Mitt. d. Ver. f. Naturwiss. u. Math. Ulm (Donau)	40/41: 5 - 26	2005

Nebenblätter und Öhrchen - was man an einheimischen Pflanzen noch entdecken kann.

von Focko Weberling
ARBEITSGRUPPE BIOSYSTEMATIK DER UNIVERSITÄT ULM,
ALBERT EINSTEIN ALLEE 47.2.279

Summary
Comparative morphological and ontogenetical investigations display the fundamental differences between the occurrence of stipules and auricules. The constant occurrence of stipules even within larger taxa can be attributed to their ontogeny, which is characterized by their early appearence and precursive development, this also applies to rudimentary stipules being a constant character of many families and Orders (Capparales incl. Brassicaceae, Myrtales etc.). In cases of basipetal Segmentation of pinnate leaves as e. g. in *Capsella bursa- pastoris* their development clearly appears to be independent of the development of the leafblade, thus confirming the distinction of the 'Oberblatt' (leaf blade + petiole) and 'Unterblatt' (leaf base + stipules) as two integral autonomous parts of the angiosperm leaf by W. EICHLER (1861). Contrary to the stipules the occurrence of auricules within taxa is very irregulär, they develop in later stages of the leaf ontogeny as appendages of the leaf base, owing their formation to a laterally and basally directed leafy extension of the insertion zone of the leaf which often results in the development of kidney-shaped or „auricle"-shaped lobes clasping the stem. In many plants they become evident even in later members of leaf succession only. They usually show a sympodially branching series of vascular bundles, originating from a basal branch of the lateral bundles of the leaf trace, which continues branching in the same mode during the extension of the leafbase, thus indicating the mode and direction of growth.
Besides the characteristical position of the stipules on both sides of the leaf base, ontogenetical criteria have always been used to distinguish stipules from similar, but not identical structures like auricules. Today ontogenetical criteria have come into use more frequently as e. g. is shown by the investigations of ERBAR (1996) on the distribution of character States "early sympetaly" and "late sympetaly". To find out the genes of such developmental processes could be an easier way to discover more of the molecular aspects of morphological characters and their manifestation. It would be of general interest whether and in which way our traditional morphological concepts about the architecture of plants correspond with the molecular ones. In this way the results of WEIGEL & MEYEROWITZ (1993, see THEISSEN, BECKER, WINKLER, MÜNSTER, KIRCHNER & SAEDLER 2002) revealing the a-, b-, c-modell of flower formation by revealing the Cooperation of 3 classes of genes in a hierachical order during the formation of a flower are promising. In the same way it would be of interest wether the conception of EICHLER (1861) about the subdivision of a leaf primordium into two developmental zones „Unterblatt" (leaf base and stipules) and „Oberblatt" (leaf blade and petiole) might find its reflection in a molecular scope. This might be possible since in the meantime even a „selectable marker" was found, marking the occurrence of stipules (TSUKAYA & UCHIMIYA, 1997). In leaf development of *Arabidopsis thaliana* these authors observed „that expression developed sequentially from the tip of the leaf blade to the base", whereas the differentiation of stipules, located at the base of the leaf blade, preceded the differentiation of the leaf blade (exemplified by the hydathodes). They finally state „the results suggest that, in the whole leaf, the diffentiation of tissues might occur bi-directionally". TSUKAYA & UCHIMIYA thus confirmed, what EICHLER (1861) had described for the basipetal type of Segmentation of leaves, exemplified by the pinnate leaf of *Reseda undata* , in which the stipules demonstrate an extremely precursive development, surpassing by far all the other parts of the leaf. As mentioned before, the same could be demonstrated by us in the development of *Capselia bursa-pastoris* and many other Brassicaceae. Unfortunately TSUKAYA & UCHIMIYA appear to follow the modern trend of ignoring morphological literature, especially when it is not written in English. Thus they did not become aware of the fact, that their results are a good Step on the way to confirm the traditional morphological distinction of 'Oberblatt' and 'Unterblatt' as two integral autonomous parts of the angiosperm leaf. Faced with this Situation we only can recommend a better Cooperation between molecular biology and morphology.

Einleitung

Nach der Veröffentlichung der wichtigsten Ergebnisse meiner Dissertation vor etwa 50 Jahren bemerkte einer meiner gleichaltrigen Kollegen, dass es erstaunlich sei, was man bei genauem Hinsehen noch an bekannten einheimischen Pflanzen entdecken könne. Dies sollen auch die folgenden Befunde zeigen. Die hier vorgelegte Schrift zum Gedenken an einen kenntnisreichen und verdienten Floristen unserer Region erscheint mir als gute Gelegenheit, auf einige noch unveröffentlichte Ergebnisse zurückzugreifen, die damals bei der Untersuchung einheimischer Pflanzen gewonnen wurden.

Nebenblätter (Stipeln)

Sobald man mit Hilfe eines Bestimmungsbuchs für Blütenpflanzen Hahnenfußgewächse (*Ranunculaceae)* oder Rosengewächse *(Rosaceae)* bestimmen will, wird man nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Nebenblättern (Stipeln) gefragt. Diese sind bei fast allen *Rosaceae* oder auch bei den Schmetterlingsblütlern *(Fabaceae. Papilionaceae*) konstant als kleine oder größere blattartige Zipfel zu beiden Seiten des Blattansatzes vorhanden, fehlen aber bei fast allen *Ranunculaceae.* Das Auftreten von Stipeln stellt somit ein wichtiges Kennzeichen zur Unterscheidung dieser Familien und darüber hinaus ein gemeinsames Merkmal vieler großer Verwandtschaftskreise dar. Sie sind Teile des Blattes und keineswegs selbständige Organe, wie man früher auf Grund ihrer Stellung zu beiden Seiten des Blattansatzes vielfach annahm (,,Neben"-blätter). Abgesehen von ihrer charakteristischen Stellung sind Stipeln durch ihr frühzeitiges Auftreten in der Entwicklung eines Blattes und ihre, dem übrigen Blatt zumeist stark vorauseilende Entwicklung gekennzeichnet. Dies hatte schon 1861 August Wilhelm Eichler in seiner in Marburg entstandenen Dissertation festgestellt. Von ihm stammen auch die grundlegenden Erkenntnisse, in welch unterschiedlicher Weise die Gliederung der Blattspreite bei der Ausbildung von Fiederblättern erfolgt. Das frühzeitige Auftreten der Stipeln in der Eigenentwicklung, der Ontogenie, des Blattes bedingt die hohe Konstanz ihres Auftretens. Wie wir aus vielen anderen Beispielen im Tier- und Pflanzenreich wissen, zeichnen sich ontogenetisch frühzeitig auftretende Organe durch hohe Konstanz ihres Auftretens aus.

