

Blütenhaftes in der Metamorphose der vegetativen Jahreszuwachseinheit der Stiel-Eiche (*Quercus robur* L.)

Kathrin Studer-Ehrensberger & Peer Schilperoord

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird der Knospen-Bildungsprozess bei der Stiel-Eiche (*Quercus robur* L.) beschrieben. Im Frühjahr braucht es einige wenige Wochen, bis ein junger Trieb vollkommen ausgewachsen ist. Die Knospe, aus der er hervorgegangen ist, hat bis dahin für ihre Entwicklung eineinhalb Jahre gebraucht. Die Endknospe des jungen Zweiges wird zu diesem Zeitpunkt von den äusseren Knospenschuppen gebildet. Im Laufe der Monate Mai bis Juli entwickelt sich darin die Anlage für den nächstjährigen Zweig wie auch die ersten Stadien der dazugehörigen Endknospe.

Die Formen-Reihen der Organe an den Übergängen von A) den Laubblättern zur Endknospe (die Metamorphose in die Knospe hinein) und B) der Endknospe zu den Laubblättern (die Metamorphose aus der Knospe heraus) werden detailliert beschrieben. Die Formen-Reihe A) zeigt grosse Ähnlichkeiten mit den Blattreihen krautiger Pflanzen auf die Blüte hin. In beiden Fällen wird das Oberblatt reduziert, zuerst der Blattstiel, dann die Blattspreite, und übrig bleibt der Blattgrund als äusserste Schuppen der Winterknospen bei der Stiel-Eiche bzw. als Kelchblätter der Blüte.

Beim Knospen-Austrieb im Frühling (Formen-Reihe B) bzw. beim Aufblühen der Bedecksamer-Blüte öffnet sich ein «Kelch». Bei der Stiel-Eiche bilden die äusseren Winterknospenschuppen diesen «Kelch», bei der Blüte die Kelchblätter. Auf die äusseren Knospenschuppen folgen innere, vergängliche, bei zahlreichen Gehölzen auch gefärbte Schuppen. In der Blüte stehen innerhalb der Kelchblätter die Blüten- und Staubblätter. Zentral in der vegetativen Knospe der Gehölze sind die Laubblätter angeordnet, dicht gedrängt, die Internodien haben sich noch nicht gestreckt. Diese für die Blüte typische Geste verliert sich beim Austreiben des jungen Zweiges rasch, bei der Blüte jedoch bleibt sie während der gesamten Blütezeit bestehen. Der Vergleich der in der vegetativen Knospe zentral stehenden Laubblätter mit den in der Blüte ebenfalls zentral stehenden Fruchtblättern drängt sich auf.

In der Metamorphosen-Lehre dient die einjährige Pflanze als Modell, mit dessen Hilfe man die Metamorphose vom Keim- bis zum Fruchtblatt veranschaulicht. Die Metamorphose zur Blüte lässt sich aber einfacher nachvollziehen, wenn man die mehrjährige, insbesondere die Gehölz-Pflanze als Modell nimmt. Bei der mehrjährigen Pflanze zeigt sich beim Studium der Knospen-Bildungsprozesse eine enge Verwandtschaft der vegetativen mit der Blüten-Knospe. Bei der Blüte kommt zur Knospen- die Sporenbildung als spezifisches Bildungsprinzip hinzu.

Abstract

In the work presented here we describe the bud forming process of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). In spring it takes some few weeks before a young shoot has completely opened out. The bud from which it comes has taken one and a half a year to develop to that stage. At that point in time, the terminal bud of the young branch is formed from the outer bud scales. From May to July, inside it develops the primordium for the branch in the following year, as well as the initial stages of the terminal bud that belongs to it.

The series of shapes of the organs in the transition from A) the true leaves of the terminal bud (the metamorphosis into the bud) and B) the terminal bud into the true leaves (the metamorphosis out of the bud) are described in detail. Shape series 'A' shows broad similarities to leaf series up to the flower of herbaceous plants. In both cases the upper leaf is reduced, firstly the petiole and then the leaf blade, and the leaf base remains as the outermost scales of the winter buds of the pedunculate oak, or as the sepals of the flower.

At bud opening in spring (shape series B) or with the blooming of the angiosperm flower, a 'chalice' opens. With the pedunculate oak, the outer winter bud scales form this 'chalice'; with the flower the sepals form it. Inside the outer bud scales appear inner, transitory scales that on many bosks are coloured. In the flower, the petals and stamens are located inside the sepals. In the vegetative buds of woody plants the true leaves are arranged centrally, tightly packed, the internodes not yet having expanded. This gesture, typical of the flower, is quickly lost during the growth of the young branch, whereas with the flower it remains during the entire flowering period. The comparison of the true leaves situated in the centre of the vegetative bud with the carpels that are likewise situated in the centre of the flower readily comes to mind.

In metamorphosis theory, the annual plant serves as a model with whose help the metamorphosis of the shoot to the carpel can be visualised. But the metamorphosis to the flower can be understood more readily if we take the perennial, especially the woody plant, as the model. In studying the bud forming process of the perennial we can see a close relationship between the vegetative bud and that of the flower. In the flower, spore formation is added as a specific formative principle.

1. Einleitung

Durch Wachstum erlangt die Pflanze ihre Gestalt; Pflanzenwachstum ist Gestaltwerden. Am Pflanzenwachstum unterscheiden wir zwei Aspekte: erstens die Veranlagung der Organe (Organogenese) und zweitens ihre Entfaltung. Die Organogenese geschieht im Verborgenen, ist nicht direkt einsehbar. Die Entfaltung, d.h. das Begrünen der winterlich kahlen Gehölze im Frühjahr, ist eine auffallende, die Jahreszeit prägende Erscheinung.

Hier soll das Wachstum von Gehölzen näher betrachtet werden. Die ursprünglichen Blütenpflanzen waren ausser der Ordnung der Nymphaeales Gehölze, wie ein Blick auf die Gruppen der frühen Angiospermen zeigt (Stevens, 2012). Die krautigen Pflanzen leiten sich also von Holzgewächsen

ab. Laut *Hallé* (2008a) besagt die biogeographische Regel, dass von einer kosmopolitischen Pflanzenfamilie die meisten Baum-Arten in den Tropen vorkommen, während die meisten Kraut-Arten in gemässigten oder kalten Zonen zu Hause sind. Dies weist auf einen tropischen Ursprung der Bäume hin. Viele tropische Bäume zeigen ein rhythmisches Wachstum (*Hallé* 2008b), was für die laubwerfenden Gehölze unserer gemässigten Zone ganz allgemein zutrifft und als Anpassung an die ungünstige Jahreszeit gilt. In den gemässigten Zonen ist das Wachstum der Äste also in jährliche Zuwachsabschnitte portioniert.

Trotz der Ursprünglichkeit der holzigen Blütenpflanzen wurden bisher vor allem die Lebenszyklen der krautigen Arten studiert. Die «Baumarchitektur» ist eine erst ca. 40-jährige Wissenschaft (z.B. *Barthélémy et al.* 1997, *Sabatier & Barthélémy* 1995). Ihre Aufgaben sind komplex: für das Verständnis der Lebensabläufe werden neben den kurzlebigen (ephemeren) Organen vor allem die dauerhaften Strukturen untersucht; die Beobachtungen werden mittels Computermodellen verarbeitet und dargestellt (*de Reffey et al.* 2008). Die Darstellungen zeigen Gestalttypen, welche aufgrund der Vereinfachungen im Modell, bzw. des Fokussierens auf ausgewählte Charakteristika kreiert wurden. Eingehend beschrieben sind die dafür zwingend am botanischen Objekt zu beobachtenden Kriterien bei *Barthélémy & Caraglio* (2007).

