

Goethes Metamorphose der Pflanzen und die moderne Pflanzengenetik.

Peer Schilperoord

Einleitung

In der wissenschaftlichen Literatur über molekulargenetische Untersuchungen an Pflanzen wird recht häufig Goethe zitiert. Verständnis für Goethes Anliegen habe ich u. a. bei Enrico S. Coen und Rosemary Carpenter (1993) gefunden. In ihrem Aufsatz mit dem viel sagenden Titel „*The Metamorphosis of Flowers*“ berufen sie sich auf Goethes Annahme, dass die Blüte eine verwandelte vegetative Pflanze sei. „Alle Blumen welche sich aus den Augen entwickeln, sind als ganze Pflanzen anzusehen, welche auf der Mutterpflanze ebenso wie diese auf der Erde stehen.“ (Goethe 1790, Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, §95.)

Aber nicht nur Coen und Carpenter erwähnen Goethe, es gibt eine Reihe namhafter Autoren, die Goethe zitieren. (Meyerowitz et al. 1989, Bowman, ed., 1994, Weigel und Meyerowitz, 1994, Talbert et al., 1995). Dabei wird vor allem eine Passage aus Goethes „*Die Metamorphose der Pflanzen*“ zitiert und zwar eine Stelle aus der Einleitung. Dort beschreibt Goethe, wie man die regelmässige Metamorphose besser verstehen kann, wenn man die Phänomene der unregelmässigen oder rückschreitenden Metamorphose auch berücksichtigt. Beispiele einer unregelmässigen Metamorphose sind durchwachsene Blüten, (anstelle der Fruchtblätter findet man eine neue Blüte,) oder die gefüllten Blüten, die oft in Gärten zu finden sind. „Durch die Erfahrungen, welche wir an dieser (rückschreitenden P.S.) 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 sicherstenerreichen.“ (Die Metamorphose der Pflanzen §7.) Die molekulare Genetik hat sich darauf spezialisiert, Unregelmässigkeiten bei Pflanzen zu induzieren, zu beschreiben und die gefundenen Unregelmässigkeiten bis auf die molekulare Ebene zu analysieren. Die eigentliche Quelle für die molekulare Genetik ist die Unregelmässigkeit der Metamorphose. Für die genetischen Analysen verwendet man häufig eine recht unscheinbare Pflanze, Schmalwand oder Thals Schotenkresse genannt und besser bekannt als *Arabidopsis thaliana*. Dieser Kreuzblütler wird weltweit von annähernd 3000 Forschern untersucht. Für die molekulare Biologie ist ein goldenes Zeitalter angebrochen. Das Rezept für die Erfolge der modernen Biologie ist einfach: „Isolate a mutation that affects the process or structure of interest, clone the gene, find out where and when it is expressed, where the gene product is located, what it does, and what it interacts with, directly or indirectly.“ (Meyerowitz und Somerville, 1994). Auf diese Weise erhofft man sich die Lösung vieler Probleme.

Man kann also feststellen, dass Goethe nicht unbekannt ist bei den Forschern. Wir werden noch sehen, wie weit das Verständnis für ihn entwickelt ist. Goethe hat seinerzeit reges Interesse für die Chemie gezeigt, die damals, wie die Morphologie auch, noch am Anfang ihrer Entwicklung stand. Zwei Zitate mögen das belegen (Goethe, 1964 und 1977):

„Mit der Form im allgemeinen und mit dem Verhältnis und der Verbindung der Teile, in so fern sie äusserlich sichtbar sind, beschäftigt sich die Naturgeschichte, in so fern sie sich dem Auge aber erst darlegen, wenn die Gestalt getrennt ist, nennen wir diese Bemühung die Zergliederungskunst; sie geht nicht

allein auf die Gestalt der Teile sondern auch auf die Struktur derselben im Innern und ruft alsdann wie billig das Vergrößerungsglas zur Hilfe.

Wenn dann so auf diese Weise der organische Körper mehr oder weniger zerstört worden ist, so dass seine Form aufgehoben ist und seine Teile als Materie betrachtet werden können, dann tritt früher oder später die Chemie ein und gibt uns neue und schöne Aufschlüsse über die letzten Teile und ihre Mischung.

Wenn wir nun aus allen diesen einzeln beobachteten Phänomenen dieses zerstörte Geschöpf wieder palingenesieren und es wieder lebendig in seinem gesunden Zustande betrachten, so nennen wir dieses unsere physiologischen Bemühungen.“

[...]

„So hat auch die Chemie die Veränderung der kleinsten Teile so wie ihre Zusammensetzung genau beobachtet, und ihre letzte wichtige Tätigkeit und Feinheit gibt ihr mehr als jemals ein Recht ihre Ansprüche zu Enthüllung organischer Naturen geltend zu machen.

Aus allem diesem, wenn man auch das Übrige was ich hier übergehe, nicht in Betracht zieht, sieht man leicht ein, dass man Ursache hat alle Gemütskräfte aufzubieten, wenn wir im ganzen nach Einsicht dieser Verborgenen streben, dass man Ursache hat alle inneren und äusseren Werkzeuge zu brauchen und alle Vorteile zu benutzen, wenn wir an diese immer unendliche Arbeit uns heranwagen. Selbst eine gewisse Einseitigkeit ist dem Ganzen nicht schädlich, es halte immer ein jeder seinen eignen Weg für den besten wenn er ihn nur recht ebnet und aufräumt so dass die Folgenden bequemer und schneller denselben zurücklegen.“ (Kursive Hervorhebung P.S.) (Goethe, 1964 S. 138-143).

Goethe hat auch die Bedeutung der Farbe des Lichtes für die Keimung der Pflanze untersucht, noch heute ein wichtiges Thema für die molekulare Genetik. So sehr sich Goethe damals für die Chemie interessiert hat, so wenig, muss man sagen, wurden bis anhin die Ergebnisse der molekulargenetischen Forschung auf ihre Bedeutung für das Verständnis der Metamorphose der Pflanzen hin untersucht. Der Morphologie ist hier eine Aufgabe erwachsen, die sie noch nicht voll erkannt hat. Es liegt eine enorme Fülle an Beobachtungen der unregelmässigen Metamorphose vor, die darauf wartet gesichtet und geordnet zu werden. Ich werde heute versuchen erste Schritte in diese Richtung zu machen. Ich werde ein zentrales Ergebnis der molekulargenetischen Forschung, das ABC Modell der Blüte würdigen. Es wird sich herausstellen, dass die populäre Auffassung von Goethes Metamorphosenlehre - sie betrachtet die Metamorphose in der Hauptsache als eine Lehre der *Blattmetamorphosen* - erweitert werden muss. Die grösste Hilfe zur notwendigen Erweiterung der Metamorphosenlehre bekommen wir erstaunlicherweise von Goethe selbst. Auch heute noch kann Goethe durch seine Denkart uns wichtige Impulse vermitteln. In seinem Nachlass finden sich grundlegende Überlegungen zur Metamorphose der Pflanze, die bis anhin zu wenig beachtet worden sind.

Die molekulare Genetik zeigt die Bedingungen auf der Ebene der Moleküle auf, unter denen die Pflanze in Erscheinung treten kann. Sie erklärt die Pflanze als Ganzheit aber nicht. Sie trägt anerkanntermassen sehr viel bei zum Verständnis der Pflanzen. Goethes Anliegen war es, die vielfältigen Formen des Pflanzenreiches durch den Vergleich untereinander zum Sprechen zu bringen. Die Formen sollen sich gegenseitig erläutern. Goethe betrachtet die Gestalt nicht als Produkt, sondern als Ausdruck einer Kraft. Der Vergleich von Gestalten untereinander offenbart die Kräftewirkungen.

Obwohl es einfach ist, nachzuweisen, dass man Goethe berücksichtigt, muss ich feststellen, dass die Metamorphose als solche nicht hinterfragt und weiterentwickelt wird, ja man kann nachweisen, dass der Metamorphosebegriff zwar attraktiv ist, inhaltlich aber dünn geworden ist und für den gesamten Wissenschaftsbetrieb nicht viel Neues hergibt. In dem Buch „*Arabidopsis*“ (Meyerowitz und Somerville, 1994), in dem eine Übersicht vermittelt wird über aktuelle Forschungsthemen aus den Bereichen Systematik, Genetik, Entwicklungsbiologie, Pflanzenpathologie, Biochemie und Zellbiologie, sucht man vergeblich nach dem Stichwort Morphologie oder gar Metamorphose. Die Bezeichnung

„morphological gradient“ findet Erwähnung. Gemeint ist ein physiologischer Gradient, der sich über mehrere Zellen in einem apikalen Meristem ausdehnt und Voraussetzung ist für die unterschiedliche Differenzierung des meristematischen Gewebes. Weiter wird der Begriff „Heteroblasty“ (Telfer und Poethig, 1994) erwähnt, mit dem man im englischsprachigen Raum die Laubblattmetamorphose kennzeichnet. Ich hoffe also einerseits zeigen zu können, dass es äusserst interessant ist, sich mit den Ergebnissen der molekularen Genetik zu befassen, auch im Hinblick auf die Metamorphose der Pflanzen, andererseits hoffe ich auch durch die Darstellung zu zeigen, dass es für die Forscher, die auf dem Gebiet der molekularen Genetik tätig sind, interessant ist, sich ausführlicher mit Goethes methodologischen Überlegungen zu befassen. Denn man kann dann als Ergänzung zur „atomistischen Betrachtungsweise“ eine „dynamische Betrachtungsweise“ hinzu gewinnen, wie Goethe es sagen würde.

DIE IDENTITÄT DER BLÜTENORGANE

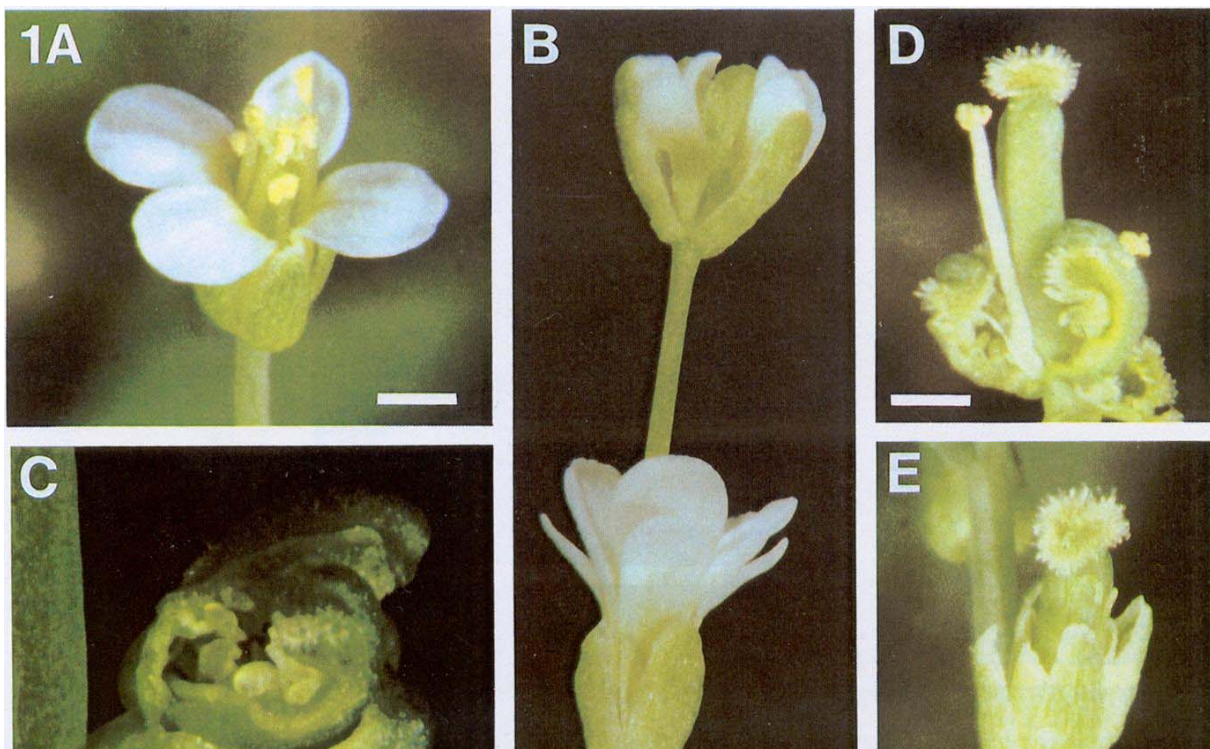


Abb. 1. Fig. 1. Phänotypen von normalen und mutierten Arabidopsis Blüten. (A) normal, (B) *agamous-2*, eine durchgewachsene Blüte, die weder Fruchtblätter noch Staubblätter bildet (C) *apetala2-2*, mit Fruchtblättern anstelle von Kelchblättern, Kron- und Staubblätter fehlen (D) *apetala2-9*, mit Fruchtblättern anstelle von Kelchblättern, die Kronblätter fehlen ein Staubblatt und die Schote sind normal gebildet. (E) *pistillata-1/pistillata-2*, mit Kelch und Fruchtblättern Die Pflanzen sind bei 25 °C gewachsen. Querstrich = 1 mm. (Bowman et al. 1991).