Oft, aber bei weitem nicht immer sind die Stipeln von ähnlicher laubiger Beschaffenheit wie die Blattspreite, sind also Nebenblätter im engeren Sinne des Wortes, so etwa bei der Erbse (*Pisum sativum).* Infolge ihrer den übrigen Teilen des Blattes - Stiel und Spreite - oft weit vorauseilenden (praekursiven, proleptischen) Entwicklung können die Stipeln oft sogar als Knospenschuppen eine Schutzfunktion für die noch weniger entwickelten Teile des eigenen Blattes, insbesondere dessen Spreite übernehmen, so etwa bei einer Reihe unserer Laubbäume (Hainbuche, *Carpinus betulus,* Buche, *Fagus sylvatica,* Pappeln, *Populus* .a.), bei deren äußeren Knospenschuppen die Spreite freilich oft zugunsten einer stärkeren Ausbildung der Nebenblätter verkümmert. Stipeln können auch dornartig ausgebildet sein, wie bei der „Falschen Akazie", *Robinia pseudacacia.* Bei nicht wenigen Verwandtschaftskreisen stellen sie jedoch nur kleine Drüsen dar, die nach früher Anlegung und anfänglich vorauseilender Entwicklung bald verkümmern und absterben. Solche **Rudimentärstipein** bilden ein gemeinsames Merkmal z. B. der Kreuzblütler *(Cruciferae, Brassicaceae)* und der mit ihnen verwandten Familien und ebenso der Ordnung der Myrtengewächse (*Myrtales*), die in manchen Lehrbüchern noch immer als „stipellos" bezeichnet werden, weil die winzigen rudimentären Stipeln schlicht und einfach übersehen wurden (Weberling 1953/55, 1956, 1957a, 1958). Das Vorkommen von Stipeln bei den Kreuzblütlern hatte übrigens schon Norman (1857) in einer in Französisch gehaltenen Publikation nachgewiesen, seine Ergebnisse wurden später von mir bestätigt und erweitert.

Als Beispiel für die Entwicklungsweise der Stipeln möge das Fiederblatt des Hirtentäschelkrauts, *Capselia bursa-pastoris,* in Abb. 1 dienen.

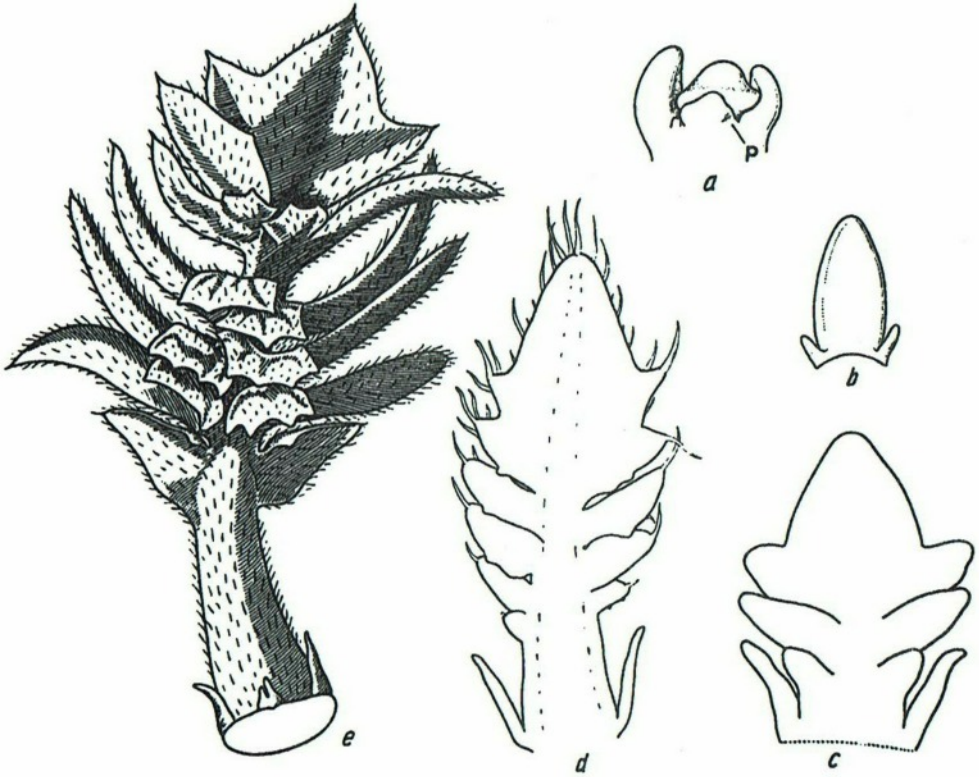

Abb. 1. *Capselia bursa-pastoris* MNCH., Hirtentäschelkraut, a - d Laubblattentwicklung; e junges Laubblatt mit Stipeln, p Anlage (Primordium) einer Stipel.

Die Stipeln treten hier schon sehr früh beiderseits der gerade eben erst ausgegliederten, noch halbmondförmigen Blattanlage als kleine Höcker (Primordien, p) in Erscheinung (Abb. 1 a). Sie wachsen schnell heran, noch ehe die zur Basis der Spreitenanlage hin fortschreitende (basipetale) Fiederung der Blattspreite und die Ausbildung des Blattstieles abgeschlossen sind (Abb. 1 b - d). Darin bestätigt sich, dass sie als randliche Auswüchse aus einer eigenen Entwicklungszone des Blattes hervorgegangen sind, die schon

von A. W. EICHLER (1861) als **Unterblatt** von dem Stiel und Spreite liefernden Oberblatt unterschieden wurde.
Wie bereits hervorgehoben, ist das Auftreten oder Fehlen von Stipeln innerhalb eines Verwandtschaftskreises im allgemeinen sehr konstant, sie können dabei aber in sehr unterschiedlicher Form ausgebildet sein. Das zeigen in unserer Flora schon die Schmetterlingsblütler, die *Papilionaceae,* bei denen die spezifische Form der Stipeln oft als Erkennungsmerkmal benutzt wird, nicht nur bei den Stipulardornen von *Robinia.* Oft unterliegt die Form der Stipeln aber auch in den verschiedenen Regionen einer Pflanze einem gesetzmäßigen Wandel, so etwa bei der Echten Nelkenwurz, *Geum rivale*, bei der sie an den untersten Grundblättern nur als kleine Zipfel am oberen Rand der Blattscheide zu erkennen sind, dann stängelaufwärts rasch an Größe zunehmen und bei den oberen Stängelblättern einen wesentlichen Anteil an der laubigen Fläche des Blattes ausmachen. Nicht selten, wie etwa bei den Hochblättern der Erdbeere, *Fragaria vesca,* überwiegt ihr Anteil sogar, was der beim Übergang in die blühende Region häufig eintretenden relativen Förderung des Unterblattes entspricht.
Bei Holzpflanzen, die eine Differenzierung des Verzweigungssystems in Lang- und Kurztriebe aufweisen, unterscheiden sich Langtrieb- und Kurztriebstipeln oft recht beträchtlich, so etwa beim Weißdorn, *Crataegus laevigata* (und eng verwandten Sippen). Während die Stipeln der Kurztriebblätter klein bleiben (Abb. 2 a, e), erreichen die Stipeln der Langtriebblätter eine ansehnliche Größe (Abb. 2 b, f). In der Entwicklung des Blattes folgt der frühen Anlegung der Stipeln auch hier ein rasches Wachstum, bei dem ihre asymmetrische Form schon früh in Erscheinung tritt (Abb. 2 c). Dabei deutet die Anlegungsfolge der Randzähne und der Seitennerven darauf hin, dass Wachstum und Differenzierung zur Basis der Stipeln hin fortschreiten (Abb. 2 d). Die untere randliche Zone bleibt am längsten embryonal und wachstumsfähig. Während die Entwicklung der Kurztriebstipein spätestens auf dem in Abb. 2 e wiedergegebenen Stadium stehen bleibt, hält bei den Langtriebstipein das Wachstum besonders am unteren Stipelrand länger an und bewirkt dadurch deren öhrchenartige Form und stärkere Asymmetrie. Dieses Wachstum spiegelt sich in der Nervatur wider. Diese besteht aus einem Mittelnerv, der zur Spitze der Stipel zieht und von dem Seitennerven in fiederiger Anordnung abzweigen. An den jungen Stipeln und an den ausgewachsenen Kurztriebstipein ist dieses fiederige Muster leicht zu erkennen.