Eine Sprossmorphologie und Entwicklungs-Dynamik einiger ausgewählter laubwerfender Baumarten Mitteleuropas gibt *Gleissner* (1998). Darin beschreibt er, wie die dauerhaften Strukturen über Jahre die Gestalt eines Baumes aufbauen. *Gleissner* (1998) bezeichnet die alljährlich hinzukommenden Zuwachseinheiten als «units-of-extension». *Classen-Bockhoff & Bull-Hereñu* (2013) beschreiben diese als «seasonal-growth-units», während *Barthélémy & Caraglio* (2007) sie als «annual-shoots» bezeichnen. Der Grundbaustein, die jährliche Zuwachseinheit (JZE), verändert im Laufe des Lebens eines Baumes seine Form, d.h. er unterliegt einer Metamorphose (*Gleissner* 1998). Auch *Hallé & Ng* (1981), *Edelin* (1984) oder *Barthélémy & Caraglio* (2007) sprechen von einer «métamorphose architecturale» bzw. «sequence of differentiation»¹. Dieser Metamorphose ist es zuzuschreiben, dass die JZE des jungen Baumes rein vegetativ ist und später im erwachsenen Baum auch Blüten bilden kann.

Gleissner berücksichtigt bei seinen Untersuchungen der Entstehung der Baumgestalten die Laubblätter und Blüten nur am Rande. Viele über Jahre

1 Siehe: <http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html> (10/2/2015) unter «réitération»

verfolgte, allgemeine Aspekte von mitteleuropäischen Baumgestalten stellen *Preusse & Buss* (2009) zusammen. *Göbel* (1994) zeigt rudimentäre Laubblatt- und Stipel-Reihen der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) sowie Blattrihen vom Knospen-Austrieb einiger verholzender Rosen-Gewächse (*Göbel* 1987).

Demgegenüber kann die Beschreibung der Entwicklung einer einjährigen Pflanzengestalt sich nicht auf verholzte Teile stützen. Die Einjährigen-Gestalt insgesamt ist vergänglich. Bekannt sind detaillierte Beschreibungen der Formveränderungen der Grundorgane von Einjährigen und krautigen Mehrjährigen. Zahlreich sind die Darstellungen von Metamorphose-Reihen von Laubblättern und Blütenorganen (z.B. *Bockemühl* 1982a, *Suchantke* 1982). Sie umfassen oft den gesamten Lebenszyklus vom Samen über die vegetative Pflanze zur Blüte und wieder zum Samen.

Im Vorliegenden werden die Veranlagung der Knospe der Stiel-Eiche und ihre Entfaltung beschrieben. Die sich entfaltende JZE der Stiel-Eiche wird mit dem Spross von ein- und mehrjährigen krautigen Pflanzen verglichen. Daraus ergibt sich ein allgemeines Bild der Entfaltung der Knospe, welches mit der Blüte verglichen wird.

2. *Material & Methoden*

Stiel-Eichenknospen wurden zu verschiedenen Zeitpunkten im Jahreslauf präpariert, indem die Knospenschuppen einzeln entfernt und dabei die Entwicklung der in der Knospe angelegten Organe verfolgt wurde. Die Fotografien wurden am Institute of Plant Sciences Bern (Terrestrial Palaeoecology) mit einem Binokular (Leica DFC 425 C) aufgenommen.

Während der Knospen-Öffnung im Frühling wurde die Entwicklung aller Organe mitverfolgt. Der weitere Verlauf der Entfaltung der Jahreszuwachseinheit und der Verlauf der Bildung der neuen Endknospe wurden fotografisch dokumentiert. Die Beobachtungen wurden an vier generativen Stiel-Eichen-Individuen in nächster Umgebung durchgeführt. Die Beobachtungen der Knospenentwicklung (vgl. 3.2 und 3.3) wurden 2014 am 13.04, 9.05, 17.06, 31.07 und 28.08 an ein und demselben Baum gemacht.

3. *Wachstum der Jahreszuwachseinheit (JZE)*

Das Wachstum der JZE ist nicht kontinuierlich wie die Entwicklung der einjährigen Pflanze. Die Organe der JZE der Stiel-Eiche werden allesamt embryonal in der Knospe angelegt. Nach einer Ruhephase entfalten sich aus dieser Winterknospe alle zuvor differenzierten Organe (Internodien, Laubblätter, Nebenblätter) – hier als Blattaustrieb bezeichnet.

Die bereits in der Winterknospe vorhandenen Knospenanlagen vervollständigen erst in der Vegetationsperiode, welche auf den Knospenaustrieb

folgt, ihre Entwicklung zur Winterknospe der folgenden Saison. Die Veranlagung des JZE benötigt somit eineinhalb Jahre, der Austrieb wenige Wochen.

Das voll ausgebildete Blatt gliedert sich in Blattspreite, Blattstiel, Blattstielgrund (Ansatzstelle des Blattstieles an der Sprossachse) und zwei Stipeln, eine links und eine rechts vom Blattstielgrund (Abb. 1). Blattspreite und Blattstiel zusammen bezeichnet man in der Regel als Oberblatt², den Blattstielgrund und die beiden Stipeln als Unterblatt.

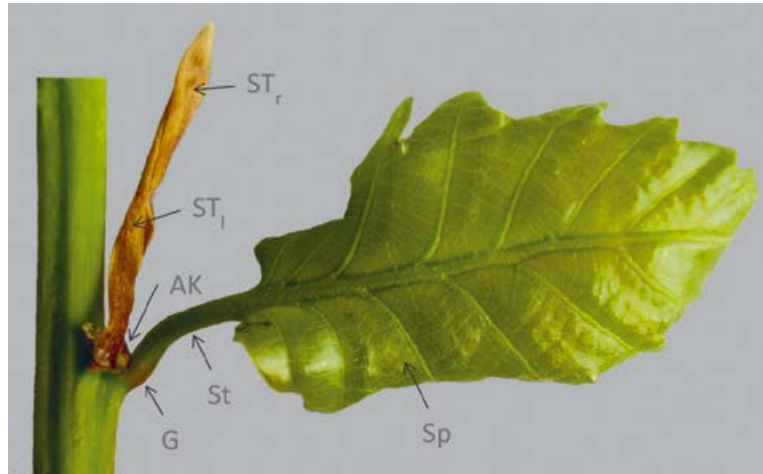


Abb. 1: Das Laubblatt der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) wird gegliedert in:
Unterblatt: Blattgrund (G) und ein (hier umeinander gedrehtes) Stipel-Paar (ST_l und ST_r)
Oberblatt: Blattstiel (St) mit der Blattspreite (Sp).
Das Unterblatt umschließt die Achselknospe (AK; 13.5.2013).

Die Knospenschuppen der Stiel-Eiche sind bis auf die Nebenblätter reduzierte Blätter, sie stehen paarweise und werden als Stipular-Knospenschuppen bezeichnet (Troll 1938; vgl. 4.1).

Am jungen Spross finden wir auch Blätter, die zwar ein Stipel-Paar, aber weder Stiel noch Spreite ausgebildet haben. Wir nennen in dieser Arbeit solche Ansatzstellen Laubblatt-lose Positionen (siehe auch Kapitel 3.2; Abb. 2, links). Die Blätter stehen am Spross auf einer 2/5-Spirale (d.h. pentastich).

² Unter Oberblatt verstehen wir hier Blattspreite und Blattstiel. Es ist aber auch berechtigt, den Blattstiel als ein eigenständiges Glied zwischen Unter- und Oberblatt, zwischen Blattgrund und Blattspreite zu betrachten.



Abb. 2: Jahreszuwachseinheit der Stiel-Eiche (*Quercus robur*).