Das ABC Modell der Blüte

Im Jahre 1991 wurde von Bowman, Coen, Meyerowitz und anderen Forschern ein Modell vorgeschlagen, mit dem man die Festlegung der Identität der Blütenorgane durch die Pflanze erklären konnte (Bowman et al. 1991; Coen und Meyerowitz 1991; Meyerowitz et al. 1991). Das Modell wurde entwickelt auf Grund von Mutationen, die Änderungen in der Anordnung und Gestalt der Blütenorgane mit sich bringen. Im Folgenden werden zunächst diese Mutanten beschrieben, wobei ich mich beschränke auf Mutanten beobachtet an Arabidopsis

thaliana. Dieser Kreuzblütler spielte als meist verwendete Laborpflanze eine wichtige Rolle bei der Entwicklung dieses Modells. Die Pflanze bildet eine Rosette mit dünner Pfahlwurzel und treibt bald darauf aus der Rosette ihre Blütenstände hervor. Sie wird 5 bis 30 cm hoch. Im Gewächshaus bei 25°C braucht sie von der Keimung bis zur Samenreife 6 Wochen. Vorteilhaft für die wissenschaftliche Forschung ist ihre kurze Entwicklungsdauer und vor allem verfügt sie über eines der kleinsten Genome der Blütenpflanzen. Ihre Blüten (Abbildungen 1A und 2) enthalten im ersten Organkreis vier Kelchblätter (Sepalen), im zweiten Organkreis vier Kronblätter (Petalen), im dritten Organkreis sechs Staubblätter (Stamen) und im vierten und letzten Organkreis 2 miteinander verwachsene Fruchtblätter (Karpelle), die eine Schote bilden.

Man hat drei Klassen von Mutanten, die die Organidentität beeinflussen, gefunden. In der

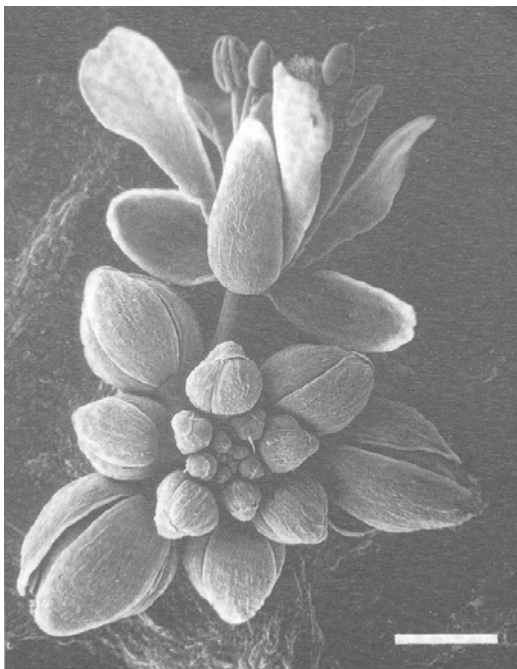


Abb. 2. Normal gebildete Blüten von *Arabidopsis thaliana*. Ansicht des primären Blütenstandes einer 24 Tage alten Pflanze. Die älteste Blüte hat beim Präparieren Kelch- und Kronblätter entfaltet. Querstrich = 0.5 mm. (Abbildung aus Atlas *Arabidopsis* Bowman, 1994).

Klasse A fehlen Kelch- und Kronblätter, in der Klasse B fehlen Kron- und Staubblätter und in der Klasse C fehlen Staub- und Fruchtblätter. Das Modell wurde entwickelt auf Grund von folgenden Mutanten: *apetala 2* (*ap2*) Klasse A, *apetala 3* (*ap3*) Klasse B, *pistillata* (*pi*) Klasse B und *agamous* (*ag*) Klasse C. Die Bezeichnung *apetala* bezieht sich auf den Phänotyp dieser Mutationen bei dem das Fehlen von Kronblättern ein auffallendes Merkmal ist, die Bezeichnung *pistillata* deutet auf das Auftreten zusätzlicher Fruchtblätter und die Bezeichnung *agamous* deutet auf das Fehlen der Fruchtblätter bei der entsprechenden Mutation. Die Phänotypen dieser Mutanten wurden gründlich untersucht, sowie auch das Vorkommen und die Verteilung der Genprodukte der nicht mutierten Gene in der sich entwickelnden Blüte. Die Wörter *apetala*, *pistillata* oder *agamous* können klein oder gross geschrieben sein. Schreibt man sie klein, so ist eine mutierte Pflanze gemeint. Schreibt man aber z.B. *PISTILLATA* so ist eine Pflanze gemeint mit intaktem Gen.

Die Mutanten

Bei den Mutanten unterscheidet man zwischen Mutanten, die nur in einem Gen geschädigt sind. Man nennt diese Einfachmutanten. Dann gibt es Pflanzen die in zwei Genen geschädigt sind (zweifache Mutanten) und zum Schluss sind für unsere Betrachtung auch dreifach mutierte Pflanzen von besonderem Interesse. In der Reihenfolge einfache, zweifache und dreifache Mutanten werden jetzt die Phänotypen der geschädigten Pflanzen beschrieben.

Einfachmutanten

Bei Mutanten der Klasse A (Abbildungen 1 C, 1D und 3.) ändert sich die Identität der Organe in den ersten beiden Blütenkreisen, die Identität der Organe im dritten und vierten Kreis (Staubblatt und Fruchtblattkreis) hingegen ändert sich in der Regel nicht. Starke *ap2* Mutanten, wie z.B. *ap2-2*, die grosse Änderungen aufweisen, entwickeln Blüten mit Fruchtblättern oder mit fruchtblattähnlichen Blättern im ersten Kreis. Im zweiten Kreis

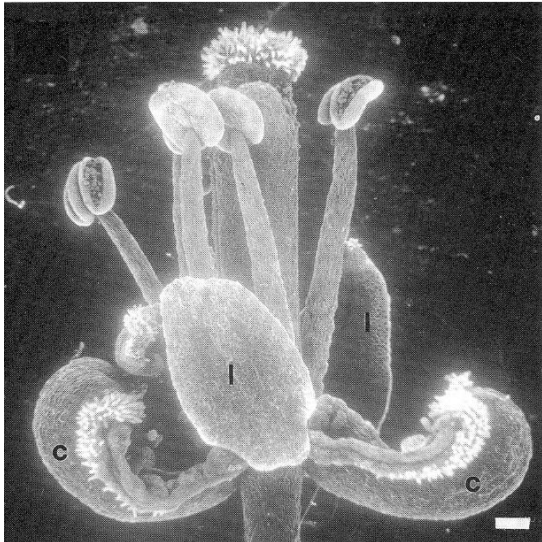


Abb. 3. ap2-1/ap2-2 trans heterozygote Blüte mit einem Phänotyp intermediär im Vergleich zu ap2-1 und ap2-2 homozygoten Mutanten. In diesem Fall sind die medial inserierten Organe des ersten Organkreises allein stehende Fruchtblätter (c) die lateral inserierten Organe sind Blatt ähnlich (l), es fehlen Organe im zweiten Kreis und die Organe im dritten und vierten Kreis sind nahezu normal. (Abbildung aus Atlas Arabidopsis Bowman, 1994).

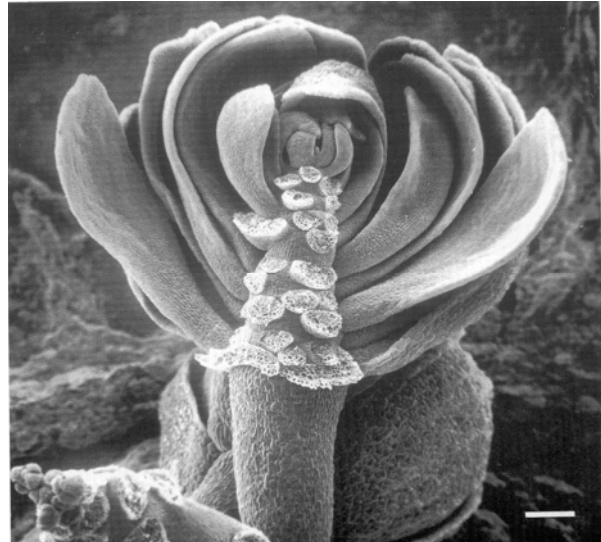


Abb. 4. Querschnitt durch eine agamous-1 Blüte. ag-1 Blüten sind charakterisiert durch eine große Zahl Quirle mit Kelch- und Kronblättern mit der Reihenfolge: (Kelchblätter, Kronblätter, Kronblätter)_n, das apikale Meristem der Blüte hat ein uneingeschränktes Wachstum. (Abbildung aus Atlas Arabidopsis Bowman, 1994).

findet man keine Organe, aber Staub- und Fruchtblätter kann man im dritten resp. vierten Kreis antreffen.

Schwache ap2 Mutanten wie z.B. ap2-1 bilden im ersten Kreis Stängelblätter, gelegentlich mit karpelloiden Merkmalen, dann staminoïdale Petalen oder Stamen im 2. Kreis, so wie normale Staub- und Fruchtblätter in den Kreisen drei resp. vier. Andere ap2 Allele zeigen Phänotypen, die in ihrem Erscheinungsbild zwischen den beiden genannten liegen. *Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Pflanze bei ap2 Mutanten Kelchblätter durch Karpelle und Kronblätter durch Staubblätter ersetzt.*

Mutanten der Klasse B. Eine zweite Klasse von Genen ist notwendig für die Identität der Organe in den Kreisen 2 und 3. Mutanten dieser Klasse zeigen normal gebildete Kelch- und Fruchtblätter (Abbildung 1E). Zwei Gene hat man in dieser Klasse beschrieben und zwar APETALA3 und PISTILLATA. *Pflanzen, die homozygot sind für starke, mutierte Allele wie ap3-3 und pi-1 bilden Blüten ohne Kron- und Staubblätter. Die Kronblätter sind durch Kelch-, die Staubblätter durch Fruchtblätter ersetzt.*

Mutanten der Klasse C (Abbildungen 1B und 4). mit Änderungen in dem AGAMOUS Gen zeigen Abweichungen im 3. und 4. Kreis. *Die Organkreise 1 und 2 entwickeln sich normal. Im 3. Kreis findet man anstelle von Staubblättern Kronblätter und im 4. Kreis findet man anstelle der Fruchtblätter die ersten 3 Kreise wiederholt, wonach diese Wiederholung sich nochmals wiederholt, bis das apikale Meristem erschöpft ist.*

Man hat bei den Einfachmutanten drei Genklassen gefunden, A, B und C genannt, wobei eine jede Klasse die Identität der Organe in zwei angrenzenden Blütenkreisen beeinflusst. Bei Mutanten der Klasse A, ändern die Pflanzen die Identität der Organe im Kelch- und Kronblattkreis. Bei Mutanten der Klasse B ändern sich die Verhältnisse in dem Kron- und Staubblattkreis und schlussendlich ändert in der C Klasse die Pflanze die Organidentität im Staub- und Fruchtblattkreis.

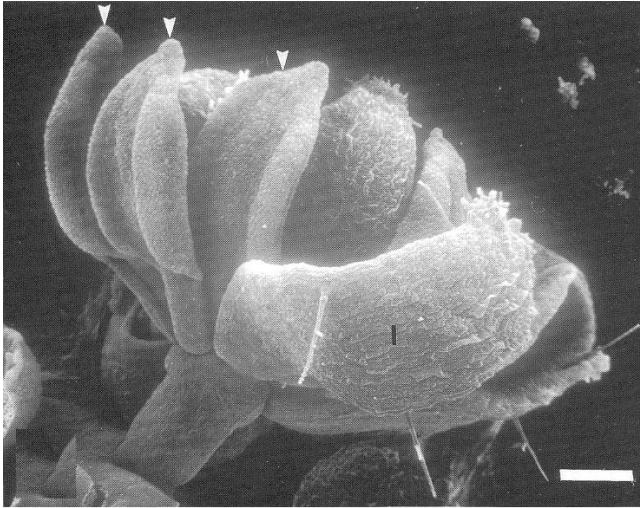


Abb. 5. Zweifachmutante. (B) Im Bild Reife ap2-ag-1 Blüte mit Fruchtblatt artigen Blättern im ersten Kreis (1) und Kronblatt artigen Staubblättern im zweiten und dritten Kreis (Pfeilspitzen). Querstrich = 200 µm in B. (Abbildung aus Atlas Arabidopsis Bowman, 1994).