An den Langtriebstipein ist es aber in der Weise abgewandelt, dass die unteren Seitennerven in der Außenhälfte der Stipel ebenso kräftig werden wie der Mediannerv und in den stängelumfassenden Stipelabschnitt einstrahlen. Deutlicher wird die fiederige Anordnung der Seitennerven hier nur im Spitzenteil, der nach wie vor in Richtung der Blattspitze weist. Bei dem

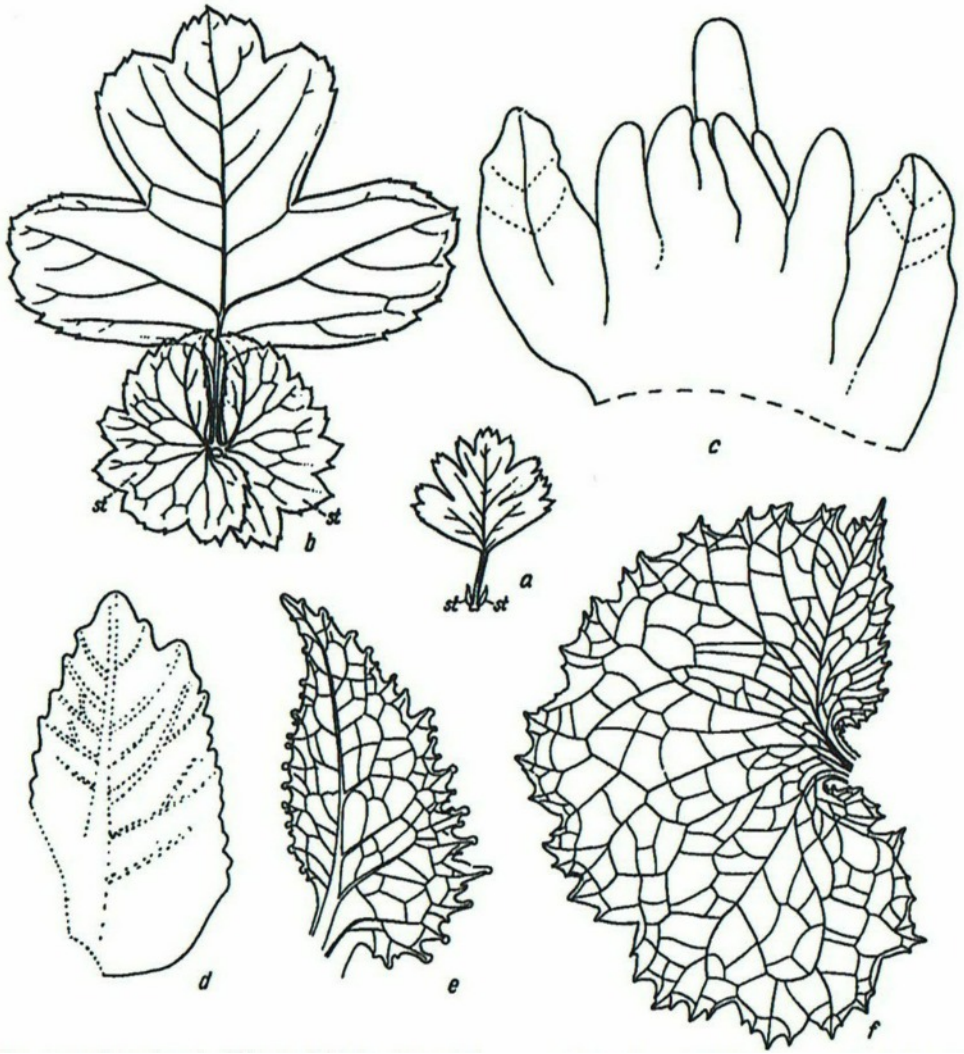

Abb. 2. *Crataegus laevigata* (PoiR.) DC., Weißdorn, a Kurztriebblatt, b Langtriebblatt, st = Stipeln (nach TROLL), c - *f Crataegus spec.,* c ein Stadium aus der Laubblattentwicklung, das vorauseilende Wachstum und die basipetale Differenzierung der Stipeln veranschaulichend, d abgetrennte, etwas weiter differenzierte Stipel. Man beachte das basipetale Fortschreiten der Zähnung und der Nervatur, e Kurztriebstipei, im Verhältnis zu f stärker vergrößert, f Langtriebstipei.

anhaltenden Wachstum am äußeren unteren Rande der Stipeln werden die sogen. Interkostalfelder, d. h. die „Maschen“ zwischen den in den unteren äußeren Rand einstrahlenden Fiedernerven, stark aufgeweitet. Man darf daraus schließen, dass an der basalen Ausdehnung der Stipeln neben einem meristematischen (durch ein eigenes Bildungsgewebe erfolgenden)

Randwachstum auch ein Flächenwachstum beteiligt ist. Dabei bleibt die Frage offen, ob diese auch als „Interkostalwachstum“ bezeichnete Vergrößerung der Fläche durch vermehrte Zellteilung zustande kommt oder allein durch eine Vergrößerung der einzelnen Zellen durch sogenannte Zellstreckung. Nicht alle Blattzipfel oder Domen, die rechts und links des Spreitenansatzes auftreten, dürfen jedoch ohne sorgfältige vergleichende Analyse als Stipeln gelten. Oft werden etwa laubige, nebenblattähnliche Stipeln durch basale Segmente einer gefiederten Blattspreite vorgetäuscht, wie etwa beim Krautigen Holunder, *Sambucus ebulus.* Beim Schwarzen Holunder, *Sambucus nigra,* und dem Traubenholunder, *Sambucus racemosa,* sind diese am Blattansatz sitzenden Fiedern sogar mehr oder minder drüsig ausgebildet. Auch hier handelt es sich aber um Spreitenfiedern, nicht um den Stipeln gleichwertige - **homologe** - Organe, auf die allein wir uns bei der Suche nach gestaltlichen Verwandtschaftskriterien stützen dürfen (WEBERLING 1957). Sogar die Vorblätter von Achselsprossen sind übrigens schon als Stipeln angesprochen worden, so etwa bei manchen Windenarten, *Convolvulus cairica.*

Öhrchen

Nicht selten werden auch manchen Arten und Gattungen der Korbblütler, *Compositae,* Stipeln zugeschrieben (E. W. SINNOTT & I. W. BAILEY 1914). Bei manchen Vertretern dieser Familie findet man nämlich laubige Anhänge an der Blattbasis, die bisweilen sogar in ihrer konstant an den Laubblättern beibehaltenen Form den für andere Familien charakteristischen Stipeln ähnlich sehen.

Dies gilt etwa für *Senecio scandens,* eine bei uns gelegentlich als Zimmerpflanze kultivierten kletternden Kreuzkrautart, bei der die Blattanhänge an allen Stängelblättern auftreten, Abb. 3 a.

In der Blattontogenie zeigen sie weder die für Stipeln typische frühzeitige Anlegung noch das den anderen Blattabschnitten vorauseilende Wachstum. Meist treten sie erst im Verlaufe der allmählichen Umgestaltung der von einem Spross erzeugten Blätter hervor, so bei Halbrosettenpflanzen in der Aufeinanderfolge von Rosettenblättern zu den Stängel- und Hochblättern durch eine zunehmend laubige Entwicklung des Blattgrundes. Unter der großen Zahl von Pflanzen, die dieses Verhalten zeigen, lässt sich auch aus der heimischen Flora eine Reihe anschaulicher Beispiele aufzählen, dazu gehören der Mauerlattich, *Cicerbita muralis,* die Gänsedistel, *Sonchus oleraceus,* und andere Arten der Gattung *Sonchus,* Arten der Gattung *Senecio* (Kreuzkraut, Greiskraut), der Graue Alpendost, *Adenostyles alliariae,* oder die Kriechende Gemswurz, *Doronicum pardalianches,* und andere. (Abbildungen der Blätter dieser Arten bei W. TROLL 1954 und WEBERLING 1953/55.)