- links: Junge JZE mit braunen, vertrockneten Stipel-Paaren, Winterknospenschuppen (WKS), Laubblatt-losen Positionen (L-IP₁, ₂) und auswachsenden Laubblättern (13.5.2013).
- Mitte: Zweijähriger Zweig mit mehreren JZE (aus Seitenknospen (JZE_{1,2}, ...)) und darüber JZE_E aus der vorjährigen End-Knospe. Die Achselknospen nehmen vom Grund jeder JZE zu ihrer Endknospe (EK, EK₁, ...) beträchtlich an Grösse zu (17.2.2013).
- rechts: Basis einer JZE; zuunterst knapp sichtbar gedrängt stehende Winterknospenschuppen; darüber drei kleine Achselknospen (AK₁ – AK₃), deren Stipeln bis auf einen (ST_{3l}) abgefallen sind, vgl. Stipel-Narben (z.B. ST-N_{1l} und ST-N_{1r}); darüber zwei Achselknospen zusätzlich mit Laubblatt (LB₁ oder bei oberster Achselknospe (AK₆) nur Laubblatt-Narbe (LB-N₂); 31.10.2013).

3.1 Die Entfaltung der Winterknospe: Die Metamorphose aus der Knospe hinaus

Sobald sich die Knospe im Frühling zu öffnen beginnt (Abb. 3, links), wachsen die inneren, basal gelegenen, nicht verhärteten und noch grünen Regionen der Schuppen bzw. die komplettgrünen Stipular-Schuppen (vgl. 3.2) sowie die veranlagten Laubblätter in ihre endgültige Gestalt hinein und die Internodien strecken sich. Die Stipeln entfalten sich rasant, vertrocknen bevor die Spreiten vollständig ausgebreitet sind und fallen bald darauf ab.

Die *Internodien* sind am Grund der JZE kurz, nehmen dann beträchtlich zu und werden zur Endknospe hin wieder kürzer. Diese unterschiedlichen Internodienlängen zeigen sich sofort beim Auslaufen der Winterknospe (Abb. 3, rechts).

An den *Knoten*, welche die Internodien voneinander abgrenzen, stehen die Laubblätter mit ihren Stipeln und Achselknospen. Die Stipeln zeigen



Abb. 3: Knospenaustrieb der Stiel-Eiche (*Quercus robur*).

- links: Frisch austreibende Knospe (17.4.2012). Die äussersten Knospenschuppen bleiben starr, die inneren, stark behaarten verlängern sich.
- rechts: Eben ausgetriebene JZE (Gesamtlänge: 2 cm; 13.4.2014). Die unteren Laubblätter wurden zusammen mit den dazugehörigen Stipeln entfernt. Die Blätter stehen auf der 2/5-Spirale. Zwischen den beiden stehen gelassenen, sich entfaltenden Laubblättern steht ein embryonales Laubblatt (gelbe Ellipse), welches sich nicht weiter entfaltet und bald eintrocknet. Die dazu gehörenden häutigen Stipeln befinden sich im Zentrum und verdecken die Endknospe.
An der Basis der JZE sind zwei noch nicht fertig differenzierte Achselknospen (AK₃, AK₄) gut sichtbar.

in ihrer ausgewachsenen Form von Paar zu Paar eine Gestalt-Veränderung (Abb. 2, links): Als überständige Knospenschuppen an der Basis der JZE sind sie breit und kurz. Im unteren Sprossbereich nehmen die Stipeln rasch beträchtlich an Länge zu und reduzieren im oberen Bereich ihre Breite und Konsistenz, d.h. sie sind schmal und zart, zuoberst auch wieder kürzer (vgl. 4.1, Abb. 11).

Den dicht gedrängt stehenden Knospenschuppen im unteren Bereich der JZE fehlen die Achselknospen (vgl. 3.2). Gleich darüber stehen ausser einem Stipel-Paar auch kleine Achselknospen (Abb. 2, links). Diese Knospen befinden sich an Laubblatt-losen Positionen. Die Achselknospen nehmen bis zur Endknospe an Grösse zu (Abb. 2, Mitte).

Die Laubblätter variieren in Anzahl und Form von JZE zu JZE. Innerhalb einer JZE können die Laubblätter gleich gross sein. Oft sind aber die untersten ein bis zwei Blätter und auch die obersten etwas kleiner und z.T. einfacher gebildet.

3.1.1 Räumliche Gliederung

Insgesamt haben die Stipeln ihre Hauptentfaltung im Knospenbereich. Als Knospenschuppen sind sie kurz, breit, kutinisiert und stehen dicht gedrängt, scheinbar ohne Achselknospen. An diesen Stellen befinden sich die sogenannten «schlafenden Knospen» (Gleissner 1998), die viel später aktiviert werden und zur Entwicklung kommen. Der «Kelch» der äusseren Winterknospenschuppen geht graduell über in Knospenschuppen-Paare, deren grüne Anteile beim Auslaufen auswachsen. Schon in diesem Bereich und vermehrt noch in demjenigen der weit voneinander entfernten (arttypischen) Laubblätter wird die Form der Stipeln von Position zu Position rasch viel länger als breit. Im oberen Bereich der JZE, wenn sich die Blattfläche der Laubblätter wieder verkleinert und auch die Internodien kürzer, jedoch die Achselknospen immer grösser werden, nimmt die Breite der Stipeln ab und ihre Qualität wird zart und hinfällig.

Laubblätter und Stipeln können als komplementäre Bildungen angesehen werden. Die Achselknospen hingegen zeigen ein eigenes Gestaltungsmuster: Maximale Grösse haben sie kurz vor der Endknospe der JZE, das Minimum hingegen in den dicht gedrängt stehenden Knospenschuppen.

3.1.2 Zeitliche Gliederung

Die Entfaltung der Stipeln läuft derjenigen der Laubblätter voraus: Im Frühling zeigen die Stipeln sich für kurze Zeit. Sie vertrocknen und fallen rasch ab, so dass die Eiche während der Vegetationsperiode mit Stipel-losen Laubblättern erscheint. Anschliessend an die kurze Entfaltungszeit der Stipeln folgt die (längere) Periode der Laubblätter. Diese sind dauerhafter als die Stipeln und bleiben über Monate grün.

Ist die Blattentwicklung nach ca. einem Monat abgeschlossen, intensiviert sich die Entwicklung der Achselknospen, die derjenigen der Endknospe vergleichbar verläuft (vgl. 3.3). Mit dem Laubfall im Herbst sind auch die Differenzierungen in den vegetativen Winterknospen abgeschlossen. Die fertig differenzierte JZE für die nächste Saison geht in eine Ruhephase über. In dieser JZE sind die äusseren Knospenschuppen der nachfolgenden Winterknospen bereits veranlagt.

3.2 Entwicklungen an der Spross-Spitze: Die Metamorphose in die Knospe hinein

Die Endknospe schliesst den Spross oberhalb mehrerer gedrängt stehender Laubblätter ab. Aus der zentral stehenden Endknospe entwickelt sich über mehrere Jahre eine monopodiale Sprossverkettung, welche häufig nicht zur Geltung kommt, weil die vegetative Endknospe zu Grunde geht (Schädigung

durch Insekten, Pilze und Frost) und durch einen seitlichen Innovationstrieb ersetzt werden muss (Glæssner 1998).

Einige wenige Laubblätter an der Spitze der JZE entfalten sich beim Auslaufen der Knospen nicht. Diese embryonal gebliebenen Laubblätter (Abb. 3 rechts) vertrocknen schliesslich und fallen bald ab.

An der Zweigspitze sitzt die neue Endknospe umhüllt von den gedrängt stehenden Laubblättern mit ihren Achselknospen und Stipeln. In Abb. 4 wurden die obersten Laubblätter entfernt, um die Endknospe freizulegen.