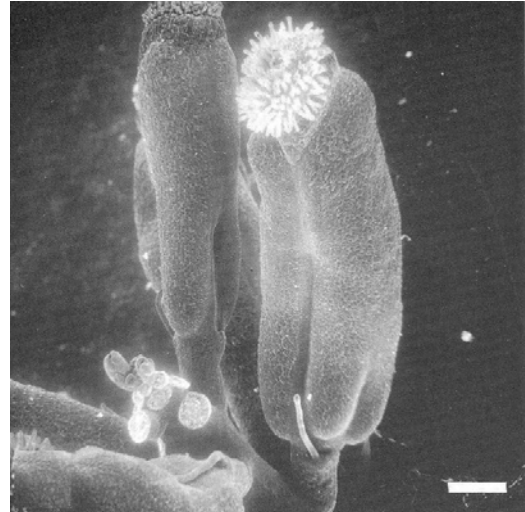


Abb. 6. Zweifachmutante. (F) Reife ap2-2 pi-1 Blüte, zusammengesetzt aus vier verwachsenen Fruchtblättern. Querstrich = 200 µm in B. (Abbildung aus Atlas Arabidopsis Bowman, 1994).

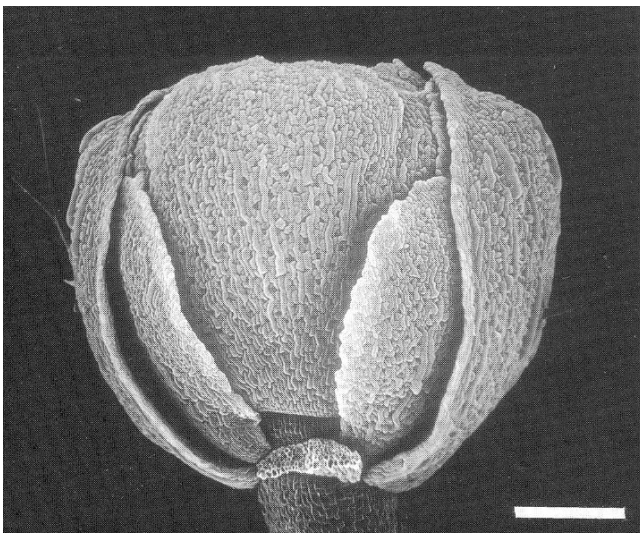


Abb. 7. Zweifachmutanten. Reife ag-1 pi-1 Blüte mit einer Vielzahl von Kelchblättern. Querstrich = 200 µm in B. (Abbildung aus Bowman, 1994).

Zweifachmutanten

Nun hat man durch Kreuzen Pflanzen gezüchtet, die in zwei Genklassen mutant sind. Die zweifache Mutante ap2 ag, die nur noch über funktionierende Gene der Klasse B verfügt, hat im ersten Kreis Stängelblätter, oder Fruchtblatt ähnliche Kelchblätter, im zweiten und dritten Kreis Hybridformen von Kron- und Staubblättern und anstelle der Fruchtblätter werden die ersten drei Kreise wiederum einige Male wiederholt (Abbildung 5)

Die zweifache Mutante ap2 pi, bei der nur noch das Klasse C Gen AGAMOUS richtig funktioniert, besitzt Blüten, die fast vollständig aus Fruchtblättern bestehen. Gelegentlich bilden sich die beiden

lateralen Blätter des 1. Kreises als Stängelblätter aus (Abbildung 6).

Die Aktivität von A alleine, z.B. in der ag ap3-1 zweifacher Mutante (Abbildung 7) führt zu einer Blüte die nur aus Kelchblättern besteht, wobei die Zahl der Kelchblätter nicht festgelegt ist.

Dreifachmutanten

Sind alle drei Klassen mutiert, z.B. in ap2 pi ag oder in ap2 ap3 ag, dann gibt es Blüten gefüllt mit kreisförmig angeordneten Stängelblättern, die gelegentlich noch stigmatesches Gewebe an den Rändern bilden. Es gibt aber auch Mutanten, bei denen auch das stigmatesche Gewebe nicht mehr gebildet wird und nur noch Stängelblätter ausgebildet werden (Abbildungen 8 und 9)

Aufgrund dieser Beobachtungen und auf Grund von Analysen der Verteilungsmuster der

Genprodukte in normal gebildeten Blüten hat man das sogenannte ABC Modell entwickelt (Abbildung 10).

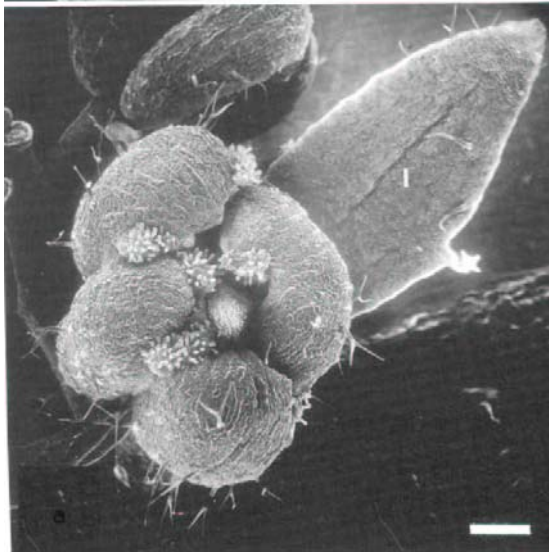
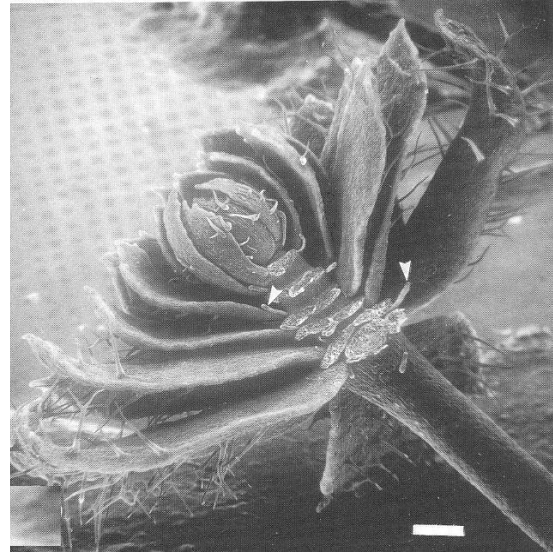
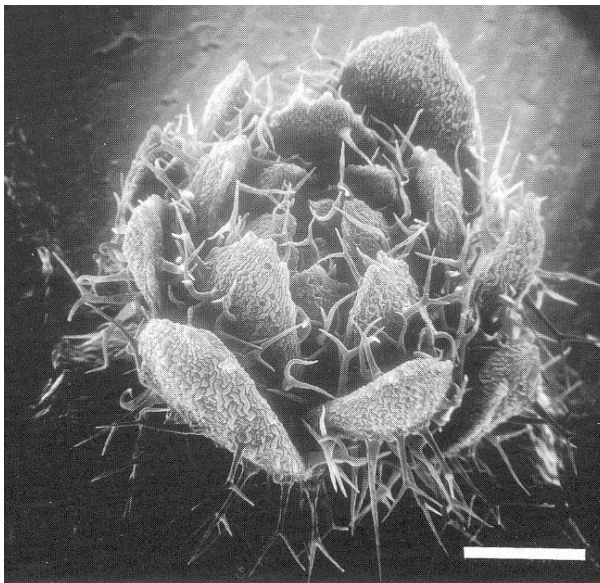


Abb. 8. Dreifachmutanten. Links 8a. Reife ap2-2 ag-1 ap3-1 Blüte mit allen Organen mit Ausnahme der beiden lateral inserierten Organe (l) des ersten Kreises blattartig. Beachte das stigmatische Gewebe und die Verwachsung der Organe, beide Merkmale typisch für Fruchtblätter als auch die sternförmigen Trichomen, ein Merkmal von Stängelblättern.



8b. Querschnitt durch eine reife ap2-1 ag-1 pi-1 Blüte. Alle Organe sind blattartig, was sich zeigt an die basalen Stipeln (Pfeilspitzen) und die vielen sternförmigen Trichomen.



8c. Reife ap2-1 ag-1 ap3-1 Blüte. Alle Organe sind blattartig, mit vielen sternförmigen Trichomen. Querstrich C,E,F = 200 µm. (8a-c Abbildungen aus Atlas Arabidopsis Bowman, 1994).

Typus von Kron- und Staubblatt hervor. Unter Einfluss der Gene der Klasse A wird die Blattform betont, es bilden sich Kronblätter. Unter Einfluss des einzigen Klasse C Gens wird die generative Vermehrung betont, es bilden sich Staubblätter. (Die von vielen Forschern festgestellte enge Verwandtschaft von Kronblatt und Staubblatt, die zum Beispiel bei der Seerose oder bei gefüllten Blüten offensichtlich ist, findet hier eine Bestätigung.)

Eine erste und vorläufige Interpretation dieses Modells könnte folgende Schlussfolgerungen ergeben:

1. Das Grundorgan [„ground state organ“ (Clark und Meyerowitz, 1994)] aller Blütenorgane ist das Stängelblatt. Wenn die drei Genklassen, die für die Identität der Blütenorgane notwendig sind, alle in ihrer Wirkung gestört sind und keine Differenzierung stattfindet, werden Stängelblätter gebildet. Dazu kommt als wesentliche Ergänzung, dass die Zahl der Organe bei der normalen Blüte begrenzt, bei solchen Mutanten aber unbegrenzt ist.
2. Für die Bildung der vier Blütenorgane gibt es bloss drei Genklassen.
3. Das Kronblatt und das Staubblatt gehen aus einem gemeinsamen hybriden

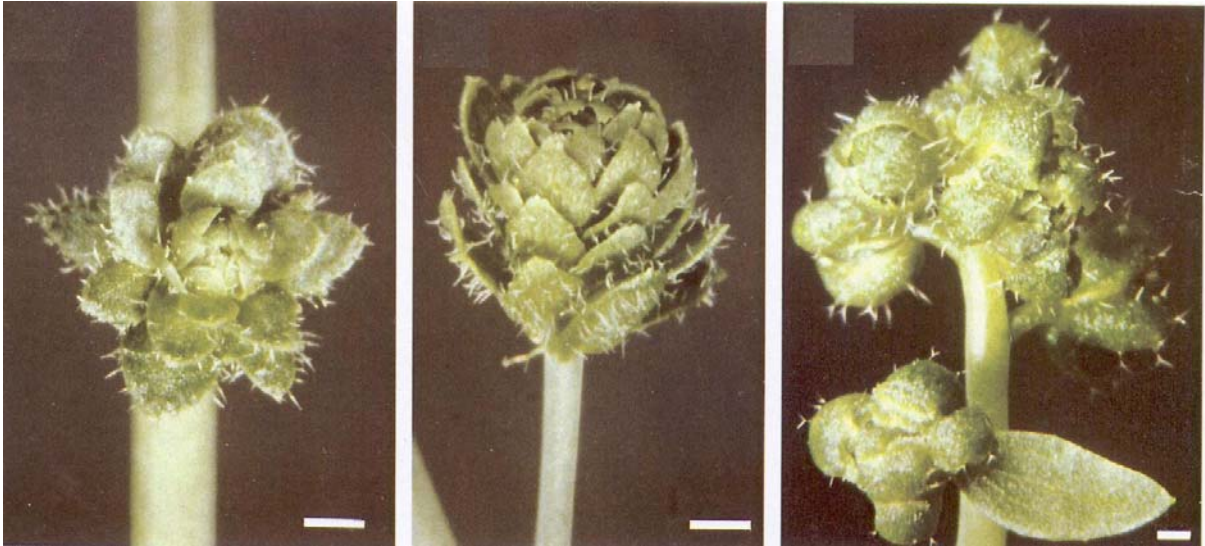


Abb. 9. Phänotypen von Dreifachmutanten. (A) *apetala2-1 agamous-1 apetala3-1* (B) *apetala2-1 agamous-1 pistillata-1* (C) *apetala2-2 agamous-1 pistillata-1*. Alle Pflanzen sind gezogen bei 25 °C. Querstrich = 1 mm. (Bowman et al., 1991).