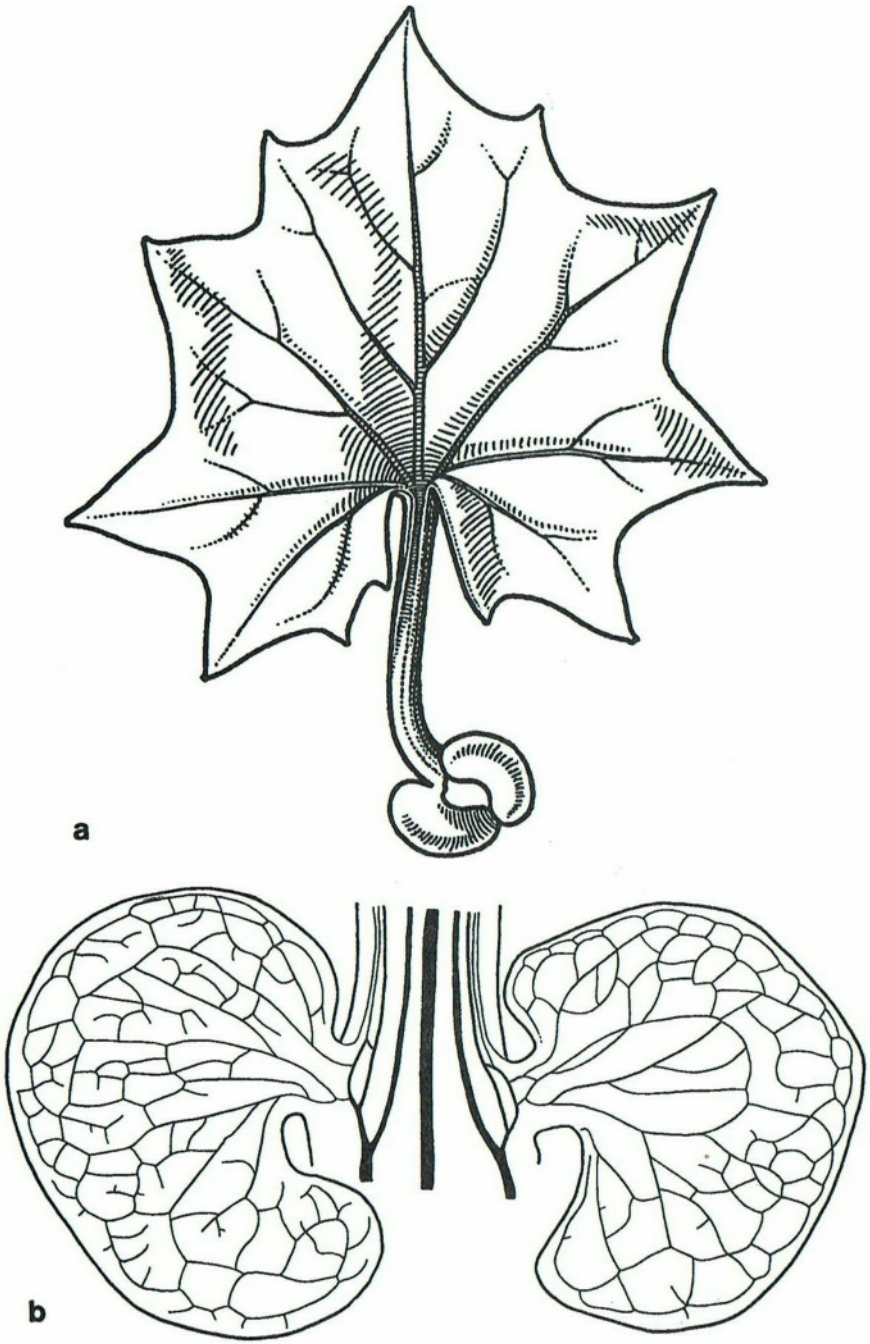

Abb. 3 *Senecio scandens* BUCH.-HAM., a Laubblatt (nach TROLL), b Basis eines Laubblattes mit stlpelähnlichen Öhrchen.

Bei allen genannten Pflanzen tritt der Blattgrund an den ersten Blattorganen allenfalls als schwache Verbreiterung der Ansatzzone an der Sprossachse hervor. Dann verbreitert sich die Basis an ihrem freien Rande und wird laubig. An den Stängelblättern dehnt sie sich schließlich zu öhrchenförmigen Lappen beiderseits des Blattansatzes aus, die stängelaufwärts weiterhin an Größe zunehmen, während die Blattspreite im Zusammenhang mit der Hochblattbildung an Größe verliert. Dabei wird die Bildung des Blattstieles nach und nach unterdrückt, so dass schließlich basale Anhänge und Spreite oft kontinuierlich ineinander übergehen. Man kann dies wiederum im Zusammenhang mit der schon eingangs erwähnten, häufig zu beobachtenden relativen Förderung des Unterblattes beim Übergang in die blühende Region der Pflanze sehen. Zur Veranschaulichung mag als Beispiel der Mauerlattich dienen, *Mycelis muralis,* von dem in Abb. 4 eine Blattfolge ausgewählt wurde, bei der sehr große Blattanhänge ausgebildet wurden. Das grundständige Blatt in Abb. 4 a zeigt die Gliederung in eine gefiederte Spreite, eine Stielzone und eine etwas verbreiterte Basis. Schon an den folgenden Rosettenblättern kann die Basalzone kleine grüne Zähne tragen (Abb. 4 b). An den Stängelblättern nehmen die stark gezähnten oder gelappten Basalanhänge rasch an Größe zu und greifen um den Stängel herum und weit übereinander (Abb. 4 c). Der Spreitenteil hingegen wird in der weiteren Folge der Blätter allmählich unterdrückt, wobei zuerst die untersten - zuletzt ausgegliederten - Fiedern kleiner werden, infolge Verkürzung der laubigen Stielzone an die basalen Anhänge heranrücken und schließlich verschwinden (Abb. 4 d - f). Diese „Einschmelzung“ der Fiedern wiederholt sich stängelaufwärts, bis zuletzt die Endfieder allein übrig bleibt (Abb. 4 g, h). Auch diese wird bei den folgenden Hochblättern weitgehend reduziert (Abb 4 i, k). Nicht nur beim Mauerlattich, sondern auch in vielen anderen Fällen ist allerdings das Ausmaß der Blattgrundverlaubung und damit die Ausbildung basaler Blattanhänge bei ein und derselben Compositenart recht unterschiedlich. Sie tritt gewöhnlich erst in den letzten Stadien der Blattentwicklung hervor.