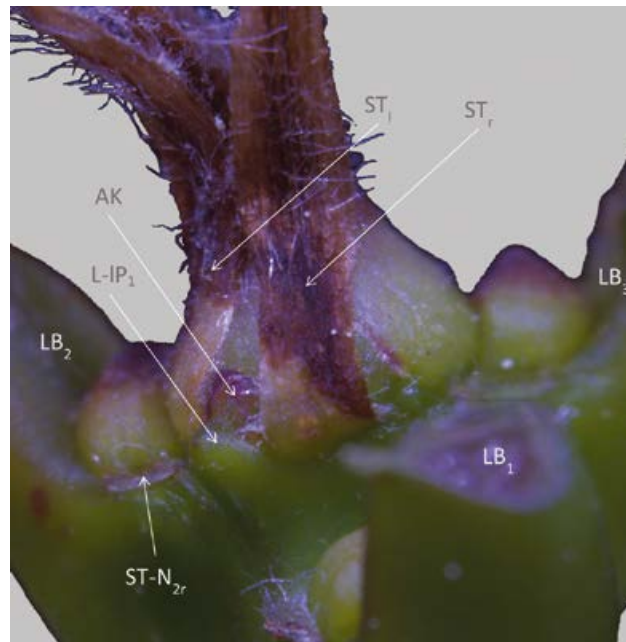


Abb. 4: Laubblattlose Position (L-IP₁) am Spross-Ende einer eben ausgetriebenen Knospe der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) mit bandförmigem Stipel-Paar (ST_l und ST_r) und Achselknospe (AK; 9.5.2014).

Die Stiel-Stümpfe der drei obersten, abgetrennten Laubblätter (LB₁ – LB₃) und die dazugehörigen Achselknospen umstehen die zentrale Endknospe. Die rechte Stipel-Narbe (ST-N_{2r}) von LB₂ ist gut sichtbar. Die Vorwölbung mit zentral endendem Nerv von L-IP₁ zeigt die Stelle des zurückgebildeten Oberblattes an.

Anschliessend an die obersten Laubblätter mit ihren Achselknospen finden sich zwei bis drei Seitenknospen mit langen, bandförmigen Stipel-Paaren. Diese sitzen ganz nahe an der Endknospe, ohne ein sie tragendes Laubblatt. Die Seitenknospen werden in diesem Bereich von Position zu Position (der 2/5-Spirale) kleiner und verschwinden schliesslich ganz. Ist der Übergang zur Endknospe geschafft, fehlen die Achselknospen oder sind als «schlafende Knospen» nicht äusserlich erkennbar. (Abb. 5 und 6).

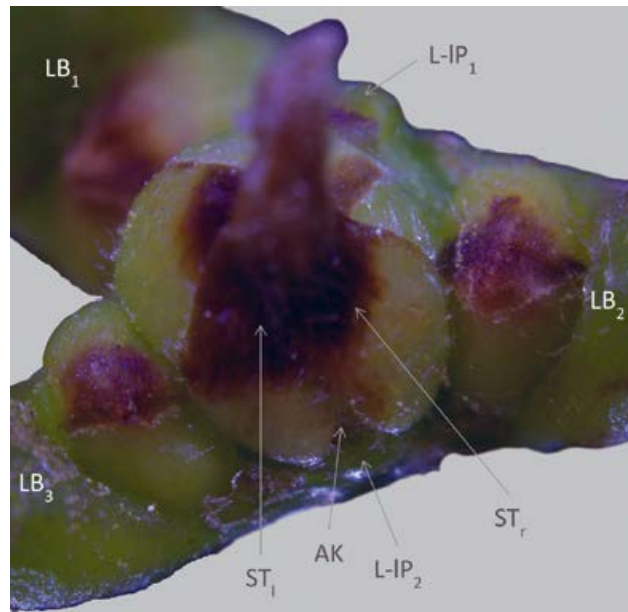


Abb. 5: Spross-Spitze derselben JZE der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) wie in Abb. 4 von oben (9.5.2014).

Das Stipel-Paar der L-IP₁ ist entfernt, der Blick von schräg oben auf die nächste Laubblattlose 2/5-Position (L-IP₂) gerichtet. Die zugehörige Achselknospe (AK) ist noch vom linken (ST_l) und rechten (ST_r) Stipel verdeckt.

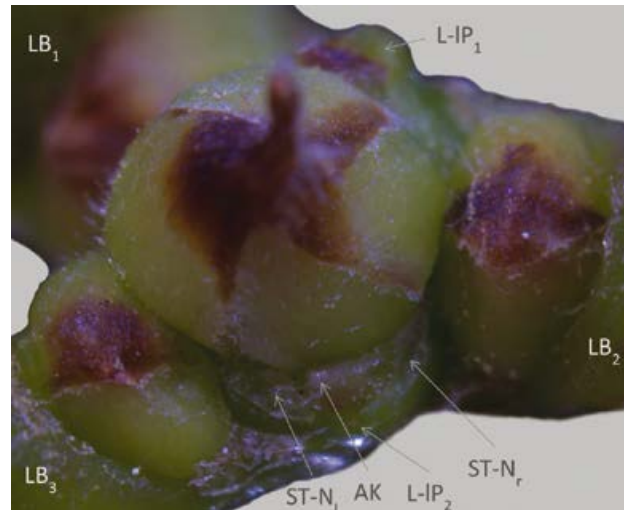


Abb. 6: Spross-Spitze derselben JZE der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) wie in Abb. 4 und 5 (9.5.2014).

Das Stipel-Paar der L-IP₂ ist entfernt, die sehr kleine Achselknospe (AK) freigelegt und links und rechts von der linken (ST-N_l) bzw. rechten Stipel-Abbruchstelle (ST-N_r) flankiert. Das nächste Stipel-Paar (über dem abgetrennten LB₁) zeigt gegenüber dem vorgängigen zwar kürzere, dennoch verlängerte braune Spitzen, d.h. es handelt sich um ein Paar mit einer (noch reduzierten) Achselknospe und noch nicht um die eigentlichen Endknospen-Schuppen (vgl. Abb. 7).

Die Stipeln der Laubblatt-losen Achselknospen werden von Seitenknospe zu Seitenknospe kürzer und erreichen wenige Positionen nach dem Verschwinden der Seitenknospen die typische Form der äusseren Knospenschuppen. In der eigentlichen Endknospe stehen diese Knospenschuppen Dachziegel-artig auf einer engen 2/5-Spirale und zeigen eine charakteristische Metamorphose-Reihe in Form und Qualität (Abb. 3, links und Abb. 7).



Abb. 7: Als Paare abgelöste Stipeln einer Endknospe der Stiel-Eiche (*Quercus robur*).

Ganz oben links drei einzelne, noch stehen gebliebene, ausserhalb der Endknospe stehende Stipeln mit längerer, fedriger Spitze (vgl. z.B. Abb. 4); alle übrigen Knospenschuppen in Stipeln-Paaren mit Gestalt- und Qualitäts-Metamorphose (29.8.2014).

Der erste Stipel eines Paares in Aussen-, der zweite in Innen-Ansicht (bei den letzten fünf stark behaarten Stipeln-Paaren kann der Stipel wegen der federartigen, einwärts gebogenen Spitze nicht auf die Innenfläche gelegt werden, deshalb beide von innen). Die Kräftigung der Knospe während der ersten Hälfte der Vegetationsperiode spiegelt sich in den breiteren Ansatzstellen der Schuppen (vgl. Abb. 8). Wenige innere Stipeln beim Ablösen, die innersten konnten wegen ihrer Feinheit nicht bis zur künftigen Endknospe wegpräpariert werden.

Vierstern: ab diesem Knospenschuppen-Paar verlängert sich beim Austreiben der basale, grüne Anteil der Knospenschuppen beträchtlich (vgl. Abb. 2, links)

Fünfstern: Stipel-Paar des ersten Laubblattes, d.h. Knospenschuppen, die sich beim Austreiben stark verlängern (vgl. Abb. 2, links und 11).

3.3 Entwicklungsstadien der Endknospen

Mit dem Austreiben aus der Winterknospe beginnt in den Anlagen für die kommenden Winterknospen die hauptsächliche Differenzierungsphase. Die Entwicklung der Endknospe umfasst die formenreichste Reihe von Neubildungen. Die Anlagen der Seitenknospen zeigen, umrahmt von zwei Vorblättern, die gleichen Entwicklungen.