4. Die Bildung eines der drei Genklassen - Organe (Kelchblatt, Kron-/Staubblatt, Fruchtblatt) ist unabhängig davon, ob ein anderes Genklasse - Organ auch gebildet wird. Kein Genklasse - Organ setzt die Bildung eines anderen voraus.
5. Keine Aussagen machen kann das Modell über die Zahl der Blütenorgane.

Widerspricht dieses Modell Goethes Metamorphose-Lehre? Nach welchem Gesetz gehen aus dem Stängelblatt die Blütenorgane hervor? Gehen die Blütenorgane tatsächlich ganz aus dem Stängelblatt hervor? Welche sind die morphologischen Beziehungen der Organe untereinander? Diesen Fragen möchte ich jetzt nachgehen.

EINE KRITIK DES BEGRIFFES DER METAMORPHOSE

Wir müssen bestimmen, was wir zunächst unter dem Begriff Metamorphose verstehen. Nachher werden wir den Begriff nochmals erweitern müssen. Goethe unterscheidet drei verschiedene Arten der Metamorphose (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 ...“, diese Metamorphose unterscheidet er von der *unregelmässigen* oder *rückschreitenden* Metamorphose. Ein Beispiel der rückschreitenden Metamorphose ist die gefüllte Blüte, in welcher Staubblätter durch Kronblätter ersetzt sind und Fruchtblätter fehlen. 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 Staubblättern bis zum Fruchtblatt und die letzte Stufe beinhaltet die Ausdehnung und Zusammenziehung des Fruchtblattes. Die Hypothese, dass sich die Metamorphose von der laubenden Pflanze linear fortsetzt in die Blüte, hat sich als unhaltbar erwiesen. Wir können schon bei Goethe Ansätze finden, die mit dieser linearen Betrachtungsweise nicht vereinbar sind, und bessere Lösungswege aufzeichnen, aber zunächst müssen wir die Unhaltbarkeit darlegen.

Einer, der die These einer linearen Verwandlung ablehnt, ist Bowman (1994). Er beschreibt

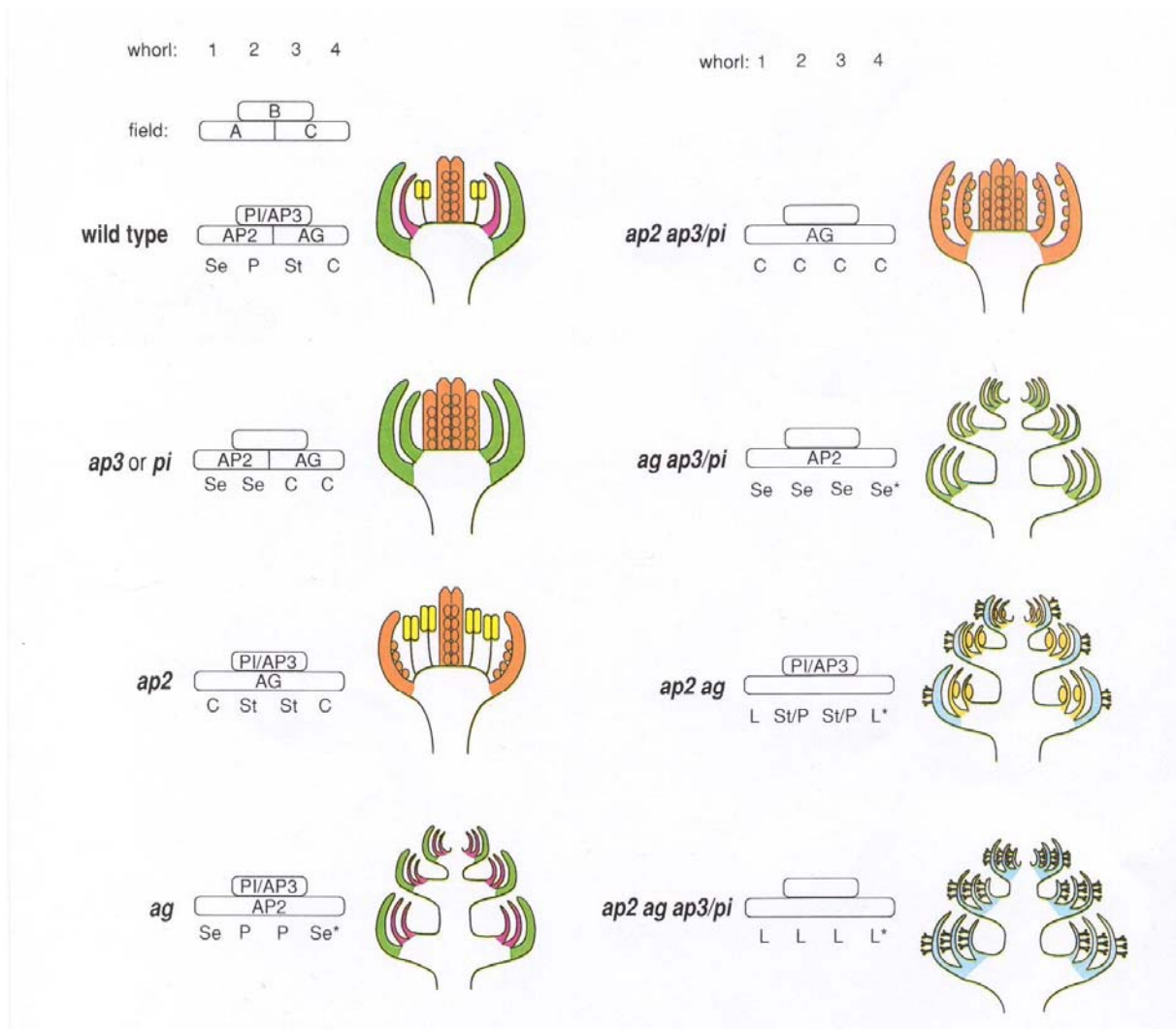


Abb. 10. Das Modell zeigt wie die Pflanze mit Hilfe dreier Genklassen die Identität von den vier Blütenorganen festlegen kann. Die Zahlen 1 bis 4 repräsentieren die verschiedenen Organkreise. Ein Querschnitt durch eine Hälfte der Blütenanlage ist dargestellt als eine Gruppe von Kästchen. Jedes Kästchen repräsentiert das Feld wo die Pflanze eine Genklasse aktiviert hat. In der Spalte links ist jeweils der Genotyp gekennzeichnet mit dem Kürzel der mutierten Gene, in den Kästchen sind die aktivierten (also nicht mutierten) Gene eingeschrieben. Der Phänotyp ist unter dem Kästchen angegeben. Se(pal) = Kelchblatt, P(etal) = Kronblatt, St(amen) = Staubblatt, C(arpel) = Fruchtblatt, mit St/P = sind Kronblatt artige Staubblätter angedeutet und mit L Stängelblätter oder Stängelblätter mit Fruchtblatt Merkmalen. * erinnert daran, dass in Genotypen mit ag mehrere Kreise zusätzlich nach dem dritten Kreis gebildet sind. Eine schematische Zeichnung der Längsschnitte ist in der rechten Spalte abgebildet. Jeder Organtyp hat seine Farbe: Kelchblätter = grün, Kronblätter = rosa, Staubblätter = gelb, Fruchtblätter = orange, Kronblatt artige Staubblätter = golden und Stängelblätter und Stängelblätter mit Fruchtblatt Charakter = blau. (Bowman et al., 1991).

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. Auch Goethes Hypothese der Verfeinerung der Säfte (§§ 29,30 und 41, GOETHE 1790) gehört zu dieser ersten Klasse und passt in das skizzierte Bild einer linear verlaufenden 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“. Aufgrund der vorher gezeigten Phänotypen der Arabidopsis Blütenmutanten, bei denen die Kelchblätter einmal vor, einmal nach den Kronblättern auftreten und gar zuallererst Fruchtblätter auftreten können, ist klar, dass die richtige Differenzierung eines Blütenkreises unabhängig ist von der Differenzierung eines Nachbarkreises.

Die zweite Vorstellungsart geht aus von einer Blütenanlage, die in konzentrisch angeordnete Embryonalfelder gegliedert ist. Jedes Feld bekommt seine Positionsinformation mit Hilfe 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, SIEBURTH et al. 1998). Der Unterschied zur ersten Hypothese ist die relative Autonomie der Kreise.

Der Begriff Metamorphose wird 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 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 in dem 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 (Abb. 4.), Mosaikformen von Staub- und Fruchtblatt¹. Sobald die Organprimordien nicht schön voneinander getrennt sind, gibt es Mosaikformen, unabhängig davon welche Primordien aneinandergrenzen.

Gibt es Zusammenhänge zwischen den Mutanten die auf eine Metamorphose im Blütenbereich hinweisen? Anders gefragt, gibt es morphologische Zusammenhänge zwischen den Blütenorganen, die auf eine gesetzmässige Verwandtschaft der Blütenorgane untereinander hinweisen? Zur Beantwortung dieser Frage braucht es eine neue Blickrichtung. Die Metamorphose kann nie eine reine Blattmetamorphose sein. Wesentliche Fähigkeiten der Pflanze sind die Verzweigung, die ich hier im Sinne einer vegetativen Vermehrung auffasse und die generative Vermehrung. Bei der Formulierung des ABC Modells hat man das APETALA 1 Gen, das wie AP2 unentbehrlich ist für die normale Bildung des Kelch- und Kronblattkreises nicht berücksichtigt. Eine Pflanze, die eine starke

¹ Arabidopsis, an Atlas of Morphology and Development, (Bowman, 1994). Z.B. Mosaikformen von Kelchblatt und Kronblatt, sowie von Fruchtblatt und Kelchblatt S. 216, Mosaikformen von Stängelblatt - Kronblatt,

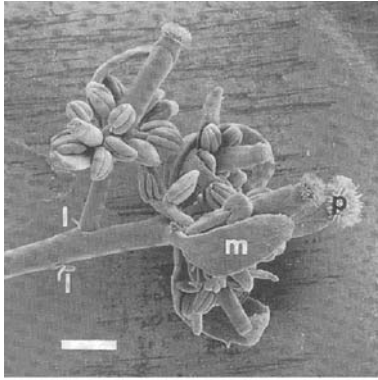


Abb. 11. Starke *ap1* Mutanten. Statt einer Blüte bildet sich eine Vielzahl von Blüten. Normalerweise verzweigt sich eine Blüte nicht. In diesem Fall können aus den Achseln der ersten Blütenorgane, normalerweise die Kelchblätter, neue Blüten entspringen. Aus den Achseln der Blütenorganen dieser zusätzlichen Blüten können ebenfalls neue Blüten entspringen. Das rudimentäre Organe l und das Blatt artige Organ m nehmen die Plätze ein der lateralen und medialen Kelchblättern. Vor allem aus Blütenanlagen aus dem unteren Teil des Blütenstandes gehen bei *ap1* Mutanten solche in sich verzweigte Blüten hervor. Man beachte die bemerkenswerte Verlängerung des Internodiums zwischen l und m. Querstrich = 200 μm . (Abbildungen 11 und 12 aus Atlas Arabidopsis Bowman, 1994).

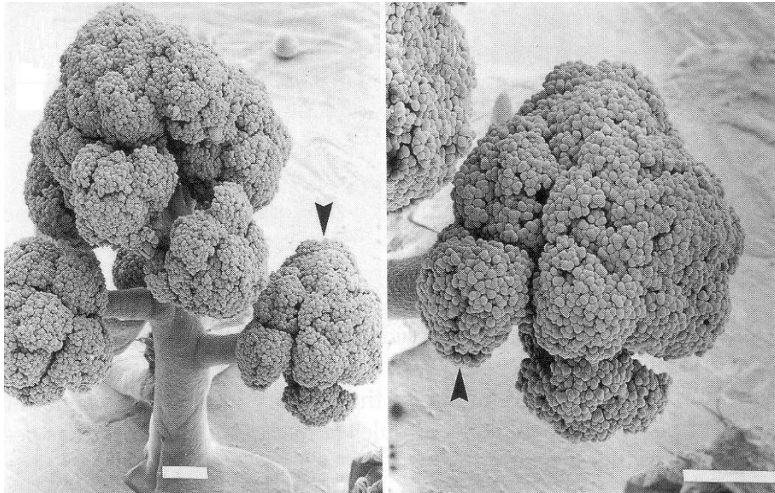


Abb. 12. Die Pflanze verstärkt bei einer Schädigung des CAULIFLOWER (=Blumenkohl) Gens die Auswirkungen der APETALA 1 Mutationen. Links Side view of an *ap-1 cal-1* inflorescence. Balken = 100 μm . Rechts Nahaufnahme einer Struktur, die die am meisten basale Position einnimmt, angedeutet mit der Pfeilspitze links. Diese Struktur entwickelte sich aus einem Meristem zweiter Ordnung, normal würde eine einzige Blüte aus diesem Meristem hervorgegangen sein. Balken = 500 μm

Mutation in *AP1* aufweist, treibt aus den Achseln der ursprünglichen Kelchblätter neue Blüten, die Kelchblätter selbst sind verkümmert oder Stängelblatt ähnlich (Abbildung 11). Die zusätzliche Blüte treibt aus den Achseln ihrer ursprünglichen Kelchblätter ebenfalls eine Blüte aus, sw. Zusammen mit der CAULIFLOWER Mutation bildet sich, der uns wohlbekannte, dem Blumenkohl ähnliche, Kopf (Abbildung 12).