Abgesehen von den genannten Unregelmäßigkeiten ist im Gegensatz zur hohen Konstanz im Auftreten der Stipeln, die innerhalb vieler großer Verwandtschaftskreise zu beobachten ist, der Anteil der mit basalen Blattanhängen ausgestatteten Compositentaxa ziemlich gering. Wie bereits von TROLL (1937, S. 1296/97) vermutet, fehlt ihnen zudem das die Stipeln kennzeichnende Merkmal der frühen Anlegung und vorauseilenden Entwicklung. In der Ontogenie des Blattes treten sie sogar sehr spät, ja oft erst während der Blattentfaltung in Erscheinung. TROLL (1937, S. 1296/97) hatte daher bereits vorgeschlagen, sie zur Unterscheidung von den Stipeln mit dem ohnedies in Beschreibungen häufig verwendeten Begriff **Öhrchen** (*auriculae)* zu bezeichnen

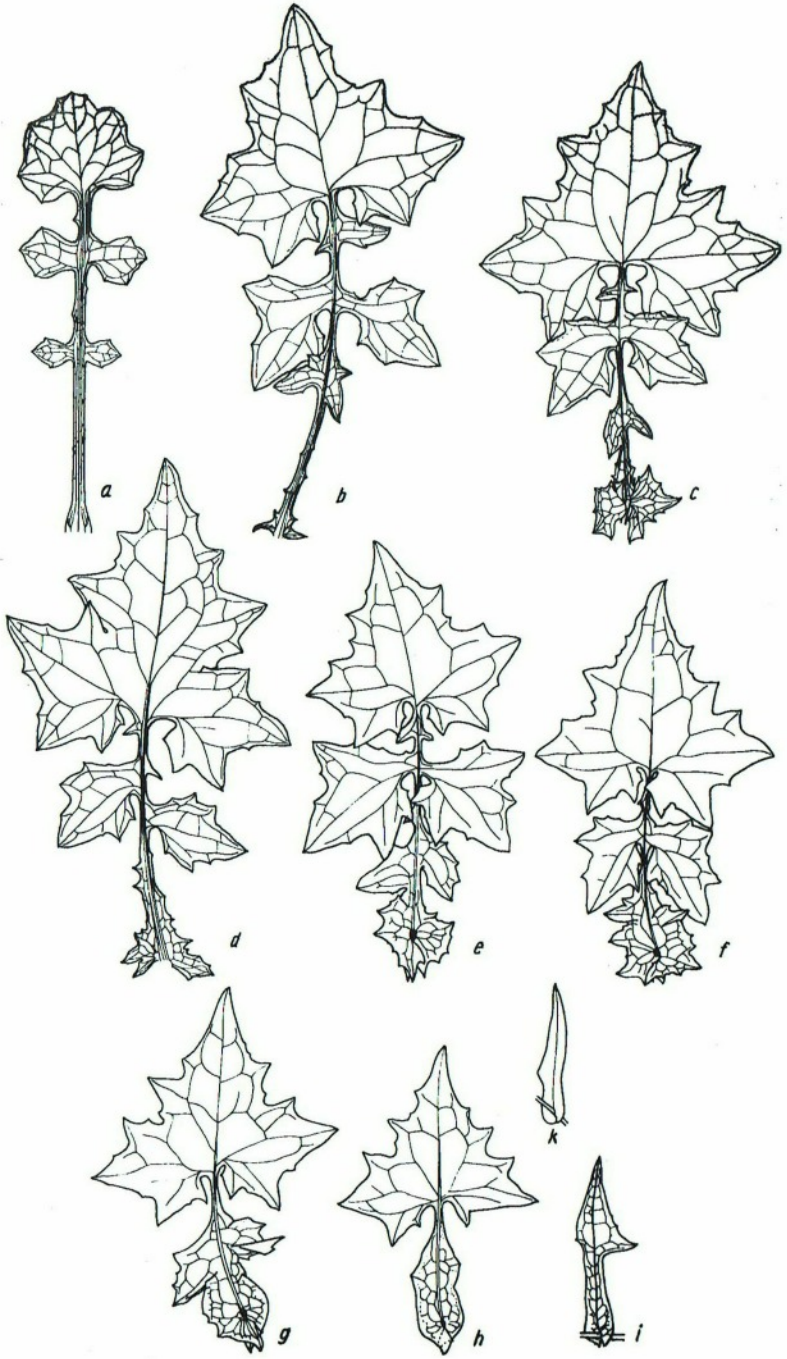

Abb.4 *Mycelis muralis* (L.) DUM., *Lactuca muralis* [L.] FRES.), Mauerlattich, a unteres Rosettenblatt, b - k Blattfolge, b oberes Rosettenblatt.

Aufschlussreich ist die Leitbündelversorgung der Öhrchen, die man an Hand der in Abb. 5 wiedergegebenen Niederblätter und Übergangsblätter des Mauerlattichs gut studieren kann. Von den beiden Seitennerven der in das Blatt eintretenden Blattspur zweigt noch im untersten Bereich des Blattes ein weiteres Paar von Leitbündeln zum Außenrand hin ab, die parallel zu den drei primären Leitbündelsträngen in den distalen Bereich des Blattes einziehen, zuvor aber noch je einen weiteren Leitbündelstrang nach außen abgeben. Auch aus diesen geht jeweils ein weiterer hervor und so fort. Man kann diese, durch das Schema in Abb. 6 nochmals erläuterte Art der Leitbündelverzweigung mit E. MUELLER-HOEFS (1944) als „sympodiale Verzweigung“ und die einzelnen Stränge als „Sympodialstränge“ (s_1 - s_4) bezeichnen.

