbronn: Tycho Brahe Verlag.
- Goethe, J. W. (1964): *Die Schriften zur Naturwissenschaft. Bd. 10: Aufsätze, Fragmente, Studien zur Morphologie*. Bearbeitet von Dorothea Kuhn. Hermann Böhlau Nachfolger, Weimar.
- Goethe, J. W. (1978): *Goethe. Die Schriften zur Naturwissenschaft. Zweite Abtei-*

- lung: *Ergänzungen und Erläuterungen. Bd. 9A: Zur Morphologie. Von den Anfängen bis 1795.* Weimar.
- Goethe, J. W. (1985): *Die Metamorphose der Pflanzen mit Anmerkungen und Einleitung von Rudolf Steiner.* Stuttgart: Verlag Freies Geistesleben, 5. Aufl.
- Goethe, J. W. (1994): *Goethe. Die Schriften zur Naturwissenschaft. Neunter Band, Morphologische Hefte.* Herausgeber: Dorothea Kuhn und Wolf von Engelhardt. Verlag Hermann Böhlaus Nachfolger Weimar.
- Goethe, J. W. (1790): *Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären.* Gotha.
- Goethe, J. W. (2006): *Leben und Werk.* Sonderband Digitale Bibliothek. Berlin.
- Grohmann, G. (1981): *Die Pflanze – ein Weg zum Verständnis ihres Wesens.* Stuttgart: Verlag Freies Geistesleben, Bd. 1 und 2.
- Hagemann, W. (1970): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jb.* 90/3, S. 297–413.
- Hagemann, W. (1975): Eine mögliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Rekonstruktion. *Bot. Jahrb. Syst.* 96, S. 107–124.
- Hagemann, W. (1976): Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie. *Plant Syst. Evol.*, 124, S. 251–277.
- Hagemann, W. (1982): Vergleichende Morphologie und Anatomie – Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglich? *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* Bd. 95, S. 45–56.
- Hagemann, W. (1984a): *Die Baupläne der Pflanzen.* Selbstverlag.
- Hagemann, W. (1984b): Morphological aspects of leaf development in ferns and angiosperms. In: White, Richard A.; Dickison, William C.: *Contemporary problems in plant anatomy.* Academic Press, S. 301–349.
- Hagemann, W. (1991a): *Morphogenesis in green plants: its organization and evolution.* Seminartext.
- Hagemann, W. (1991b): The evolution of pteridophytes, new ideas based on the comparative evaluation of the construction of plants. *Aspects of Plant Sciences*, Vol. 13, S. 1–20.
- Hagemann, W. (1991c): What is a root? Root ecology and its practical application. *3. int. Symposium Vienna. Self publishers*, Verein für Wurzelforschung. A-9020 Klagenfurt.
- Hagemann, W. (1992a): The Relationship of anatomy to morphology in plants: a new theoretical perspective. *Int. J. Plant Sci.* 153, S. 38–48.
- Hagemann, W. (1992b): What is a root? In Kutschera L. et al.: *Root Ecology and its practical application 2. Proceedings of the 3rd ISRR-Symposium*, September 2nd-6th 1991. Univ. Bodenkultur, Wien, S. 1–8.

- Hagemann, W. (1992c): Organismus versus Zellentheorie: zur Geschichte. In: Ziegler, W. (Hrsg.): *In der Mitte zwischen Natur und Subjekt – Johann W. von Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanze zu erklären*, S. 1790–1990.
- Hagemann, W. (1997): Über die Knöllchenbildung an den Gametophyten der FarnGattung *Anogramma*. *Stappia* 50, S. 375–391.
- Hagemann, W. (1999): Towards an organismic concept of land plants: the marginal blastozone and the development of the vegetation body of selected frondose gametophytes of liverworts and ferns. *Pl. Syst. Evol.* 216, S. 81–133.
- Hagemann, W. (2000): Der Organismus als Subjekt in der Evolution. Die Wiederkehr des offenen Typus in der Pflanzenevolution. In: Heusser, P. (Hrsg.): *Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften*, S. 63–106.
- Hagemann, W. (2002): *Shoot development in ferns: the example of Dryopteris filix mas, a new holistic approach*. Advances in Pteridology. Pravin Chandra Trivedi ed. Pointer Publishers, Jaipur, India.
- Hagemann, W. (2005): Die typologische Methode: ein Schlüssel zu einer organischen Botanik. In: Harlan, V. (Hrsg.): *Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie*. Nümbrecht-Elsenroth: Martina Galunder; (Wissenschaftliche Schriftenreihe des Instituts für Evolutionsbiologie und Morphologie, Universität Witten/Herdecke), S. 81–127.
- Hagemann, W. und Gleissberg, S. (1996): Ontogenetic capacity of leaves: The significance of marginal blastozones in angiospermes. *Pl. Syst. Evol.* 199, S. 121–152.
- Hansen, A. (1907): *Goethe's Metamorphose der Pflanzen*. Gießen: Alfred Töpelmann Verlag.
- Harlan, V. (Hrsg.) (2005): *Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie*. Wissenschaftliche Schriftenreihe des Instituts f. Evolutionsbiologie und Morphologie der Universität Witten/Herdecke.
- Heß, D. (1990): *Die Blüte. Eine Einführung in Struktur und Funktion, Ökologie und Evolution der Blüten*. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer.
- Hickey, L. J. (1973): Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60 (1), S. 17–33.
- Hiepko, P. (1965): Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae Teil 1 und 2. *Botanische Jahrbücher*. 84, S. 350–426 und 427–508.
- Hiyama, Y.; Tsukamoto, I.; Imaichi, R.; Kato, M. (2002): Developmental anatomy and branching of roots of four Zeylanidium species (Podostemaceae), with implications for evolution of foliose roots. In: *Annals of Botany*, H. 90, S. 735–744.
- Hofmeister, W. (1851): *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und*

Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farne, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig.

Jäger-Zürn, I. (2003): Comparative morphology as an approach to reveal the intricate structures of the aquatic flowering plant family Podostemaceae. In: *Recent Res. Devel. Plant Sci.*, H. 1, S. 147–172.

Jeune, B.; Barabé, D.; Lacroix, C. (2006): Classical and dynamic morphology: toward a synthesis through the space of forms. In: *Acta Biotheoretica*, H. 54, S. 277–293.

Kadereit, J. W. (2002): In: Sitte, P. et al. (2002): *Strasburger Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.*

Kaplan, D. R. (1973): The Monocotyledons: their evolution and comparative biology, *Quarterly Review of Biology*, 48, S. 437–457.

Kaplan, D. R. (1975): Comparative developmental evaluation of the morphology of unifacial leaves in the monocotyledons. *Botanische Jahrbücher*. 95/1, S. 1–106.

Kaplan, D. R.; Hagemann, W. (1992): The organism and plant cells in light of Goethe's comparative morphological method. In: Ziegler, W. (Hrsg.): *In der Mitte zwischen Natur und Subjekt – Johann W. von Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanze zu erklären*, S. 1790–1990.

Kirchoff, B. K. (2001): Character Description in Phylogenetic Analysis: Insights from Agnes Arber's Concept of the Plant. In: *Annals of Botany*, H. 88, S. 1203–1214.

Kirchoff, B. K.; Pfeifer, E.; Rutishauser, R. (2008): Plant structure ontology: How should we label plant structures with doubtful or mixed identities? In: *Zootaxa*, H. 1950, S. 103–122.

Knapp, S. (2004): *Das Blüten Museum. Wo Kunst und Wissenschaft sich zauberhaft vereinen.* Geo, Federking und Thaler.

Kuhn, D. (1964): *Goethe. Die Schriften zur Naturwissenschaft. Erste Abteilung: Texte, Bd. 10: Aufsätze, Fragmente, Studien zur Morphologie.* Weimar: Hermann Böhlau Nachfolger.

Kunze, H. (1978): Typologie und Morphogenese des Angiospermen-Staubblattes. *Beitr. z. Biologie der Pflanzen* 54, S. 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. Botan. Zeitschrift* 107, S. 39–44.

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

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.

- Malpighi, M. 1999. (1675 und 1679): *Die Anatomie der Pflanzen. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften*. Band 120. Verlag Harri Deutsch.
- Masters, M. (1869): *Vegetable Teratology*.
- McConnell, J. R.; Barton, K. M. (1998): Leaf polarity and meristem formation. *Development* 125, S. 2935–2942.
- Meyerowitz, E. M.; Smyth, D. R.; Bowman, J. L. (1989): Abnormal flowers and pattern formation in floral development. *Development*. 106, S. 209–217.
- Nägeli, C. (1858): Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstängel im Stängel. In: *Beitr. Wiss. Bot.*, H. 1, S. 1–156.
- Normille, D. (1998): Multiplying knowledge of cell division, plant growth. *Science*. 281, S. 1591–1592.
- 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.
- Percival, J. (1921): *The wheat plant a monograph*. London.
- Pfeiffer, T.; Schaumann, F.; Hässel Menéndez, G. G. de; Frey, W. (2004): Inter- and infraspecific relationships in the Gondwanan liverwort genus Hymenophyton (Hymenophytaceae, Hepaticophytina). Studies in austral temperate rain forest bryophytes 23. In: *Australian Systematic Botany*, H. 17, S. 407–421. <http://www.publish.csiro.au/nid/150/paper/SB03022.htm>.
- Prenner, G.; Box, M. S.; Cunniff, J.; Rudall, P. J. (2008): The branching stamens of Ricinus and the homologies of the angiosperm stamen fascicle. In: *Int. J. Plant Sci.*, H. (169) 6, S. 735–744.
- Richard, L. C. (1811): Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédones, et particulièrement de celui des Graminées. *Ann. Mus. Hist. Nat.* 17, S. 223–251 und 442–487.
- Ridge, R. W. (1995): Recent development in the cell and molecular biology of root hairs. *Journal of Plant Research* 108, S. 399–455.
- Rutishauser, R., Sattler, R. (1985): Complementarity and heuristic value of contrasting Models in structural botany. *Bot. Jahrb., Syst.* Bd. 107, S. 415–455.
- Sachs, J. (1882): *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. Leipzig: W. Engelmann Verlag.
- Sattler, R. (1974): A new conception of the shoot of higher plants. *J. Theor. Biol.* 47, S. 367–382.
- Sattler, R. (1986): *Biophilosophy. Analytic and holistic perspectives*. Berlin: Springer.
- Sattler, R. (1990): Towards a more dynamic plant morphology. In: *Acta Biotheoretica*, H. 38, S. 303–315.