Die Kräfte zur Bildung von Seitensprossen kommen bei der Kelchblattbildung nicht zur Entfaltung. Die Blüte bildet eben keine Seitensprosse. Bei der Bildung der Kelchblätter, ist - ähnlich wie bei der Bildung von Knospenschuppen - die Bildung von Knospen in den Achseln der Kelchblätter unterdrückt. Das APETALA1 Gen wird im Kelchblattkreis und im Kronblattkreis exprimiert. Die Pflanze braucht dieses Gen auch zur Bildung des Kronblattes. Das Kronblatt betont, wie wir oben gesehen haben, den Blattcharakter des der Anlage nach hybriden Typs des Kron-/Staubblattorganes. Die vegetative Vermehrung durch Seitensprossen als auch die generative Vermehrung durch Blütenstaub werden unterdrückt. Sobald man im dritten Kreis, wo normalerweise die Staubblätter wachsen, keine *AP1*-Produkte mehr nachweisen kann, steht diese vegetative Kraft wieder zur Verfügung und wird in die generative Kraft der Bildung der Pollenkörner umgewandelt. Der Blumenkohl zeigt uns sehr schön, was passiert, wenn die generativen Fortpflanzungskräfte nicht vollkommen entfaltet werden können und die Hemmung der vegetativen Vermehrung (Seitensprossbildung) aufgehoben worden ist. Einerseits hat man eine enorme Verzweigung des Blütenstandes, andererseits bleiben die Blütenknospen unterentwickelt, nur wenige können sich zu richtigen Blüten (für die notwendige Vermehrung) ausbilden.

Das Verhältnis zwischen der molekularen Genetik und Goethes Metamorphose-Lehre ist zwiespältig. Die Ansicht Goethes, dass eine Metamorphose in der Blüte statt findet, hat man (siehe oben) abgelehnt, seine Ansicht aber, dass die Blütenorgane modifizierte Blätter seien, hat man bestätigt gefunden. „The ABC model left at least one complication, though: what

happens in the absence of all organ identity activity? Goethe had proposed that floral organs represent modified leaves, suggesting that a vegetative leaf is the ground state of floral organs. This has been confirmed by double and triple mutants.“ (Weigel und Meyerowitz, 1994). Nun könnte man erfreut sein, dass Goethe auch nach 200 Jahren noch Anerkennung findet, auch Reto Kohler sprach sich 1997 in „Das Alphabet des Erblühens“ (NZZ Nr. 269, S.69) lobend aus. Versucht man aber sich vorzustellen wie diese Verwandlung vor sich gehen könnte, dann merkt man recht schnell, dass es keine „einfache“ Blattmetamorphose sein kann. Der Blütenstaub der Staubblätter und die Samenanlagen der Fruchtblätter lassen sich aus keiner Modifikation des Blattes verstehen. Man kann jetzt einwenden, dass die gleitenden Übergänge zwischen Kronblatt und Staubblatt, die man wirklich als gleitende bezeichnen kann, zeigen, dass solche Übergänge möglich sind, man übersieht dann aber, dass beide Organe aus dem gleichen, hybriden Grundtypus hervorgegangen sind. Die Beziehungen zwischen Kelchblatt, Fruchtblatt und dem Organpaar Kronblatt / Staubblatt sind bei Arabidopsis unklar. Wir sind jetzt an dem Punkt angekommen, wo wir uns eingehender mit Goethe befassen werden und versuchen, mit Hilfe seiner Gesichtspunkte, mit Hilfe von Wilhelm Hofmeister (1824-1877) so wie von Ergebnissen der Mutationsforschung an Arabidopsis den Begriff der Metamorphose umfassender zu denken. Wir werden uns nun näher befassen müssen mit den Begriffen Polarität, Grundorgan, Metamer.

POLARITÄT

Ich zitiere jetzt einige weniger bekannte Textstellen aus Goethes Nachlass, in denen Goethe ein zentrales Phänomen der Pflanzenbildung formuliert.

Organische Entzweiung.

Vorher ward die Pflanze als Einheit betrachtet.

Die empirische Einheit können wir mit Augen sehen.

Sie entsteht aus der Verbindung vieler verschiedenen Teile von der grössten Mannigfaltigkeit zu einem scheinbaren Individuo.

Eine einjährige vollendete Pflanze ausgerauft.

Ideale Einheit

Wenn diese verschiedenen Teile aus einem idealen Urkörper entsprungen und nach und nach in verschiedenen Stufen ausgebildet gedacht werden.

Diesen idealen Urkörper mögen wir ihn in unseren Gedanken so einfach konzipieren als möglich, müssen wir schon in seinem Innern entzweit denken denn ohne vorhergedachte Entzweiung des einen lässt sich kein drittes Entstehendes denken.

[...]

Keim der Wurzel und des Blatts

Sie sind mit einander ursprünglich vereint ja eins lässt sich nicht ohne das andere denken.

Sie sind auch einander ursprünglich entgegengesetzt.>>

(Goethe, 1964 S. 133.)

An dieser Stelle kann man sehr schön erleben, wie sehr sich Goethe darum bemüht, nicht nur das Entstandene, das Produkt, sondern auch den Prozess, der zur Entstehung des Produktes führt, zu verstehen. Vor allem den Satz: „Diesen idealen Urkörper mögen wir ihn in unseren Gedanken so einfach konzipieren als möglich, müssen wir schon in seinem Innern entzweit denken denn ohne vorhergedachte Entzweiung des einen lässt sich kein drittes Entstehendes denken“ hat es mir angetan.

Das sei noch ergänzt durch ein Zitat aus hinterlassenen Notizen (Goethe, 1977 M39 S. 54):

„Das Räumchen zwischen a und b. (zwischen dem Vegetationspunkt der Wurzel, resp. des

Sprosses, P.S.) verlängert sich gleichfalls sehr merklich, und bildet nun ein Stielchen welches sich seiner Natur nach unwiderstehlich in die Höhe richtet so dass wir die beyden Pole an einer Linie gegen einander stehn wie Zenit und Nadir einander entgegengesetzt sind so man sich durch die Pflanze eine Linie dencken muss wovon das eine Ende nach dem Mittelpunkt der Erde, das andere nach der Atmosphäre strebt.“

Als Antithese hierzu liest man im Strasburger, *Lehrbuch der Botanik*: „Der Cormus als bewurzelter Spross baut sich aus den *drei Grundorganen Achse, Blatt und Wurzel* auf. Die Grundorgane sind nicht miteinander homologisierbar, und sie üben verschiedene Basisfunktionen aus.“ (Abbildung 13)

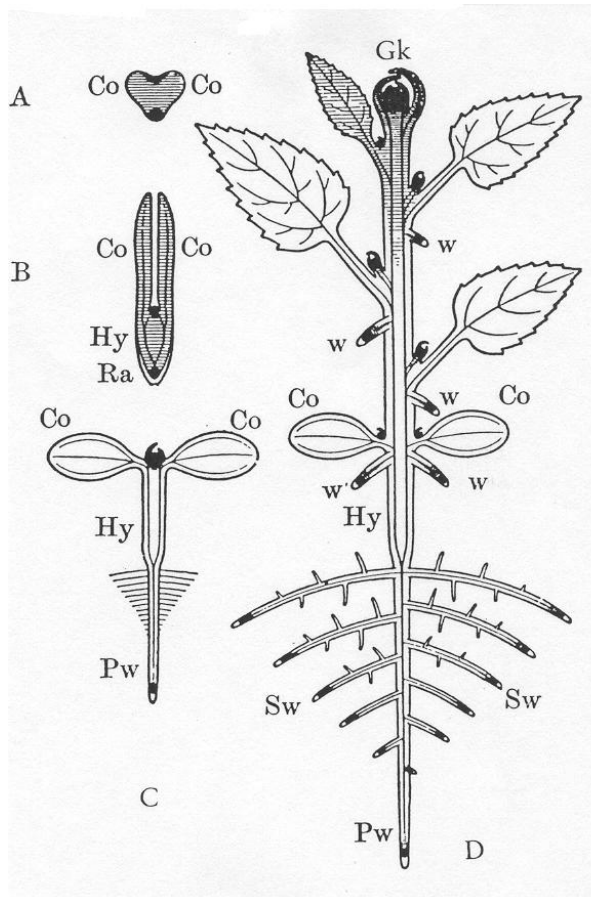


Abb. 13. Typusbild der dikotylen Pflanze. A,B, junger bzw. reifer Embryo mit Cotyledonen Co, Radicula Ra und Hypokotyl Hy. C, Keimpflanze mit Primärwurzel Pw. D, Pflanze im vegetativen Stadium mit Seitenwurzeln Sw, sprossbürtigen Wurzeln w und Gipfelknospe Gk. (Nach J. Sachs u.

Die Grundorgane werden nicht morphologisch aufeinander bezogen, wegen ihren unterschiedlichen Funktionen grenzt man sie voneinander ab. Die Frage, wie diese drei Organe morphologisch miteinander zusammenhängen, wird nicht gestellt. Darüber hinaus ist die Aussage, dass die Organe auf Grund ihrer unterschiedlichen Funktionen voneinander abgegrenzt werden müssen, teilweise falsch. Sowohl die Sprossachse, als auch die Wurzel haben die Funktion des Austausches, die Funktion der Vermittlung zwischen unten und oben, gemeinsam, zudem gehen sie auch gleitend, durch eine Änderung der Lage der Leitbündel ineinander über. Die Grundorgantheorie als solche ist sehr schlecht begründet, es ist ein atomistisches Modell, drei Teile hat man in der Hand, fehlt leider nur das geistige Band. Goethes innerstes Anliegen war es, bei seinen Erkenntnisbemühungen vom Ganzen zu den Teilen zu gehen, ohne dabei das Ganze aus den Augen zu verlieren. Das heisst, die Teile untereinander so zu vergleichen, das sie als Glieder eines Ganzen erscheinen.

Mit diesen Zitaten in Erinnerung wenden wir uns wieder den modernen Forschungsergebnissen zu, und schauen, was die Pflanze dazu zu sagen hat. In Abbildung 14 (Jürgens 1994) sind die ersten Stadien der Embryogenese schematisch wiedergegeben.