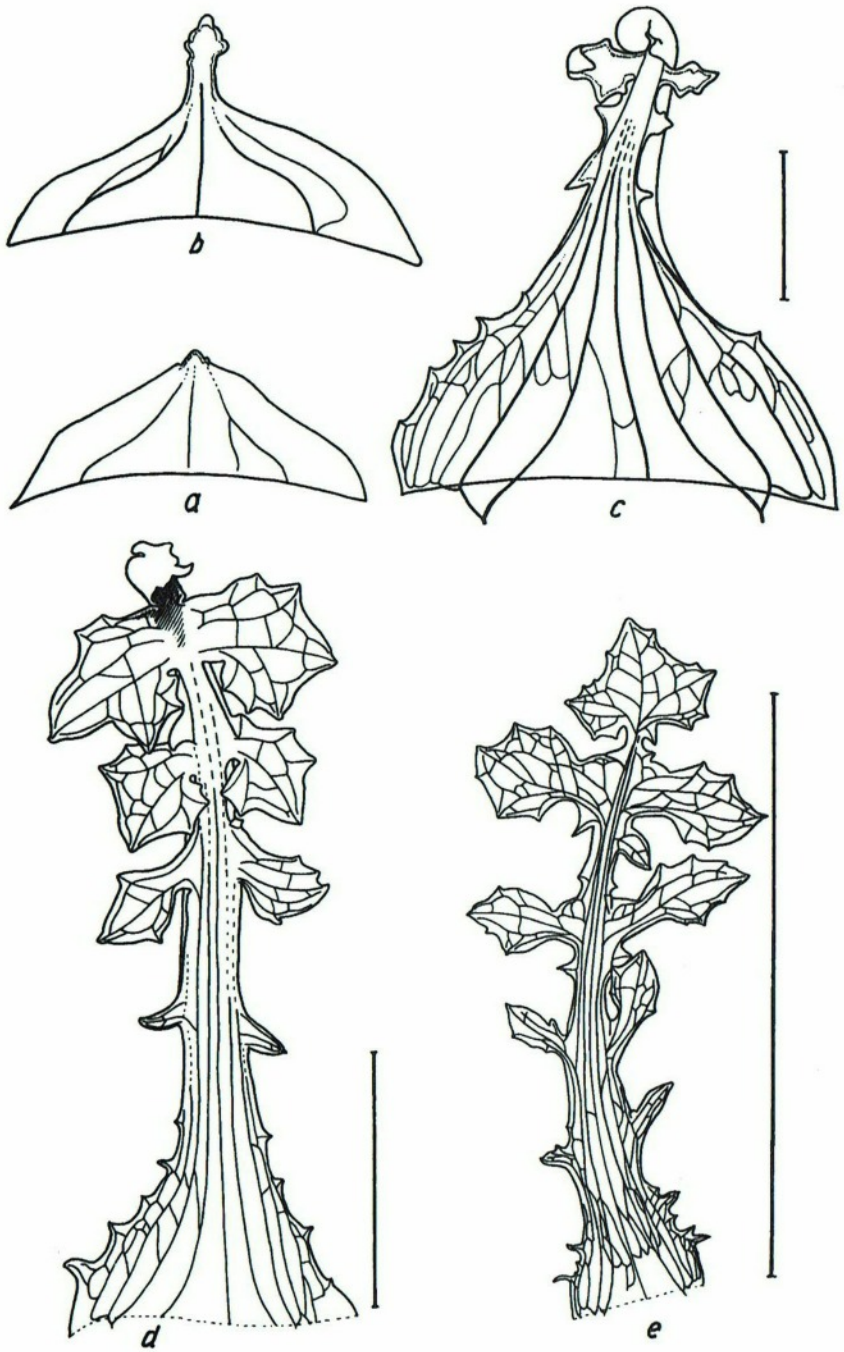

Abb. 5 *Mycelis muralis* (L.) DUM., *(Lactuca muralis* [L.] FRES.), Mauerlattich, a + b Niederblätter, c - e Übergangsblätter (d und e gegenüber a - c stärker vergrößert). Die Maßstäbe neben den Figuren geben die natürliche Größe der Blätter an.

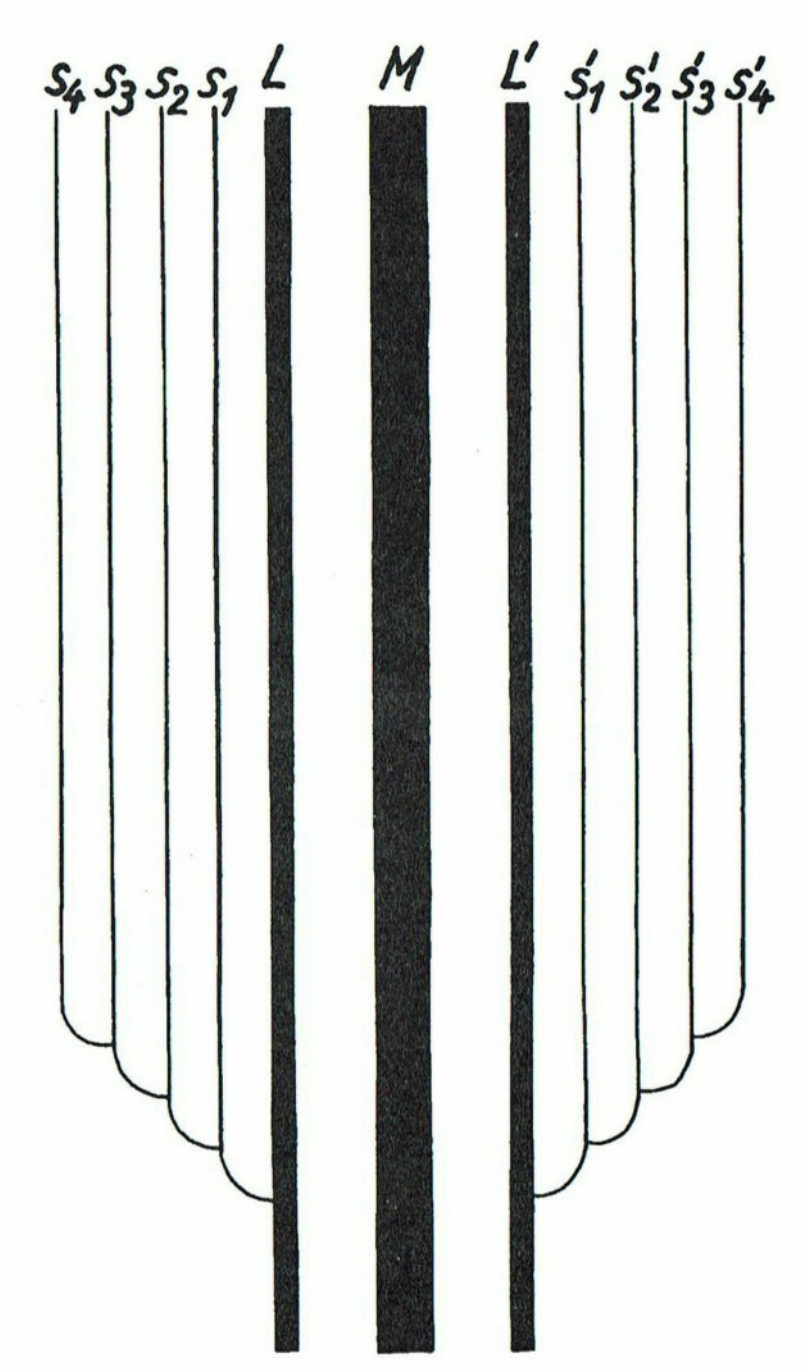

Abb. 6 Sympodiale Verzweigung der dreisträngigen Blattspur im Öhrchenbereich der Compositen.

Die Nervatur spiegelt also die Anlegung und Vergrößerung der verschiedenen Blattabschnitte sehr gut wieder: dem längsgerichteten Wachstum der Stipeln in Abb. 2 c, d, entspricht die basalwärts fortschreitende Anlegung neuer Fiedernerven, der einseitigen Vergrößerung der bereits von Nerven versorgten basalen Öhrchen wie auch der Basalabschnitte der Langtriebstipein des Weißdorns folgt sie durch iterativ wiederholte Ausbildung neuer sympodial angeordneter Nerven.
Die zwischen den Sympodialnerven gelegenen „Maschen“, die Interkostalfelder, erfahren in der letzten Phase der Blattentwicklung eine starke Ausweitung, die wesentlichen Anteil an der Ausbildung der Öhrchen hat. Das interkostale Flächenwachstum kann beim Mauerlattich und anderen Pflanzen solche Ausmaße erreichen, dass die „Maschen“ zwischen den bereits stärker verfestigten Nerven sich stark aufwölben. Als Folge dessen sowie der gesteigerten Ausdehnung des Öhrchenrandes lassen sich abgetrennte Blätter - wie in Abb. 4 erkennbar - nicht mehr glatt in einer Ebene ausbreiten.

Noch eindrucksvoller als bei den schon erläuterten Beispielen lässt sich die Sympodialnervatur beim Hasenlattich, *Prenanthes purpurea,* zeigen. Bei dieser, in unseren montanen Buchen-Tannen-Mischwäldern und Hochstaudenfluren verbreiteten Schatten- oder Halbschattenpflanze sind die Öhrchen zwar meist wenig von der Blattspreite abgesetzt, jedoch weit stängelumfassend ausgebildet (Abb. 7), besonders auch bei den lanzettlich-herzförmigen Hochblättern (Abb. 7 a, a’). Die schuppenförmigen bis lang-dreieckigen Nieder- und Übergangsblätter dieser Pflanze (Abb. 8) zeigen nun eine überaus reiche von den beiden Seitensträngen der Blattspur ausgehende sympodiale Verzweigung. Die zwischen den hier noch ziemlich parallel verlaufenden Nerven liegenden Felder sind es, die in der letzten Wachstumsphase der hier noch nicht völlig entwickelten Blätter stark ausgeweitet werden und die Erweiterung des Ansatzbereichs zu Öhrchen bewirken. Beim letzten gleichfalls noch jungen Übergangsblatt dieser Reihe (Abb. 8 e) - hier nur durch den unteren und den Spitzenabschnitt wiedergegeben - deutet sich an der unteren rechten Seite die in den letzten Stadien der Blattentwicklung erfolgende Ausweitung zum Öhrchen bereits an.
- Eine entsprechende Sympodialnervatur kennzeichnet auch die Öhrchen der in ihren Formen recht mannigfaltigen Blätter des Gemeinen Kreuzkrauts, *Senecio vulgaris,* Abb. 9, und anderer Arten dieser Gattung, einschließlich des bereits erwähnten kletternden Kreuzkrauts, *Senecio scandens,* Abb. 3 b.