Die zentral stehende Endknospe ist in der ersten Zeit ihrer Entwicklung klein und saftig grün, umstanden von den Stipeln der letzten Seiten- bzw. Achselknospen (Abb. 8, links). Im Innern der Knospe werden laufend weitere schuppenförmige Blättchen, die künftigen Knospenschuppen, gebildet. Aussen sind diese rundlich und feinhäutig, zart-grün mit trockener, brauner Spitze, im Innersten der Knospe fehlen die braunen Spitzen.

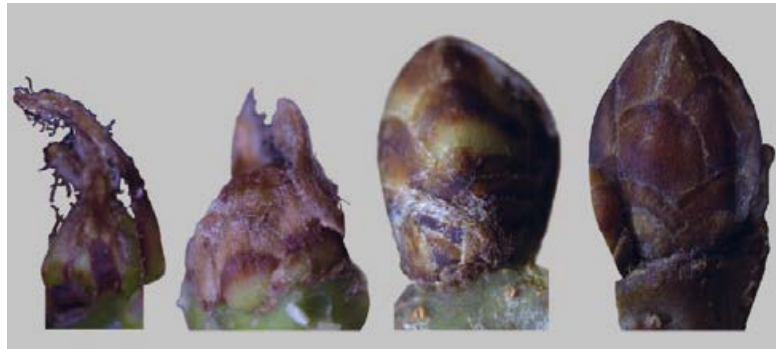


Abb. 8: Endknospen der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) zu verschiedenen Zeitpunkten.
 links: 9.5.2014 (Knospe ohne umgebende Stipeln ca. 3 mm hoch)
 Mitte links: 17.6.2014
 Mitte rechts: 31.7.2014
 rechts: 27.8.2014 (Knospe ca. 5.5 mm hoch)

Im Juni sind die Knospen umschlossen von stärker vertrockneten, hellbraunen Knospenschuppen mit einem weiterhin beträchtlichen grünen Anteil (Abb. 8, Mitte links). Das Zentrum der breit rund-kuppelförmigen Knospe zeigt quellende Differenzierung: das jetzt kugelige Innere besteht aus unzähligen halbkugeligen, häutigen, leicht grünen, schalenförmigen Knospenschuppen, die je weiter sie im Innern stehen, einen geringeren braunen, trockenhäutigen Anteil besitzen. Im innersten Knospenbereich sind die Knospen-Schuppen so zart, dass sie nicht einzeln wegpräpariert werden konnten. Sie umschliessen mit ständig kleineren, d.h. in Entwicklung begriffenen, häutigen Formen den Vegetationspunkt (Abb. 9, oben).

Ende Juli ist die Knospe äusserlich sichtbar am Weiterwachsen: die äussersten Knospenschuppen sind vertrocknet braun-schwarz, ohne grünen Anteil; sie reichen knapp bis zur halben Höhe der jetzigen Knospe (Abb. 8, Mitte rechts). Innerhalb dieses Kranzes vertrockneter Knospenschuppen quillt das ovale Knospen-Innere hervor. Dieses wachsende Innere ist nicht mehr kuppelförmig wie im Juni: Es ist stumpf zugespitzt, die gesamte Knospe zeigt Tropfen-Form. Erste männliche Blütenstände sind vorhanden (Abb. 9, Mitte rechts).

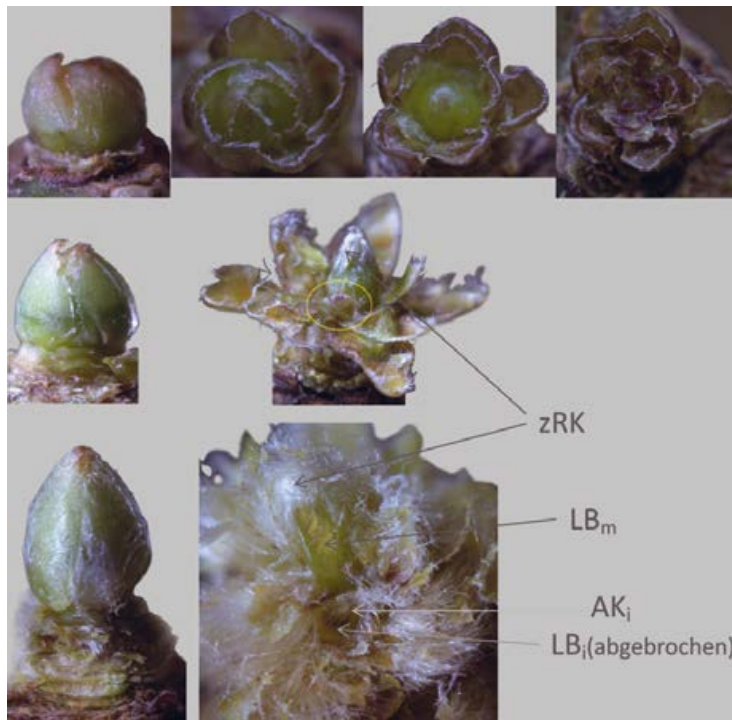


Abb. 9: Differenzierungen in der Endknospe der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) zu verschiedenen Zeitpunkten.

- | | |
|----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| oben links: | äussere Knospenschuppen wurden abgeschält (17.6.2014). |
| oben Mitte links - rechts: | innere Knospenschuppen wurden aufgelockert. |
| Mitte links: | äussere Knospenschuppen wurden abgeschält (31.7.2014). |
| Mitte rechts: | innere Knospenschuppen wurden aufgeklappt; in gelber Ellipse steht ein männlicher Blütenstand; zentral die noch geschlossenen, seidig behaarten, innersten Knospenschuppen. |
| unten links: | äussere Knospenschuppen wurden abgeschält (28.8.2014). |
| unten rechts: | zwischen den inneren, aufgelockerten, seidig behaarten Knospenschuppen erscheinen erstmals embryonale Laubblättchen (LB_p , nur noch Blattansatzstelle mit einer Achselknospe (AK_i) und LB_m , an zentraler Restknospe (zRK) aufstehend). |

Ende August hat sich die äussere Form der Knospen erneut verändert (Abb. 8, rechts): sie ist nicht mehr rund, sondern länglich und stumpf zugespitzt, d.h. die endgültige Grösse und Form – mit fünf deutlichen Kanten in Längsrichtung – sind erreicht.

Die äusseren Knospenschuppen sind fertig geformt, ohne von aussen erkennbaren grünen Bereich. Die inneren Schuppen sind nicht mehr halbkugelige Schalen, sondern haben Eischalenform mit stumpfer Spitze. Je weiter die Schuppe zum Knospen-Innern hin steht, desto länglicher ist sie und ihr trockenhäutiger, brauner Bereich verschwindet. Die inneren Knospenschuppen werden mehr und mehr von weiss-seidigen Haaren bedeckt. Die innersten Schuppen legen ihre federig verlängerte Spitze über die

Knospen-Spitze und bilden so eine dichte Umhüllung des Knospenninnersten (Abb. 7, dritt- und viertletztes Knospenschuppen-Paar).

Im Zentrum der ca. 45 bis 55 Knospenschuppen stehen jetzt embryonale Blätter mit längs ihrer Mittelrippe gefalteten Spreiten, angedeutetem Blattstiel und dem Blattgrund, links und rechts flankiert von je einer verhältnismässig riesigen Knospenschuppe, d.h. umrahmt von einem Stipel-Paar. Das Unterblatt (Blattgrund und Stipel-Paar) eines embryonalen Laubblattes umfasst die zugehörige Achselknospe zu ca. zwei Dritteln (Abb. 9, unten rechts).

Die Endknospe, welche die JZE der kommenden Saison abschliesst, ist bereits angelegt, d.h. die gesamte JZE ist in der Winterknospe präformiert, wie z.B. auch bei der Walnuss (*Juglans regia*; Sabatier & Barthélémy, 2001).