Gleich mit der ersten Zellteilung der Zygote veranlagt die Pflanze eine axiale Polarität. Die Teilung ist asymmetrisch, die obere, apikale Zelle ist kleiner als die untere, basale Zelle. Aus der apikalen Zelle geht der Sprosspol, aus der basalen Zelle der Wurzelpol hervor. Was passiert, wenn die erste Teilung nicht asymmetrisch, sondern symmetrisch stattfindet? Dies ist der Fall bei einer Mutante, Gnom genannt, die keine Merkmale einer apikal - basalen Polarität zeigt. In starken Mutanten bildet sich nur ein kugelförmiger Zellhaufen. Aussen herum bildet sich um die Kugel eine Epidermis, dann folgt das Mesoderm und im Zentrum findet sich Leitbündelgewebe. In schwächeren Mutanten entsteht ein Embryo mit einem ausgebildeten Hypokotyl, ohne Wurzel- und Sprossmeristem (Schiefelbein et al. 1994). Mit

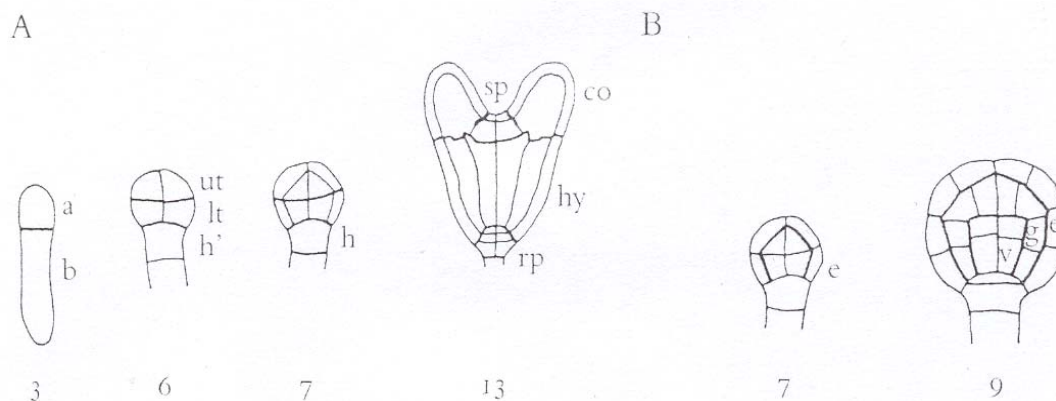


Abb. 14. Schematische Darstellung der ersten Entwicklungsstadien des Embryos in Bezug auf die Differenzierung, A längs und B radial. (A) Die befruchtete Eizelle hat sich asymmetrisch geteilt (Stadium 3) in eine kleinere apikale Zelle (a) und eine grössere basale Zelle (b). Aus der apikalen Zelle gehen nach drei Teilungen acht Zellen hervor (Stadium 6), wovon aus den vier oberen Zellen (ut = upper tier = oberer Schicht) die Keimblätter (co) und das Sprossmeristem (sp) hervorgehen (Stadium 13). Aus den vier unteren Zellen (lt = lower tier = unterer Schicht) geht das Hypokotyl (hy) hervor. Zum Hypokotyl gehört das Prokambium (v) in Stadium 9, aus dem Prokambium gehen die Leitbündel hervor, die das Sprossmeristem (sp) mit dem Wurzelmeristem (rp) verbinden. Aus der basalen Zelle (b) geht die Vorläuferzelle der Hypophyse (h') in Stadium 6 hervor, sowie der Suspensor, der im Weiteren nur angedeutet ist. Aus der Hypophyse (h) geht das Wurzelmeristem hervor. (e) = Epidermis und (g) = Grundgewebe. (Nach Mayer 1993).

ihrer allerersten Zellteilung bekräftigt die Pflanze also ihre innere Polarität, die im Einklang ist mit der Polarität von Himmel und Erde. Aus der Einheit ist eine Zweiheit geworden.² Die Entwicklung geht dann so weiter, dass aus der apikalen Zelle durch drei Teilungen acht Zellen hervorgehen, die in diesem Stadium schon auf ihre zukünftige Entwicklung festgelegt werden. Aus der oberen Schicht von vier Zellen gehen die Keimblätter sowie das apikale Sprossmeristem hervor. Aus der unteren Schicht von vier Zellen geht das Hypokotyl hervor. Zudem geht das Prokambium, also das Meristem, aus dem die Leitbündel hervorgehen, aus dieser unteren Schicht hervor. Ein Teil dieses Meristems liefert die Wurzelinitialen, aus denen der zentrale Zylinder mit den Leitbündeln der Wurzel hervorgeht. Ein anderer Teil bleibt verbunden mit dem apikalen Meristem der Sprossachse; und aus ihm gehen die Gefässbündel der Sprossachse hervor. Aus der basalen Zelle gehen durch weitere Teilungen der Suspensor hervor, ein Art Haustorium, das Nahrung für den sich entwickelnden Embryo aufnimmt und den Embryo verankert, sowie proximal eine Hypophyse genannte Zelle. Die Abkömmlinge der Hypophyse bilden die zentrale Wurzelhaube und ihre Initialen, so wie die zentralen Zellen oberhalb der Wurzelhaube, aus denen die laterale Wurzelhaube, die Rhizodermis mit den Wurzelhaaren, die Wurzelrinde und Endodermis hervorgehen (Dolan in Bowman, 1994).³ Abbildung 15 gibt eine schematische Zusammenfassung der Embryogenese.

² „The first indication of polarity is seen in the unfertilised egg cell, which is present in an asymmetrically organized embryosac and ovule. In many plants the nucleus and much of the cytoplasm are confined to the chalazal pole, while a large vacuole is present at the micropylar end. Die Chalaza bildet der basale Teil der Samenanlage, dort wo die Integumenten entspringen, die Mikropyle ist die Öffnung an der Spitze der Integumenten, wodurch der Pollenschlauch wächst.](...) Embryonic polarity may be established during embryosac development. (...) the plane of division may be less important than the polar organisation of the zygote.“ (West und Harada, 1993).

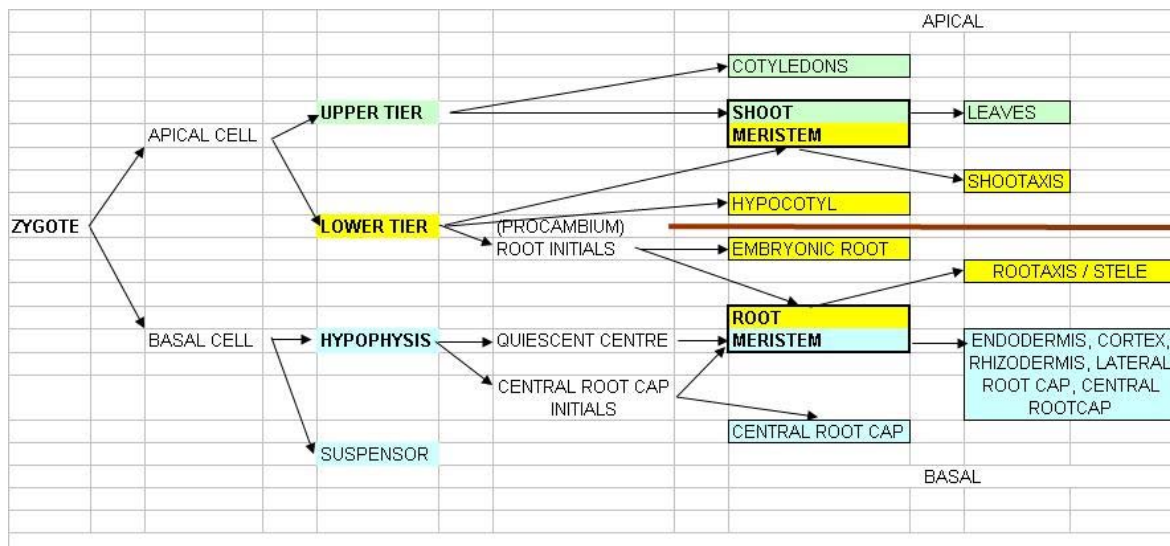


Abb. 15 Schema der Gewebe Differenzierung während der Embryogenese entlang der basal - apikale Polaritätsachse. Aus dem Wurzel- und dem Sprossmeristem, fett gedruckt mit fettem Rahmen, gehen Wurzel und Spross hervor. Beachte, dass sowohl das Sprossmeristem als das Wurzelmeristem zusammengesetzt ist, das obere Teil des meristematischen Gewebes der Wurzel ist aus dem unteren Schicht hervorgegangen, das untere Teil des meristematischen Gewebes der Sprossspitze ist ebenfalls aus dem unteren Schicht hervorgegangen.

DIE GRUNDORGANTHEORIE

IHRE WIEDERLEGUNG

Auf Grund der hier skizzierten embryonalen Entwicklung, kann man jetzt versuchen, die Struktur des Keimlings zu gliedern. Die erste Gliederung, die der Zygote, lässt ein polares Gebilde entstehen. Eine zweite Gliederung, lässt nach mehreren Zellteilungen aus dem oberen Teil ein kugelförmiges Gebilde entstehen. Unten befindet sich die Hypophyse mit dem Suspensor, dann ein mittlerer Teil, aus dem u. a. das Prokambium hervorgeht, und schlussendlich eine obere Schicht. In dieser mittleren Schicht, aus dem das Hypokotyl hervorgeht, bildet sich das Prokambium. Ein Teil des Prokambiums wird Teil des apikalen Sprossmeristems, ein Teil verbindet sich mit dem Wurzelmeristem. Das wichtigste Element, das aus dieser mittleren Schicht hervorgeht: ist eine Achse, in der Wurzel die Wurzelachse, im Spross die Sprossachse. Die Achse vermittelt zwischen unten und oben, Streckungswachstum herrscht hier vor. Aus der oberen Schicht des noch kugelförmigen Embryos gehen die Keimblätter hervor und ein Teil des apikalen Meristems. Der Spross erscheint also zweigliedrig: Blatt und Sprossachse sind ihre Glieder. Auch die Wurzel erscheint zweigliedrig: Wurzelhaube, Rhizodermis, Wurzelrinde und Endodermis bilden das eine, die Wurzelachse das zweite Glied. Auf Grund der Entwicklung des Embryos muss man den Keimling als *viergliedrig* auffassen.

Den Gedanken der Viergliedrigkeit wird in zwei Schritten erreicht. Diese Viergliedrigkeit möchte ich hier ausdrücklich als Hypothese verstanden wissen. Diese Hypothese ist das Ergebnis meiner bisherigen, vorläufigen Überlegungen auf Grund einiger wissenschaftlicher Artikel. Sie sollte noch eine weitere Überprüfung erfahren. Trotzdem kann der Grundgedanke eine Anregung für eine vertiefte Auseinandersetzung mit herkömmlichen

³ West und Harada (1993) bestätigen diese Auffassung, indem sie schreiben: „An early compartmentation step appears to involve the creation of three spatial domains along the longitudinal axis of the embryo [...]. The apical domain is composed of the cotyledons, shoot apex, and upper hypocotyl; the central domain includes the majority of the hypocotyl; and the basal domain consists primarily of the root.“ Die kursive Hervorhebung stammt von mir. Zum basalen Teil, gehört, wie wir vorher gesehen haben, auch ein Teil der mittleren Schicht.

Begriffen sein. Meine Ansicht einer Viergliedrigkeit der Keimpflanze widerspricht der heute gängigen Auffassung, die auf einer Dreiteilung beruht.

Wir sind jetzt an dem Punkt angekommen, wo wir den Metamorphosebegriff erweitern müssen. Es ist offensichtlich, das Sitte (1991) und auch Troll (1967) nur eine Möglichkeit gelten lassen wollen, die Organe der Keimpflanze aufeinander zu beziehen. „Der Cormus als bewurzelter Spross baut sich aus den *drei Grundorganen* Achse, Blatt und Wurzel auf. Die Grundorgane sind nicht miteinander homologisierbar, und sie üben verschiedene Basisfunktionen aus.“ Homologisierbar heisst in diesem Kontext die Möglichkeit, schrittweise das eine Organ in das andere zu verwandeln. Diese Schritte müssen äusserlich nachvollzogen werden können. Diese Art, Formen miteinander in Beziehung zu setzen, ist rein quantitativ. Es ist der Verdienst Rudolf Steiners (1983), auch auf andere Möglichkeiten von Verwandlungszusammenhängen, von Metamorphosen hingewiesen zu haben. So ist auch die organische Entzweigung, wie Goethe das so trefflich formuliert hat, und die uns in der Embryogenese offenbar wird, eine Metamorphose, jetzt keine quantitative sondern eine qualitative. „Diesen idealen Urkörper mögen wir ihn in unseren Gedanken so einfach konzipieren als möglich, müssen wir schon in seinem Innern entzweit denken, denn ohne vorhergedachte Entzweigung des Einen lässt sich kein drittes Entstehendes denken.“ Die Pflanze offenbart eine Kraft, aus einem einheitlichen Körper einen Körper mit zwei Polen entstehen zu lassen.

Die einander vollkommen polaren Organe sind das Blatt auf der einen Seite und das, was ich früher Wurzelorgan genannt habe (Schilperoord 1997) und sich zusammensetzt aus Wurzelhaube, Wurzelhaarzone, Wurzelrinde und Endodermis⁴. Zwischen beiden Polen vermitteln die weniger polar gestalteten Spross- und Wurzelachsen. Der Begriff der Polarität wird in der Morphologie im Sinne einer räumlichen Polarität verstanden. Es bereitet den Forschern Schwierigkeiten, nicht nur die Lage, sondern auch *Formen* als polar zu betrachten, weil man die Formen dann nicht nur beschreiben, sondern auch *charakterisieren* muss. Solange man die Charakterisierung als unwissenschaftlich betrachtet, verschliesst man sich einer wesentlichen Seite der Pflanze. Troll, einer der grössten Morphologen unseres Jahrhunderts, betrachtete sich als Erbe Goethes, in seinen Arbeiten hat er versucht, die Pflanze ganzheitlich zu betrachten. Seine Grundorgantheorie aber ist in seinem System ein Fremdkörper, eine atomistisch gefärbte Hypothese, morphologische Beziehungen zwischen Teilen werden a priori verneint.⁵

GRUNDORGANE UND PHYTOMERE

Jetzt möchte ich ein weiteres Zitat von Goethe kommentieren. Es stammt ebenso aus seinem Nachlass, *Gesetze der Pflanzenbildung*:

⁴ Ev. Hypodermis, die genaue Abgrenzung nach innen ist noch offen.