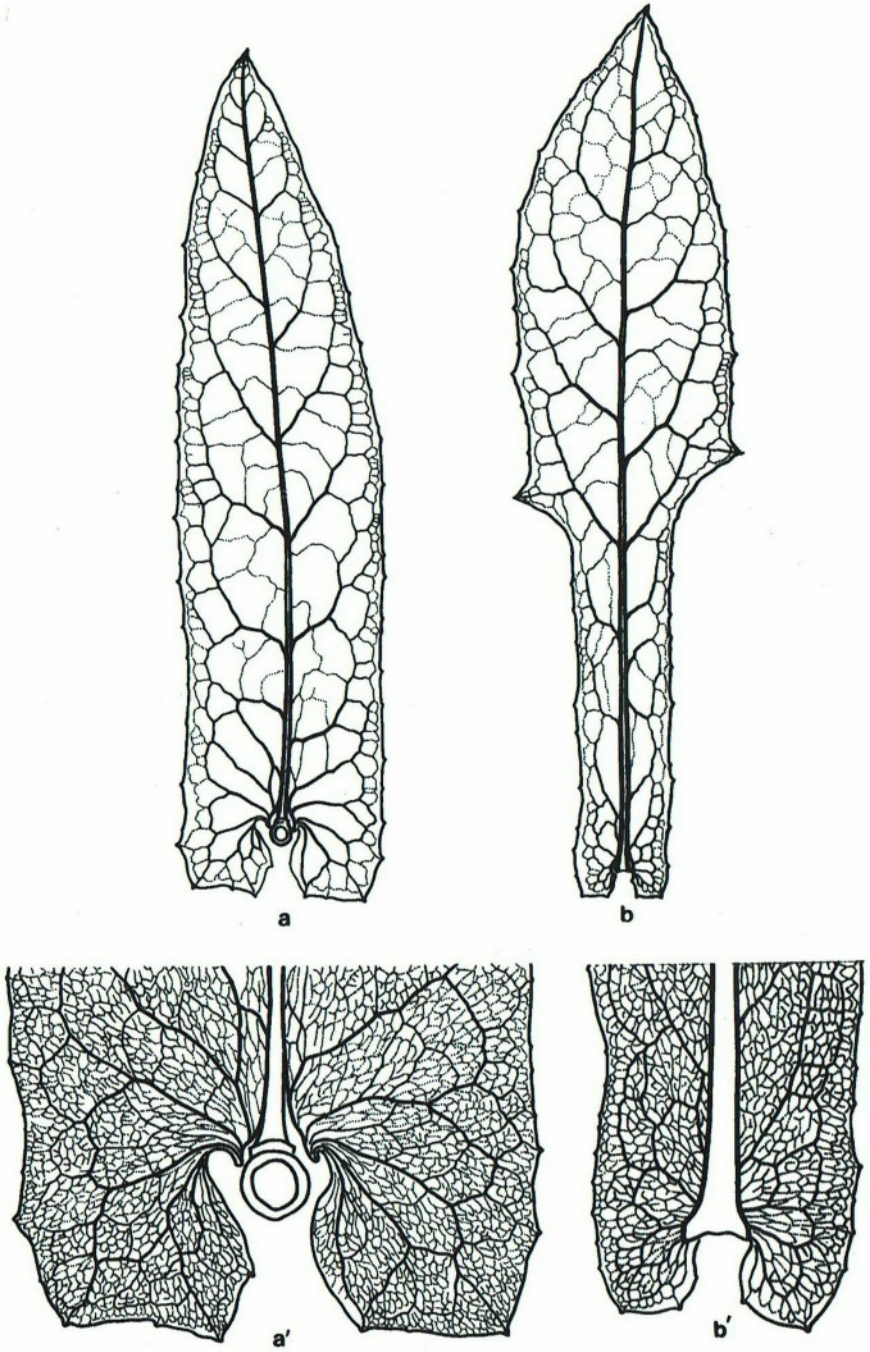

Abb. 7 *Prenanthes purpurea* L., Hasenlattich, a oberes, b mittleres Stängelblatt, a' und b' deren proximale Abschnitte stärker vergrößert.