- Sattler, R. (1996): Classical Morphology and Continuum Morphology: Opposition and Continuum. In: *Annals of Botany*.
- Sattler, R. und Jeune, J. (1992): Multivariate Analysis Confirms the Continuum View of Plant Form. In: *Annals of Botany*, H. 69, S. 249–262.
- Sattler, R.; Rutishauser, R. (1997): The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research. In: *Annals of Botany*, H. 80, S. 571–582.
- Schad, W. (Hrsg.) *Goetheanistische Naturwissenschaft*, Band 2 (1982): *Botanik*. Stuttgart: Verlag Freies Geistesleben.
- Schiefelbein, J. W., Benfey, P. N. (1994): Root development in Arabidopsis. In: Meyerowitz, E. M.; Somerville, C. E. (Hrsg.) (1994): *Arabidopsis*. Cold Spring Harbor.
- Schieren, J. (1998): *Anschauende Urteilskraft – Methodische und philosophische Grundlagen von Goethes naturwissenschaftlichem Erkennen*.
- Schilperoord, P. (1992): Die Zweieinheit von Staub- und Fruchtblatt. *Elemente d. N.* 56, S. 71–78.
- 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. (Hrsg.): *Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften*. Bern et al.
- Schilperoord, P. (2002): Zum Typus des Blattes. Laubblattmetamorphose, Gegenläufigkeit und Verjüngungstendenz, eine kritische Analyse. *Elemente d. N.* 76, S. 61–72.
- Schilperoord, P. (2005): Modelling the plant – Goethe and molecular genetics. In: Harlan, V. (Hrsg.): *Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie*. 1. Band. Nümbrecht-Elsenroth: Martina Galunder; Galunder (Wissenschaftliche Schriftenreihe des Instituts für Evolutionsbiologie und Morphologie, Universität Witten/Herdecke), S. 217–233.
- Schilperoord, P. (2007a): Metamorphosen der Pflanze. *Elemente d. N.* 86, S. 46–71.
- Schilperoord, P. (2007b): Eine morphologische Charakterisierung des Weizens (*Triticum aestivum* L.). *Elemente d. N.*, 87, S. 5–31.
- Schilperoord, P. (2008a): Die Trennung der Geschlechter und die Bildung der Blütenorgane – Gestaltungsfreiheit. *Elemente d. N.* 88, S. 39–60.
- Schilperoord, P. (2008b): *Anschauende Urteilskraft. Elemente der Naturwissenschaft* 89, S. 42–59.
- Schleiden, M. J. (1838): Beiträge zur Phytogenesis. – *Arch. Anat. Physiol.* 1838, S. 137–177.