⁵ Die Grundorgantheorie ist auch von anderer Seite kritisiert worden, u. a. durch Sattler (1996) und durch Sattler und Rutishauser (1997). Diese beide Autoren weisen darauf hin, daß die drei Grundorgane nicht immer klar unterschieden werden können. Das Blatt kann zum Beispiel zusammengesetzt sein und sogar über eine Endknospe verfügen, die wieder auswachsen kann. Sie fordern eine Lockerung des Grundorgankonzepts, sie weisen auf die Gestaltungsmöglichkeiten hin, die unabhängig vom Substrat (vom Grundorgan) realisiert werden können und so kann ein Grundorgan den Charakter eines anderen Grundorgans annehmen. Froebe (1982) unterscheidet die Grundorgane in erster Linie auf Grund ihrer Lage im Gefüge der Pflanze, die Gestalt eines Organs kann bei ihm ein Hilfsmittel sein es einem Grundorgan zuzuordnen, muß es aber nicht. Dagegen versuche ich hier in diesem Aufsatz auf Zusammenhänge zwischen konkreten Formen hinzuweisen, die man in der Grundorgantheorie so betrachtet, als ob man sie nicht miteinander in Beziehung setzen kann.

„Von Knoten zu Knoten ist der ganze Kreis der Pflanze im wesentlichen geendigt sie bedarf nur wie in dem Samenkorn einen Wurzelpunkt oder einen Wurzelknoten einen Kotyledonknoten, einen folgenden Knoten so ist es wieder eine vollständige Pflanze die nach ihrer Natur fort zu leben und fort zu wirken im Stande ist. Ich gehe weiter und sage Alle andern Veränderungen der Pflanze sind Schein Veränderungen und sind im Grunde alle aus dem Bisher Gesagten aus der Lehre von der Fortsetzung der Knoten und der Hervorbringung seines gleichen ohne sichtbare Einwirkung zweier Geschlechter zu erklären. Ja die beiden Geschlechter werden uns nur zuletzt aus dieser ersten und einfachsten Hervorbringungsart erklärlich werden.“ (Goethe 1964 S. 57).

„Jedes der bekannten Dinge die wir im weitesten Sinn lebendig nennen hat die Kraft seines gleichen hervorzubringen. Eben so kann man sagen wir nennen lebendig was vor unseren Sinnen die Kraft äussert seines gleichen hervorzubringen.

Wenn wir diese Kraft geteilt gewahrt werden nennen wir sie die beiden Geschlechter.

An denen Körpern welche wir Pflanzen nennen bemerken wir die doppelte Kraft seines gleichen hervorzubringen einmal ohne sichtbare Wirkung der Geschlechter einmal durch ihre sichtbare Wirkung.“ (Goethe 1964, S. 56).

Wir sind jetzt an dem Punkt angelangt, wo Goethe versucht, die morphologischen Beziehungen zwischen der vegetativen Pflanze und der Blüte zu fassen. Im Kapitel 13 seiner *Metamorphose* vergleicht er Samen mit Augen und kommt in §93 zu der Schlussfolgerung:

„Dieses wohl erwogen, werden wir folgern dürfen, dass die Samen, welche sich durch ihren eingeschlossenen Zustand von den Augen, durch die sichtbare Ursache ihrer Bildung und Absonderung von den Gemmen unterscheiden, dennoch mit beiden nahe verwandt sind.“

An einer anderen Stelle in seinem Nachlass lesen wir, wenn er das Problem behandelt wie man sich die Metamorphose von den Stängelblättern bis zum Fruchtblatt vorstellen kann:

„Die einfachsten Pflanzen, welche die Übergänge (bis zum Kelch, P.S.) sehr deutlich machen hier vorgebracht (das kann man z.B. mit Hilfe von Arten aus den Unterklassen der Magnoliidae und Ranunculidae, P.S.). Man kann mit grosser Leichtigkeit bis an den Kelch gelangen. Doch lässt sich diese Schwierigkeit auch überwinden der Übergang des Kelches in die Blumenblätter der Blumenblätter in Staubfäden lässt sich mit Augen sehen und Händen greifen. [...]

Zur Erklärung aber wie der weibliche Teil sich entwickle ist ein ganz neuer höchst beschwerlicher und gefährlicher Weg anzutreten wo man beinahe verzweifeln möchte ob man fähig sei einen deutlichen Begriff davon mitzuteilen.“ (Goethe 1964, S. 52) Goethe entwickelt dann zwei Hypothesen. In der ersten, die uns hier weniger interessiert, geht er auf die Pollination ein; hier interessiert uns die zweite Hypothese:

„die zweite Hypothese ausführen, und das Blatt in seinem transzendentalsten Sinne zeigen dass solches nicht allein etwa einen Keim im Busen verberge, sondern deren unzählige in allen seine Teile verwahre, wo sie denn nach der Beschaffenheit des Gebäudes sich bald in Reihen bald in Abteilungen innerlich bald in Kreisen und Büschen äusserlich zeigen können, so würden uns zwar hier die Filices (Blattfarne P.S.) besonders die *Osmunda* grossen Beistand der Behauptung leisten auch das *Arum* (Aronstab P.S.) zu besonderen Betrachtungen Anlass geben allein man würde doch immer im Felde des Unbegreiflichen und Unaussprechlichen herum wandern dem ohngeachtet bin ich überzeugt dass in diesen beiden Hypothesen und zwischen diesen beiden Hypothesen das ganze Geheimnis der Hervorbringung liegt welches auf keinem andern Wege näher erkannt werden dürfte.“

Nun muss man bedenken, dass zu Goethes Zeit der Generationswechsel noch nicht bekannt war. Ich gehe davon aus, dass Goethe die grösste Freude an der Entdeckung Wilhelm Hofmeisters gehabt hätte. Im Jahre 1851 erschien von Hofmeister das Buch *„Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen.“* Hofmeister hatte den Generationswechsel bei den Moosen, Farnen und höheren Pflanzen entdeckt. Die Prothallien der Farngewächse, die aus den Sporen der Blätter hervorgehen und haploïd sind, sind zu vergleichen mit dem haploïden Pollenkorn und dem haploïden Embryosack der Blütenpflanzen. Der Unterschied zu den Farnartigen, ist, dass die Sporen der Blütenpflanzen schon auf der sporenbildenden Pflanze oder Sporophyt keimen, dort zu reifen Gametophyten auswachsen und dass auf dem

Sporophyt auch die Befruchtung, Embryobildung und Samenbildung stattfindet.

Die Trennung der Geschlechter, wie Goethe es nennt, oder anders gesagt die generative Fortpflanzung führt einerseits zur Bildung der Pollenkörner (Mikrogametophyten) in den Staubblättern und andererseits zur Bildung der Embryosäcke (Megagametophyten) in den Samenanlagen in den Fruchtblättern; beide Gametophyten setzen die Entwicklung der Pflanze fort. Wenn Goethe nun versucht, das Fruchtblatt mit den Samenanlagen aus dem Blatt und dem Sprossauge zu verstehen, so muss man, wenn man konsequent weiter denkt, ebenso versuchen, das Staubblatt mit dem Blütenstaub zu der vegetativen Pflanze in Beziehung zu setzen. Man kann das Fruchtblatt ebenso wenig als das Ergebnis einer reinen Blattmetamorphose auffassen wie das Staubblatt. Die Blattnatur beider Organe ist offenbar, sie reicht aber für das Verständnis der Metamorphose nicht aus. Diese Kritik ist nicht neu, schon 1882 hat Julius Sachs in der Einleitung zu seinen „*Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*“ die Betonung des Blattcharakters von Frucht- und Staubblatt kritisiert und sich dabei ausdrücklich auf Hofmeister bezogen (Sachs, 1882). Für Sachs ist die Metamorphosenlehre deswegen veraltet. Ich wage aber hier den Versuch, den methodischen Ansätzen Goethes folgend, diese Betrachtungsart weiter zu entwickeln. Dazu müssen wir jetzt die Verwandlung der vegetativen Pflanze in die generative Pflanze genauer betrachten.

Typisch für die vegetative Pflanze ist, dass sie immer wieder die gleichen Teile wiederholt. Goethe beschreibt das in §113 wie folgt:

„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 Grundeinheit der vegetativen Pflanze, die sich immer wiederholt, wird oft als Phytom, Phytomer oder Metamer bezeichnet. Ich schliesse mich hier der Definition von James White (1984) an, der darunter ein Blatt, den dazu gehörigen Knoten, das unter dem Knoten liegende Internodium und Wurzel- und Sprossaugen versteht. Die Keimpflanze, könnte man, wenn ich die Ergebnisse von McConnell und Barton (1998) richtig interpretiere, betrachten als eine Verschmelzung zweier Phytomere. Gemeinsam haben sie die Wurzel und das Hypokotyl, getrennt geblieben sind die Blätter, die Augen der Keimblätter schlussendlich sind zu einem gemeinsamen Sprossmeristem verschmolzen.

Die vegetative Vermehrung kann über das Wachstum der beiden Hauptachsen, also des Sprosses und der Wurzel, als auch über die Bildung von Seitenwurzeln und Seitensprossen stattfinden. Vorher haben wir gesehen, dass die Keimpflanze vier Grundorgane hat, die vegetative Fortpflanzung findet durch das Wachstum und die Vermehrung der Spross- und Wurzelmeristeme statt.

Die generative Fortpflanzung bildet die beiden einander in der Entstehung so entgegengesetzten Organe Pollenkorn und Embryosack aus. Die Staub- und die Fruchtblätter gehen aus der Begegnung der Kräfte der vegetativen Fortpflanzung mit jenen der generativen Fortpflanzung hervor. Die Vermutung liegt also nahe, dass die vegetativen Fortpflanzungskräfte des Sprosses sich in die generativen Fortpflanzungskräfte der weiblichen Gametophyten in verwandelter Form fortsetzen, Goethes Überlegungen gingen in diese Richtung. Goethe vergleicht öfters die Samenbildung mit der Bildung der Augen und die Kräfte, die zum Fruchtblatt führen vergleicht er öfters mit den Kräften die bei den Blattfarnen zu den sporenbildenden Blättern führen. Wenn man nun Goethes Ansatz konsequent weiterdenkt, muss man sich fragen, ja wie verhält es sich nun beim Staubblatt? In dem Staubblatt verwandeln sich die vegetativen Fortpflanzungskräfte der Wurzel in generative Fortpflanzungskräfte, es entstehen die männlichen Gametophyten. Geben uns Ergebnisse der molekulargenetischen Forschung Anhaltspunkte für diese zwei Hypothesen?

WURZEL UND STAUBBLATT

SPROSS UND FRUCHTBLATT

Man hat, sofern ich weiss, bis anhin ein Gen gefunden, TIP1 genannt, das sowohl in der Wurzel als auch in der Blüte exprimiert wird (Schiefelbein et al. 1994). Die Wurzelhaare, die an dem apikalen Ende der Wurzelhaarzellen entstehen, können durch eine Mutation im TIP1 Gen in ihrem Längenwachstum gehindert werden, sie sind kürzer und verzweigen sich gelegentlich an der Basis. Die gleiche Mutation hemmt das Wachstum des Pollenschlauches. Weiter weiss man, dass sowohl für die Bestimmung der Wachstumsrichtung von Pollenschläuchen als auch von Wurzelhaaren ein intrazellulärer Gradient von Calciumionen (Ca^{2+}) notwendig ist (Ridge, 1995). Auch geläufige Begriffe wie „Keimung“ des Pollenkorns und „Keimschlauch“ deuten auf die Wesensverwandtschaft mit dem Wurzelpol.