3.4 Zusammenfassung und Charakterisierung der Metamorphose aus der Knospe heraus und in die Knospe hinein

An der auslaufenden JZE lassen sich drei Bereiche unterscheiden: a) Zuerst an der JZE liegt der Bereich der Winterknospenschuppen, d.h. der äusseren Schuppen der Knospe, welche leicht ledrig und verhärtet beim Auslaufen der Knospe nicht mehr an Grösse zunehmen. Graduell ist der Übergang in b), die oberhalb anschliessenden inneren Knospenschuppen, welche ihren ledrigen Anteil Schritt für Schritt reduzieren und vollständig häutige Beschaffenheit annehmen, sich deshalb beim Austreiben der Knospe zunehmend strecken können und schliesslich noch während der Laubblatt-Entfaltung vertrocknen und abfallen. Dieser Bereich b) ist bei der Stiel-Eiche von zahlreichen Knospenschuppen gebildet; er geht wiederum graduell über in den Bereich c) mit den eigentlichen Laubblättern: Der Übergang verläuft von Positionen mit Stipel-Paaren, welche eine Achselknospe flankieren zu Stipel-Paaren mit ausgebildetem Oberblatt (d.h. Laubblatt mit Stiel und Spreite) und der zugehörigen Achselknospe.

Die Bereiche a) bis c) beschreiben die Metamorphose-Reihe der seitlichen Organe am Spross vom «Knospenschuppen-Kelch» zum Laubblatt, d.h. die «Metamorphose aus der Knospe heraus» (Formen-Reihe B).

Die Stiel-Eiche zeigt zusätzlich eine entsprechende Reihe der Seitenorgane vom Laubblatt zur Winterknospe, bei der sich die Internodien-Länge wieder verkürzt, das Laubblatt verschwindet, die Achselknospen kleiner werden und verschwinden und sich die langen schmalen Stipel- zu breit gedrungenen Knospenschuppen-Formen wandeln (vgl. 3.2, Abb. 4–7). Diese Reihe bezeichnen wir als «Metamorphose in die Knospe hinein» (Formen-Reihe A).

Bei Pflanzen mit Stipular-Schuppen (z.B. Eiche, Hainbuche, Hasel) durchdringen sich die Bereiche b) und c), bei solchen mit Vaginal-Schuppen

sind die beiden öfters klar voneinander getrennt. Übergangsbildungen kommen vereinzelt z.B. bei Rosskastanie, Spitz- und Berg-Ahorn oder Esche, bei Walnuss und Manna-Esche immer vor.

4. Die JZE der Stiel-Eiche und krautige Pflanzen

Welche Bedeutung haben die beschriebenen Formen-Reihen der Stiel-Eiche für das Verständnis der Pflanze? Was kommt dadurch zur Betrachtungsweise der Pflanzenmetamorphose von Goethe hinzu?

Goethes «Metamorphose der Pflanze» (1790) beschreibt in erster Linie die Metamorphose bei Einjährigen. Die Betonung der einjährigen Pflanze führte später zu einer Reihe von Modellen der Urpflanze, die alle eine einjährige Pflanze zeigen (Harlan 2002, S. 72–87).

Die Blattreihen von Einjährigen zeigen bei manchen Arten sehr schöne Übergänge von den Keim- über die Stängel- und Hochblätter bis zu den Kelch- und Kronblättern. Die Übergänge belegen die Blattnatur der Blüten-Organen. Dabei wird die Blüte mit dem Spross der krautigen Pflanze verglichen und als verwandelter Spross verstanden. Die Blickrichtung führt vom Keimblatt über die Stängelblätter zu den Blütenblättern.

Im Folgenden gehen wir nicht von den Metamorphosen bei den Einjährigen aus, sondern wenden uns denjenigen der Holzgewächse zu. Deren Metamorphosen – in die vegetative Knospe hinein und danach aus ihr heraus – zeigen Umwandlungsschritte, die die einjährige Pflanze nicht kennt. Genau diese Metamorphosen sind für das Verständnis der Bildung der Blütenorgane von entscheidender Bedeutung.

4.1. Blattorgane der vegetativen JZE der Stiel-Eiche und Ein- bzw. Mehrjähriger

In der Metamorphosen-Lehre sind Laubblatt-Reihen von Ein- (z.B. Gartenkresse; Bockemühl 1982c) und Mehrjährigen (z.B. Rainkohl; Bockemühl 1982b) ein zentraler Bestandteil der Untersuchungen. Die Beispiele der Kohldistel und der Serbischen Anemone in Abb. 10 zeigen exemplarisch Veränderungen der Blattformen zur Blüte hin, d.h. die Zurücknahme des Blattstiels und die Reduktion der Blattspreite (bei der Serbischen Anemone erst im zweiten Jahr!). Zusätzlich sind bei der zweijährigen Serbischen Anemone auch Verkürzung des Blattstiels und Verkleinerung der Blattspreite während der Winterzeit zu beachten.

Blatt-Reihen der JZE von Gehölzen sind wenig studiert worden. Sie scheinen nicht spektakulär, da die Blattreihen auf den ersten Blick nur geringe Größen-Schwankungen und keine kontinuierlichen Formveränderungen der Spreiten zeigen (Abb. 11). Nimmt man aber die Bildung der Stipeln bzw. der Knospenschuppen hinzu, dann haben wir es durchaus

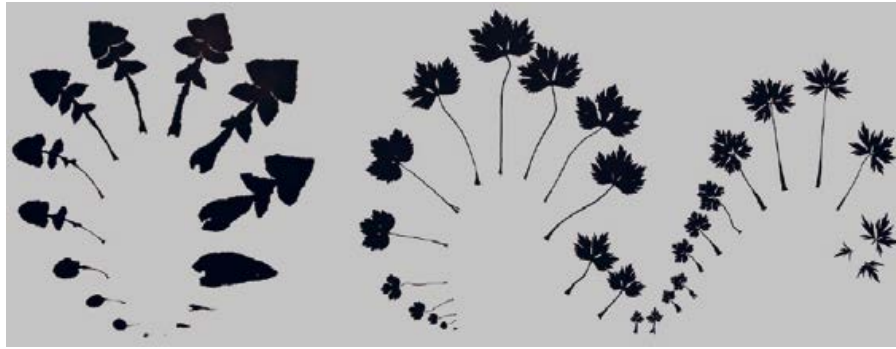


Abb. 10: Blatt-Reihen von ein- und mehrjährigen Kräutern.

links: Jahres-Blattfolge der Kohl-Gänsedistel (*Sonchus oleraceus*; nach Bockemühl 1982a).
rechts: Blattfolge der Serbischen Anemone über zwei Jahre (*Anemone serbicus*; aus Bockemühl 2003).



Abb. 11: Blatt-Reihen einer JZE der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) zu verschiedenen Zeitpunkten.

unten: Reihe der Stipel- bzw. Knospenschuppen-Paare im Jahreslauf, je in maximaler Entfaltung. Lange, schmale Stipeln entfalten sich beim Blattaustrieb im April. Kurze, breite Knospenschuppen bilden die äussere Hülle der Winterknospen. Ihre maximale Entfaltung erreichen sie Ende Juli/Anfang August (vgl. Abb. 8).

Mitte unten: Reihe der embryonalen Blätter zu Beginn der Entfaltung im April. Die untersten, kleinsten (0-3) Blättchen vertrocknen und fallen bald ab. Erst die (0-3) grösseren (ab Pfeil) entfalten sich, können jedoch einfacher gestaltet sein und kleiner bleiben als die mittleren Laubblätter (13.4.2014).

Mitte oben: Reihe der entfalteten Blätter im Mai (7.5.2015).

oben: Reihe der ausgewachsenen Blätter im Juni (17.6.2014).

mit sehr differenzierten Metamorphosereihen zu tun, wie das Beispiel der Stiel-Eiche zeigt.