- Schölch, A. (2000a): Relations between submarginal and marginal sori in ferns. I. The sori of selected Hypolepidaceae and Dennstaedtiaceae. In: *Plant Syst. Evol.*, H. 220, S. 161–183.
- Schölch, A. (2000b): Relations between submarginal and marginal sori in ferns. II. The sori of selected Dicksoniaceae and Hymenophyllaceae. In: *Plant Syst. Evol.*, H. 220, S. 185–198.
- Schölch, A. (2003): Relations between submarginal and marginal sori in ferns. III. Superficial sori with emphasis on Pteridaceae. In: *Plant Syst. Evol.*, H. 240, S. 211–233.
- Schölch, A. (2006): Relations between submarginal and marginal sori in ferns. IV. The sori of Osmunda and selected Schizaeaceae and their morphological relations. In: *Plant Syst. Evol.*, H. 263, S. 227–251.
- Schumacher, H. (1993): Was Blätter alles können. In: *Aktuell* 22,2. Kant. Lehrmittelverlag St. Gallen.
- Scott, R. J.; Spielman, M.; Dickinson, H. G. (2004): Stamen structure and function. *The Plant Cell*, Bd. 16, S46–S60, Ergänzungsband. http://www.plantcell.org/cgi/content/full/16/suppl_1/S46.
- Sendulsky, T.; Filgueiras, T. S.; Burman, A. G. (1987): Fruits, Embryos and Seedlings. In: *Grass systematics and Evolution*. Soderstrom, T. R.; Hilu, K. W.; Campbell, C. S.; Barkworth, M. E. Editors. Smithsonian Institution.
- Sieburth, L. E.; Drews, G. N.; Meyerowitz, E. M. (1998): Non-autonomy of AGAMOUS function in flower development: use of a Cre/loxP method for mosaic analysis in Arabidopsis. *Development*. 125, S. 4003–4312.
- Sitte, P. (1991): Morphologie und Anatomie der Sprosspflanzen. In: Sitte, P. et al.: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Stuttgart.
- Sitte, P. (2002): Morphologie und Anatomie der Sprosspflanzen. In: Sitte, P. et al.: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Heidelberg/Berlin.
- Steiner, R. (1897): *Goethes Weltanschauung*. GA 6. Dornach: Rudolf SteinerVerlag.
- Steiner, R. (1983): *Das Verhältnis der verschiedenen naturwissenschaftlichen Gebiete zur Astronomie*. 9. Vortrag vom 9.1.1921.
- Steiner, R. (1985): Einleitung in Goethes naturwissenschaftliche Schriften. In: Goethe, J. W. *Die Metamorphose der Pflanzen*. Mit Anm. u. Einl. von Rudolf Steiner.
- Steiner, R.; Wegman, I. (1925): *Grundlegendes für eine Erweiterung der Heilkunst nach geisteswissenschaftlichen Erkenntnissen*. GA 27. Dornach: Rudolf SteinerVerlag.
- Stewart, W. N.; Rothwell, G. W. (1993): *Paleobotany and the evolution of plants*.
- Stockmar, S. (1998): Die Darstellung des Typus- und Entwicklungsgedankens in Rudolf Steiners Goetheschriften. In: *Tycho de Brahe-Jahrbuch für Goetheanismus* 1998, S. 60–96.

- Suchantke, A. (1982): Die Zeitgestalt der Pflanze. In: Schad, W. (Hrsg.): *Goetheanistische Naturwissenschaft. Bd. 2: Botanik*. Stuttgart. 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: Verlag Freies Geistesleben.
- Takhtajan, A. (1991): *Evolutionary trends in flowering plants*.
- Tillich, H.-J. (1992): Bauprinzipien und Evolutionslinien bei monocotylen Keimpflanzen. *Bot. Jahrb. Syst.* 114, S. 91–132.
- Tillich, H.-J. (1995): Seedlings and systematics in monocotyledons. In: Rudall, P. J. et al.: *Monocotyledons systematics and evolution*. Whistable.
- Tillich, H.-J. (2003): Seedling diversity in Araceae and its systematic implications. *Feddes Repertorium* 114, 7–8, S. 454–487.
- Troll, W. (1926): *Goethes morphologische Schriften*. Jena.
- Troll, W. (1928): *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. Berlin.
- Troll, W. (1937): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane, Teil 1*. Königstein/Taunus.
- Troll, W. (1939): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane, Teil 2*. Königstein/Taunus.
- Troll, W. (1943): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane, Teil 3*. Königstein/Taunus.
- Troll, W. (1984): *Gestalt und Urbild. Gesammelte Aufsätze und Grundfragen der organischen Morphologie*. Köln, Wien.
- Vladesco A. (1935): Recherches morphologique et experimentales sur l'embryogénie et l'organogénie de fougères leptosporangiées. *Rev. Gén. Bot.* 47, S. 422–771.
- Voigt, F. S. (1827): *Lehrbuch der Botanik*.
- Weber, H. (1953): *Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen*.
- Weberling, F. (1981): *Morphologie der Blüten und der Blütenstände*. Stuttgart.
- Weisstein, E. W. (2007): «Cassini Ovals». From Math World. A Wolfram Web Resource. <http://mathworld.wolfram.com/CassiniOvals.html>.
- Zeller, O. (1983): *Blütenknospen – Verborgene Entwicklungsprozesse im Jahreslauf*. Stuttgart: Verlag Urachhaus.
- Zimmermann, W. (1959): *Die Phylogenie der Pflanzen*. 2. Aufl.
- Zimmermann, W. (1965): *Die Telomtheorie*.
- Zimmermann, W. (1969): *Geschichte der Pflanzen*. DTV Wissenschaftliche Reihe.