Das Wurzelorgan unterscheidet sich vom Blatt durch die kontinuierliche Bildung und den kontinuierlichen Zerfall, durch die zylindrische Form, durch das Fehlen von Blattgrün, durch die zeitlich gestaffelte Reifung und den Zerfall der verschiedenen Gewebetypen (Columella, Rhizodermis, schlussendlich bleibt nur die Hypodermis übrig und bildet die Grenze der Wurzel zum umgebenden Erdreich), und durch eine gleich bleibende Form. Die Seitenorgane werden in der Wurzel endogen, innerhalb des zentralen Zylinders angelegt, die Seitenorgane des Sprosses exogen. Das Staubblatt unterscheidet sich vom Fruchtblatt durch seine kurze Lebensdauer, die Pollenkörner werden umgeben vom Gewebe des Staubblattes (endogen) gebildet, die Samenanlagen werden dagegen auf der adaxialen Seite des Fruchtblattes (exogen) gebildet. Durch Zerreißen des Gewebes der Pollensäcke setzt die Pflanze den Blütenstaub frei.

Wichtig für das Verständnis der Beziehung zwischen Fruchtblatt und vegetativer Sprossachse sind neuere Ergebnisse, die darauf hindeuten, dass die Beziehung zwischen Blatt und Auge eine noch innigere ist, als man bis anhin angenommen hatte. Jane McConnell und Kathryn Barton (1998) haben ein Gen beschrieben, PHABULOSA genannt, das die Pflanze braucht, um die Blattunterseite ausbilden zu können. Eine Mutante des PHABULOSA Gens (phb-1d) hat Blätter, die ihre Blattunterseite nicht ausbilden können. Sie sind nicht in der Lage, eine Blattscheibe zu bilden und haben in der Regel eine radiäre Struktur. Bei schwächerer Wirkung können Trompeten förmige Blätter entstehen, die aussen herum Gewebe der Blattoberseite und innerhalb der Trompete Gewebe der Blattunterseite aufweisen. Kelch- und Kronblätter sind ebenfalls betroffen von der Mutation. Die Kelchblätter verwandeln sich in fadenförmige oder trompetförmige Strukturen, die Kronblätter sind meistens nur noch fadenförmig, die Epidermiszellen entsprechen denen der Kronblattoberseite.

Die Staubfäden sind ebenfalls von der Mutation betroffen, die ad- und abaxialen Seiten bilden sich gleich aus, das Öffnungsgewebe der Pollensäcke liegt nicht mehr adaxial, sondern lateral. Am grössten sind die Änderungen bei den Fruchtblättern. Die Samenanlagen, die normalerweise innerhalb, auf der adaxialen Seite des Fruchtblattes gebildet werden, werden jetzt aussen an der Basis der Fruchtblätter gebildet.

Bei Arabidopsis bilden sich die Augen auf der adaxialen Basis des Blattes (Talbert et al., 1995, zitiert nach McConnell et al., 1998). Das spätere Wachstum verschleiert diese frühe Beziehung und es scheint, als ob die Verzweigung seitlich der Sprossachse entspringt. Nun hat es sich gezeigt, dass die Entwicklung der Blattoberseite eine wichtige Voraussetzung ist

für die Entstehung der Augen. Bildet sich nur die Blattunterseite aus, wie das bei den PHANTASTICA Mutanten (Waites und Hudson, 1995) der Fall ist, so können keine Augen gebildet werden. Bei PHABULOSA Mutanten dagegen werden in einem Ring rund um die Blattbasis herum Augen gebildet

Ich komme jetzt zum Schluss der Betrachtung und möchte noch eingehen auf die Umwandlung der vegetativen, laubenden Pflanze in die generative, blühende Pflanze. Der Übergang geht mit den folgenden grundlegenden Änderungen in der Gestalt des Phytomers einher:

1. Die Internodienlänge wird stark reduziert, die Phytomere rücken eng aneinander.
2. Das Aneinanderrücken geht soweit, das die spiralförmige Anordnung der Blattorgane in eine wirtelige Anordnung übergeht.
3. Die vegetative Vermehrung durch Bildung von Seitensprossen (und auch Seitenwurzeln) findet nicht mehr statt.
4. Das unbegrenzte Wachstum des apikalen Meristems wandelt sich in ein begrenztes, terminiertes Wachstum.

Jetzt folgen zwei Hypothesen die ich hier nicht ausgeführt habe:

5. Die Blattscheibe gibt die Grundlage für das Fruchtblatt Schilperoord (1997).
6. Der Blattbasis gibt die Grundlage für Kelch-, Kron- und Staubblatt Schilperoord (1997).

Weiter:

7. Die Vermehrungsart des Sprosses findet sich in verwandelter Form in den Samenanlagen und in der Struktur des Fruchtblattes.
8. Die Vermehrungsart der Wurzel findet sich in verwandelter Form in den Pollenkörnern und in der Struktur der Staubblätter.
9. Die Befruchtung lässt ein Drittes, Neues entstehen, eine neue Einheit ist aus der Zweiheit hervorgegangen.

Abschliessen möchte ich noch mit einer Bemerkung. Goethe hat sich bei seinem Ringen um das Verständnis öfters auf die Farngewächse berufen. Die Blattfarne waren ihm ein Bild für die Kräfte, die im Blatt liegen und die er wiederum in verwandelter, transzendenter Form im Fruchtblatt fand. Im Sinne Goethes würde ich sagen, wenn man um das Verständnis des Staubblattes ringt, kann man sich auch durch die Farngewächse inspirieren lassen; jetzt sind es aber nicht die Blattfarne, die behilflich sind, sondern die Schachtelhalmgewächse. Was der Farn für das Fruchtblatt ist, ist der Schachtelhalm für das Staubblatt.

Für die Weiterentwicklung von Goethes Metamorphosenlehre sind die Entdeckungen der molekulargenetischen Wissenschaft von grosser Bedeutung. Umgekehrt ist meiner Meinung nach Goethes methodischer Ansatz ebenso fruchtbar für die Modellbildung und Ordnung der Phänomene durch Molekulargenetiker. Goethes Ansatz richtig verstanden würde der Tendenz der Zerstückelung der Pflanze in der Modellbildung und schlussendlich in den Anwendungen entgegenwirken.

BILDNACHWEIS

Abbildungen 1, 9 und 10:

Bowman J.L., Smyth D. R., Meyerowitz E.M., (1991): Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. *Development*; 112, S. 1-20. Verdankenswerterweise zur Verfügung gestellt von der Company of Biologists LTD.

Abbildungen 2-8, 11 und 12:

Bowman J.L. (ed), (1994): *Arabidopsis - An atlas of morphology and Development*. Springer-Verlag New York, Inc. Verdankenswerterweise zur Verfügung gestellt vom Springer-Verlag New York

Abbildung 13:

Troll W., (1954): *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Abbildungen 14 und 15:

Mayer U., Berleth T., Torres Ruiz R.A., Miséra S., Jürgens G. (1993): Pattern formation during *Arabidopsis* embryo development. In: Amasino R.M. (ed): *Cellular communication in plants*. Plenum Press, New York; S. 93-98. Verdankenwerterweise zur Verfügung gestellt von Kluwer Academic / Plenum Publishers.

LITERATUR

- Bateson, W., (1894): *Materials for the study of variation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bockemühl J., (1982): Staubblatt und Fruchtblatt. In: Schad, W., Herausgeber. *Goetheanistische Naturwissenschaft*. Verlag Freies Geistesleben GmbH, Stuttgart; Band 2, S.115-129.
- Bowman J.L., Smyth D. R., Meyerowitz E.M., (1991): Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. *Development*; 112, S. 1-20.
- Bowman J.L. (ed), (1994): *Arabidopsis - An atlas of morphology and Development*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Clark S.E., Meyerowitz E.M., (1994): *Arabidopsis flower development*. In: Meyerowitz, E. M. and C.R. Somerville. *Arabidopsis*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York; S. 435-466.
- Coen E.S., Meyerowitz E.M., (1991): The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. *Nature*; 353, S. 31-37.
- Coen, S.E., Carpenter, R., (1993): The Metamorphosis of Flowers. *The Plant Cell*; 5, S. 1175-1181.
- Froebe, H.A., (1982): Homologiekriterien oder Argumentationsverfahren? *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*; 95, S. 19-34.
- Goethe J.W., (1790): *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Gotha.
- Goethe, J.W., (1964): herausgegeben von Kuhn, D. *Goethe die Schriften zur Naturwissenschaft*. Zehnter Band: Aufsätze, Fragmente, Studien zur Morphologie. Leopoldina Ausgabe, Hermann Böhlhaus Nachfolger, Weimar.
- Goethe, J.W., (1977): herausgegeben von Kuhn, D.: *Goethe die Schriften zur Naturwissenschaft*. Neunter Band Teil A, *Zur Morphologie*. Hermann Böhlhaus Nachfolger, Weimar; S. 54.
- Hofmeister W., (1851): *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen*. Leipzig.
- Jürgens G., (1994): Pattern formation in the embryo. In: Meyerowitz E.M, Somerville C.E. (eds.): *Arabidopsis*. Cold Spring Harbor Laboratory Press; S. 297-312.
- Kohler R., (1997): Das Alphabet des Erblühens. *NZZ*; 269: S. 69
- Mayer U., Berleth T., Torres Ruiz R.A., Miséra S., Jürgens G. (1993): Pattern formation during *Arabidopsis* embryo development. In: Amasino R.M. (ed): *Cellular communication in plants*. Plenum Press, New

- York; S. 93-98.
- McConnell J.R., Barton M.K., (1998): Leaf polarity and meristem formation in *Arabidopsis*. *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.
- Meyerowitz E.M., Bowman J.L., Brockman L.L., Drews G.N., Jack T., Sieburth L.E., Weigel D., (1991): A genetic and molecular model for flower development in *Arabidopsis thaliana*. *Development*; Suppl. 1, S. 157-167.
- Meyerowitz E.M., Somerville C.R.(eds.), (1994): *Arabidopsis*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Normille D.: Multiplying knowledge of cell division, plant growth. *Science*. 1998; 281, 1591-1592.
- Okamoto, J. K., den Boer, B.G.W., Jofuku, K.D. (1993): Regulation of *Arabidopsis* flower development. *The Plant Cell*; 5, S. 1183-1193.
- Ridge R.W., (1995): Recent development in the cell and molecular biology of root hairs. *Journal of Plant Research*; 108, S. 399-405.
- Sachs J., (1882): *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. Wilhelm Engelmann Verlag, Leipzig.
- Sattler, R., (1996): Classical morphology and continuum morphology: Opposition and continuum. *Annals of Botany*; 78, S. 577-581.
- Sattler, R., Rutishauser, R., (1997): The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research. *Annals of Botany*; 571-582.
- Schiefelbein J.W., Benfey P.N., (1994): Root development in *Arabidopsis*. In: : Meyerowitz E.M, Somerville C.E. (eds.): *Arabidopsis*. Cold Spring Harbor Laboratory Press; S. 335-353.
- Schilperoord-Jarke P.C., (1997): The concept of morphological polarity and its implication on the concept of the essential organs and on the concept of the organisation type of the dicotyledonous plant. *Acta Biotheoretica*; S. 51-63.
- 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., Ziegler H., Ehrendorfer F., Bresinsky A.: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Gustav Fischer Verlag Stuttgart; S. 170.
- Steiner, R., (1983): *Das Verhältnis der verschiedenen naturwissenschaftlichen Gebiete zur Astronomie*. R. Steiner Verlag, GA323 Dornach.
- Talbert P.B., Adler H.T., Parks D.W., Comai L., (1995): The REVOLUTA gene is necessary for apical meristem development and for limiting cell divisions in the leaves and stems of *Arabidopsis thaliana*. *Development*; 121, S. 2723-2735.
- Telfer A., Poethig R. S., (1994): Leaf Development in *Arabidopsis*. In: Meyerowitz E.M, Somerville C.E. (eds.): *Arabidopsis*. Cold Spring Harbor Laboratory Press; S. 379-401.
- Troll W., (1954): *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Troll W., (1967): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanze*. Teil 1. Nachdruck. Königstein/T, Otto Koeltz.
- Waites R., Hudson A., (1995): Phantastica: a gene required for dorsiventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development*; 2143-2154.
- Weigel D., Meyerowitz, E.M. (1994): The ABCs of floral homeotic genes - Review. *Cell*; Vol. 78, S. 203-209.
- West, M.A.L., Harada, J.J., (1993): Embryogenesis in higher plants: An overview. *The Plant Cell*; Vol. 5, S. 1361-1369.
- White J., (1984): Plant Metamerism. In: Dirzo R., Sarukhan J. (eds.): *Perspectives on plant population biology*. Sunderland Sinauer; S. 15-47.

Peer Schilperoord-Jarke
 Voia Gonda 1
 CH-7492 Alvaneu Dorf
 Tel/Fax 0041 81 404 22 29