Die Übergangsbildungen «in die (End-)Knospe hinein» am Ende der JZE der Stiel-Eiche sind durchaus vergleichbar mit denjenigen der Serbischen Anemone. Wie bei dieser (Abb. 10, rechts) werden auf den Winter zu auch bei der JZE der Stiel-Eiche die Laubblätter zurückgenommen. Bei der Anemone findet diese Reduktion unvollständig statt. Der Blattstiel wird verkürzt, die Spreite verkleinert und mehrere Blattgrund-betonte Organe umschliessen den Vegetationspunkt. Die Umgestaltung geht bei der Serbischen Anemone, deren Blattrosette im Winter dicht gedrängt an der schützenden Bodenoberfläche (im Mittelmeer-Raum) steht, nicht so weit wie bei der europäischen Stiel-Eiche mit ihren Knospen in der Baumkrone. Bei dieser wird das Oberblatt ganz und das Unterblatt bis auf die Stipeln reduziert (vgl. 3.2). Nach dem Blattfall im Herbst bleiben an den Zweigen die Seiten- und Endknospen übrig.

Ebenfalls eine Reduktion des Blattes, aber eine weniger drastische, zeigen Gehölz-Arten mit Vaginal-Schuppen (z.B. Ahorn, Esche, Amber-Baum), bei denen der Blattgrund die Knospenschuppen bildet (*Troll* 1938), oder in noch geringerem Mass solche mit Laminar-Schuppen, bei denen die Spreite erhalten bleibt und eine schützende Funktion übernimmt (z.B. Hartriegel, dessen stark behaarte Knospen-Blättchen im Frühling austreiben; Abb. 12).

Die Veränderungen von Stipeln und das Verschwinden der Achselknospen auf die Winterknospe hin sind in 3.2. beschrieben. Gut vergleichbar mit den Bildungen der Stiel-Eiche sind jene der Walnuss (*Juglans regia*), welche jedoch Vaginal-Schuppen aufweist.

Auch die Nacktsamer kennen dieselben Veränderungen entlang ihrer JZE schon. *Debazac* (1963) spricht in diesem Zusammenhang anhand der Gattung der Föhren (*Pinus*) vom «cycle-morphogénétique», welcher als Grundbaustein die ganze Gestalt des Baumes bildet. *Debazac* bezeichnet damit das schematisch ablaufende Muster der Differenzierung eines Jahrestriebes (JZE): an der Basis der JZE stehen zahlreiche Schuppen (Kataphylle), auf welche «vegetative Punkte» (points végétatifs) folgen, aus denen bei den Föhren je in der Achsel einer Schuppe ein benadelter Kurztrieb entsteht. Bei den Laubblatt-Gehölzen entsprechen den Kataphyllen mit den Kurztrieben die Laubblätter und ihre Achselknospen. Bei monozyklischen Pinus-Arten fehlen die Nadel-Kurztriebe an der Spitze des Jahrestriebes; eine zentrale Knospe sowie knapp darunter meist mehrere Seiten-Knospen, aus denen sich in der nächsten Vegetationsperiode die seitlichen Langtriebe entfalten, bilden den Abschluss der JZE, wie z.B. auch bei der Fichte (*Picea*).



Abb. 12: Beispiele weiterer Knospenschuppen-Typen.

- oben: Vaginal-Schuppen von Knospen des Berg-Ahorns (*Acer pseudoplatanus*; 18.6.2014). Die drei äussersten Knospenschuppen zeigen unterschiedlich reduzierte Oberblatt-Reste. Die Spitze der innersten, embryonalen Knospenschuppe ganz rechts ist grob dreigliedert
- unten: Laminar-Schuppen des Hartriegels (*Cornus sanguineus*) und ihr Auslaufen bei der Knospen-Entfaltung (20.3. bis 3.4.2012).

4.2 Das Blütenhafte der vegetativen JZE und das Knospenhafte der Blüte

Die vegetative Winterknospe unterscheidet sich bezüglich Anzahl und Anordnung der Blattorgane von einer typischen Blütenknospe durch eine wirtelige Stellung der meist fixen Anzahl Blütenorgane. Der Vergleich muss mit der Blütenknospe einer ursprünglichen Blütenpflanze gemacht werden, z.B. mit der strauchigen Winterblüte (*Chimonanthus praecox*; Abb. 13). Diese Pflanze gehört nach *Leins & Erbar* (2008) zur Magnolien-Gruppe, d.h. zu den ursprünglichen Blütenpflanzen. Die Klasse der Magnoliatae (Magnolien-Gruppe und basale Angiospermen) ist laut *Honda* (2010) systematisch sogar ausserhalb der Eudikotyledonen zu stellen und enthält häufig Pflanzenarten, deren Blütenhüllen von einer unbestimmten Anzahl von Organen in spiraliger Stellung gebildet werden.



Abb. 13: Reihe der Organe in der Blütenknospe der ursprünglichen Gehölz-Pflanze Winterblüte (*Chimonanthus praecox*; 21.1.2015).

Die Reihe der Blätter vom braunen Schuppen-Kelch über die zart gelben und purpurroten Blütenblätter entspricht den Blattorganen der geöffneten Blüte Mitte rechts.

Die Blattorgane in der viel kleineren, vegetativen Knospe (oben links) stehen übers Kreuz (dekussierte Blattstellung), diejenigen in der Blütenknospe auf einer Spirale.

Die Organe der Blütenknospe der Winterblüte (Abb. 13) zeigen eine eindeutige Steigerung gegenüber der vegetativen Stiel-Eichen-Knospe (Abb. 7 und 11). Bei der Winterblüte folgen auf die zahlreichen trockenhäutigen Vaginalschuppen am Grunde des generativen Kurztriebes zunehmend grösser gebildete Knospenschuppen von veränderter Qualität. Die trockenhäutigen Anteile verschwinden schliesslich ganz und ein zartes Gelb färbt den oberen, immer länger gebildeten Teil der Blütenblätter. Schon bald erscheint zuerst eine feine, später eine kräftige purpurne Färbung vom Blütenblatt-Grund her und bestimmt von Blatt zu Blatt die Blütenblattfarbe mehr. Parallel zu dieser Farbänderung findet von Organ zu Organ eine Änderung der Gesamtform und ihrer Krümmung statt. Die innersten Blütenblättchen sind von besonders zarter Beschaffenheit und stehen abgewinkelt auf verlängertem Stiel.

Die Form- und Qualitätsveränderungen in der vegetativen Winterknospe der Eiche sind zwar beträchtlich, gehen aber nicht soweit, wie bei der *Chimonanthus*-Blüte. Beiden Knospen gemeinsam ist das Strecken der inneren Blattorgane (ab den gelben Blütenblättern in Abb. 13 bzw. den Stipeln ab ca. dem *Vierstern* in Abb. 7). Blütenblätter der Winterblüte wie auch Knospenschuppen und Blattstipeln der Stiel-Eiche sind kurzlebig. Den Knospenschuppen fehlen (wie den Blütenblättern) die Achselknospen.

Nicht nur Form und Qualität der Stipeln haben Blütenhaftes, auch die Geste der vegetativen Knospenöffnung ist vergleichbar mit dem Öffnen der Blütenknospe (Abb. 14): der starre «Kelch», von den ersten Schuppen gebil-



Abb. 14: Blütenhaftes beim Öffnen vegetativer Gehölzknospen.

- oben links: Zum Vergleich die auslaufende Knospe der Stiel-Eiche (*Quercus robur*).
- oben Mitte: Die Knospe des Berg-Ahorns (*Acer pseudoplatanus*) zeigt deutlich die untersten starren Knospenschuppen in ihrer kelchförmigen Anordnung. Die inneren Knospenschuppen haben sich in kürzester Zeit stark verlängert und rötliche Farbe angenommen.
- oben rechts: Die Knospe der Vogel-Kirsche (*Prunus avium*) zeigt denselben Schuppen-Kelch an der Basis der Knospe wie die Ahorn- und die Eichen-Knospe. Die inneren Knospenschuppen haben sich gesteckt und sich Blütenblatt-artig geöffnet. Die Laubblätter mit ihren Stipeln stehen in der Mitte gedrängt zusammen.
- unten links und Mitte: Die Knospe der Kanadischen Pappel (*Populus canadensis*) zeigt die Blütenkelch-Haltung nicht in den (inneren) Knospenschuppen, sondern mit den einander auf dem Spross noch angenäherten Laubblättern (rechts).
- unten rechts: Die Knospe des Rhododendrons (*Rhododendron brachycarpum*) entlässt aus trockenhäutigen, kelchartig angeordneten äusseren Knospenschuppen lang auswachsende, weisse, innere, welche sich Blütenblatt-artig ausbreiten. Für einen Moment stehen die Laubblätter eingerollt, einander angenähert im Zentrum.

det, stützt die inneren, einfachförmigen, frischen, sich rasch auswachsenden, hinfälligen und oft sogar gefärbten Knospenschuppen. Darin stehen zentral, dicht zusammengedrängt und der Art entsprechend gerollt oder gefaltet die präformierten Laubblätter. Wem dieses Stadium einmal aufgefallen ist, kann die Ähnlichkeit mit der sich öffnenden Blütenknospe beim Entfalten vieler vegetativer Gehölzknospen nicht mehr übersehen. Die Hinfälligkeit und Farbigkeit der inneren Schuppen spiegelt die Hinfälligkeit und Farbigkeit der Kron- und Staubblätter; die Schuppen liefern die Grundlage für die Kron- und Staubblätter. *Kalisch* (2009) hat in dieser Zeitschrift darauf ausführlich hingewiesen. Die Dauerhaftigkeit der Stängelblätter spiegelt sich in der Dauerhaftigkeit der Fruchtblätter; es sind hauptsächlich die Spreiten, welche die Grundlage für die Fruchtblätter liefern.

Die Blütenknospe bleibt auch nach dem Öffnen der Blüte noch knospenhaft. Die Internodien strecken sich nicht, die Blütenachse bleibt unverzweigt.

Dieser Unterschied zwischen vegetativer Knospe und Blütenknospe ergibt sich durch die Bildung der männlichen (d.h. der Pollensäcke) und der weiblichen Sporangien (Embryosäcke). Die Kraft des vegetativen Wachstums wird in die Kraft der generativen Vermehrung verwandelt. Die Blütenorgane gehen aus dem Zusammenspiel von zwei Gestaltungsprinzipien mit ihren eigenen spezifischen Grundorganen hervor (*Schilperoord* 1997 und 2011). Das Studium der vegetativen Knospenbildung bei den holzigen Gewächsen trägt wesentlich zum Verständnis der Blütenbildung bei. Die Metamorphosen der holzigen Gewächse vermitteln uns Phänomene, welche die Metamorphose der Einjährigen nicht zeigen kann. Aus diesem Grund schlagen wir als Modell für die Urpflanze die mehrjährige, holzige Pflanze vor (*Schilperoord* 2015).

Literatur

- Barthélémy, D., Caraglio, Y.* (2007): Plant Architecture: A dynamic, multi level and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Bot.* 99, S. 375–407.
- Barthélémy, D., Caraglio, Y., Costes, E.* (1997). Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In: Bouchon, J., de Reffye P., Barthélémy, D. (eds). *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Sciences Update. Paris: Editions INRA, S. 89–136.
- Bockemühl, J.* (1982a): Der Pflanzentypus als Bewegungsgestalt. Gesichtspunkte zum Studium der Blattmetamorphosen. *Goetheanistische Naturwissenschaft; 2 Botanik*, S. 7–16.
- Bockemühl, J.* (1982b): Bildebewegungen im Laubblattbereich höherer Pflanzen. *Goetheanistische Naturwissenschaft; 2 Botanik*, S. 17–35.

- Bockemühl, J.* (1982c): Äusserungen des Zeitleibes in den Bildebewegungen der Pflanze. *Goetheanistische Naturwissenschaft*; 2 Botanik, S. 36–43.
- Bockemühl, J.* (2003): Ein Leitfaden zur Heilpflanzenerkenntnis. Bd. III: Doldengewächse, Kreuzblütler, Hahnenfussgewächse. Dornach.
- Classen-Bockhoff, R., Bull-Hereñu, K.* (2013). Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity. *Annals of Bot.* 112, S. 1523–1542.
- Debazac, E. F.* (1963): Morphologie et sexualité chez les Pins. *Revue forestière française* 4, S. 293–303.
- Edelin, C.* (1984): L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale. University Montpellier 2; Thesis Doct. Etat
- Gleissner, P.* (1998): Das Verzweigungsmuster ausgewählter Laubbaumarten und seine Veränderung durch nicht-pathogene Schädigungen. *PHF* 6, S. 1–85.
- Göbel, T.* (1987): Zeitgesten in den Abwandlungen der Blattmetamorphosen bei ein- und mehrjährigen Blütenpflanzen. *Tycho de Brahe Jahrbuch* 1987.
- Göbel, T.* (1994): Erdengeist und Landschaftsseele. Gestaltwirkungen geistiger Wesen im Pflanzenreich und in der Mistel. Dornach.
- Goethe, J. W.* (1790): Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Ettinger, Gotha.
- Hallé, F.* (2008a): Les arbres. In: Hallé, F. (ed.) *Aux origines des plantes. Des plantes anciennes à la botanique du XXI^e siècle.* Fayard, Paris, S. 240–253.
- Hallé, F.* (2008b): La croissance et la ramification des plantes. In: Hallé, F. (ed.) *Aux origines des plantes. Des plantes anciennes à la botanique du XXI^e siècle.* Fayard, Paris, S. 134–153.
- Hallé, F., Ng, F.S.P.* (1981): Crown construction in mature Dipterocarptrees. *Malaysian Forester* 44, S. 222–223.
- Harlan, V.* (2002): Das Bild der Pflanze in Wissenschaft und Kunst. Mayer, Stuttgart, Berlin, 236.
- Honda, M.* (2010). Internet (22.02.2015): http://www.hondae.com/A03_Classification/PhylogeneticCladeTreeAPG2009B.htm
- Kalisch, M.* (2009): Werkstattgeheimnisse der Pflanzenmetamorphose: Aus welchem vegetativen «Material» stammen Blütenhülle und Frucht? In: *Elemente d. N.* 90, S. 140–158
- Leins, P., Erbar, C.* (2008): Blüte und Frucht; Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion, Ökologie. 2. Auflage. Stuttgart.
- Preusse, H., Buss, G.* (2009): Der Baum; Mittler zwischen Himmel und Erde. Dresden, S. 126.
- De Reffeye, P., Barthélémy, D., Cournède, P.-H., Jaeger M.* (2008): Modélisation et simulation de l'architecture et de la production végétale. In:

- Hallé, F. (ed.) *Aux origines des plantes I*. Fayard, Paris, S. 184–227.
- Sabatier, S., Barthélémy, D.* (1995): Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). In: Bouchon, J. (ed.) *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23–25 Novembre 1993. Les Colloques no. 74, Paris: INRA Editions, S. 157–173.
- Sabatier, S., Barthélémy, D.* (2001): Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany* 87: S. 117–123.
- Schilperoord, P.* (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*, 45: S. 51–63.
- Schilperoord, P.* (2011): Metamorphosen im Pflanzenreich. Lesen im Buch der Verwandlungen. S. 183.
- Schilperoord, P.* (2015): Ein neues Modell für die Urpflanze – die mehrjährige Blütenpflanze. *Elemente d. N.* 103, S. 28–40.
- Stevens, P. F.* (2001 onwards): *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12, July 2012.
- Suchantke, A.* (1982): Die Zeitgestalt der Pflanze. *Goetheanistische Naturwissenschaft; 2 Botanik*, S. 55–81.
- Troll, W.* (1938): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen Bd. 1: Vegetationsorgane. Teil 2*, S. 1333ff. Königstein/Taunus.

Kathrin Studer
Elfenastrasse 64
CH 3074 Muri
kathrin.studer@muri-be.ch