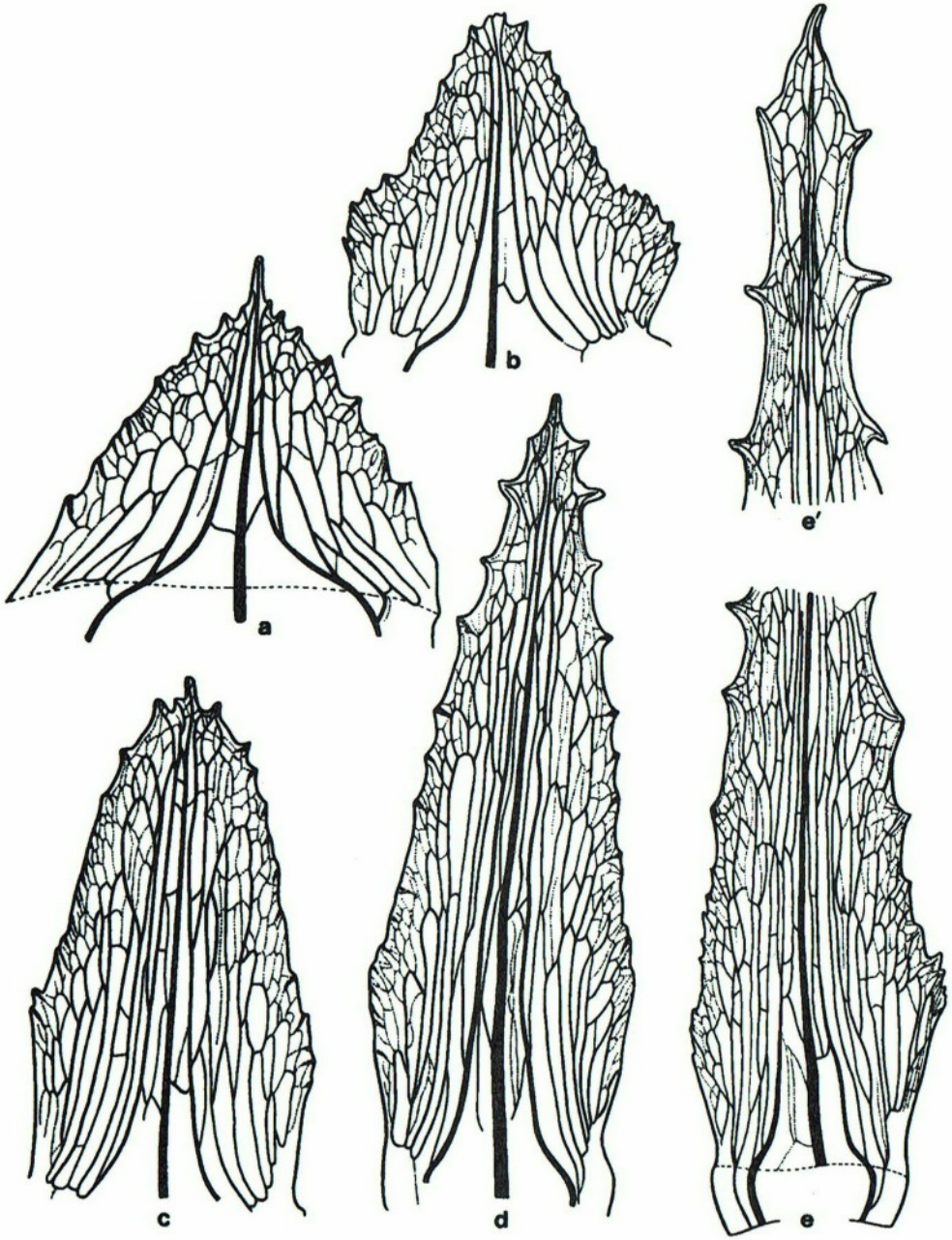

Abb. 8 *Prenanthes purpurea* L., Hasenlattich, a - d Niederblätter, e und e' proximaler und distaler Abschnitt eines Übergangblattes.

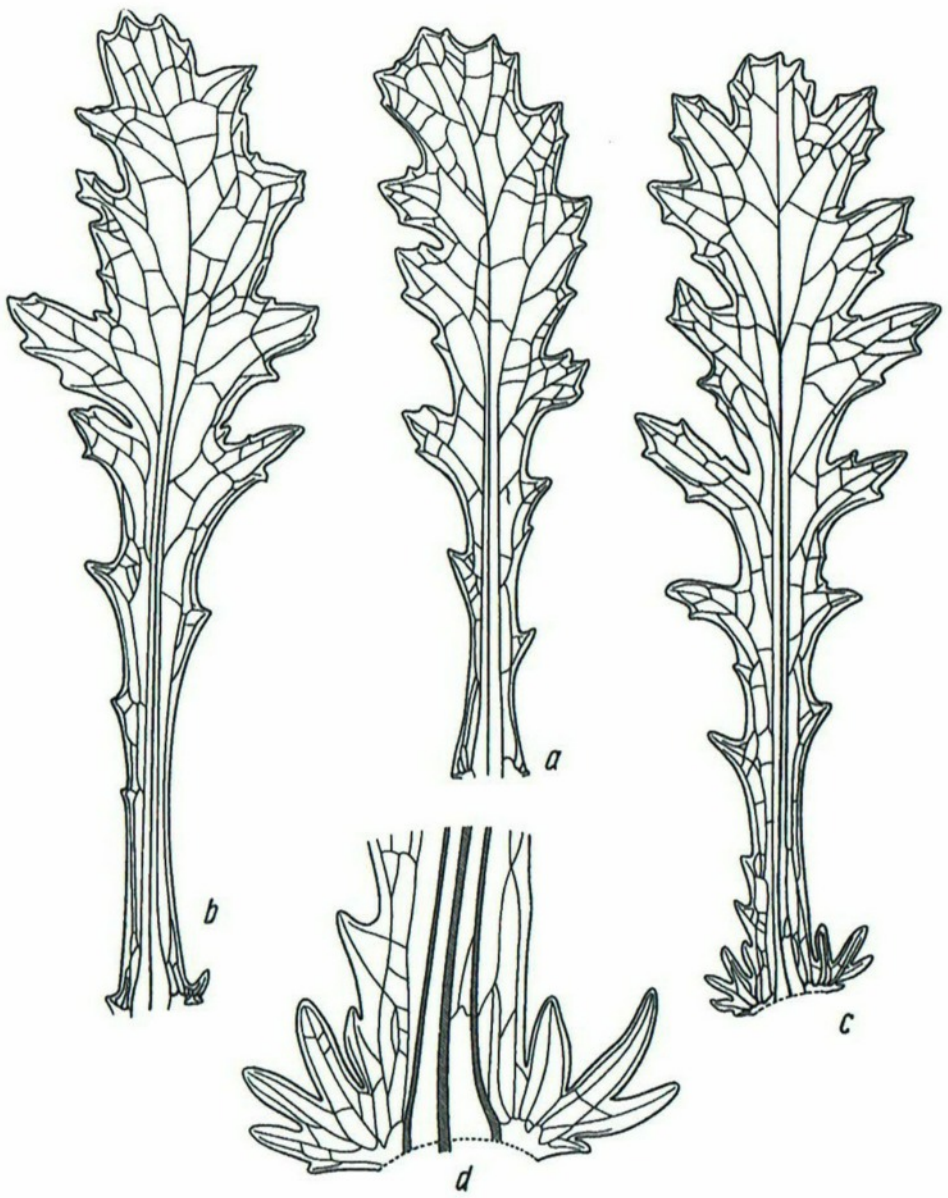

Abb. 9 *Senecio vulgaris* L., Gemeines Kreuzkraut, Blattfolge, den Beginn der Blattgrundverlaubung zeigend; d Basis des Blattes c stärker vergrößert.

Die durch eine charakteristische Sympodialnervatur gekennzeichnete Ausbildungsweise der Compositenöhrchen ließ sich in allen von uns untersuchten Fällen aufzeigen, für die Abb. 10 abschließend noch einige Beispiele aus dem Bereich nicht heimischer Compositen geben möge.

Eine ähnliche Nervatur beobachten wir aber auch in den stängelumfassenden Teilen der schon besprochenen Langtriebstipein des Weißdorns (Abb. 2 b), was darauf schließen lässt, dass diese in einem späten Entwicklungsstadium der Langtriebstipein gebildeten stängelumfassenden Abschnitte durch ähnliche Wachstumsprozesse zustande kommen wie diejenigen, denen die Öhrchen überhaupt erst ihre Entstehung verdanken. Ähnliches gilt auch für die bei anderen Familien hier und dort auftretenden Öhrchenbildungen, so z. B. für die Öhrchen der Langtriebblätter, welche zur Namensgebung des aus dem Kapgebiet stammenden, bei uns als subtropischen Zierstrauch kultivierten Bleiwurz, *Plumbago auriculata* LAM., beigetragen haben. In den vorliegenden Fällen stellt die Beobachtung der Anlegungsweise und des Verlaufs der Blattnerven somit ein wichtiges Hilfsmittel beim Vergleich von Blattformen dar, die vor allem Rückschlüsse auf die Wachstumsvorgänge in den zu vergleichenden Blattabschnitten ermöglicht. Das heißt jedoch nicht - und dies muss nachdrücklich betont werden! - dass Ähnlichkeiten in der Verzweigung des Leitbündelsystems ohne weiteres zur morphologischen Gleichsetzung von Strukturen und Organen herangezogen werden dürfen. Dies geschieht auch heute noch immer wieder. Dabei wird jedoch - vielleicht angesichts der erfolgreichen vergleichenden Untersuchungen der Wirbeltierskelette und ihrer Bedeutung für die Aufklärung der Form- und Stammeszusammenhänge bei den Wirbeltieren - dem Leitbündelsystem der Pflanzen ohne jede Begründung eine ähnlich konservative Rolle zugeschrieben wie dem Knochengerüst der Wirbeltiere und die völlig andersartige Funktion und Entwicklungsweise der Leitgewebe bei den Pflanzen gänzlich außer acht gelassen (vgl. dazu A. ARBER 1933 und ROHWEDER 1972).

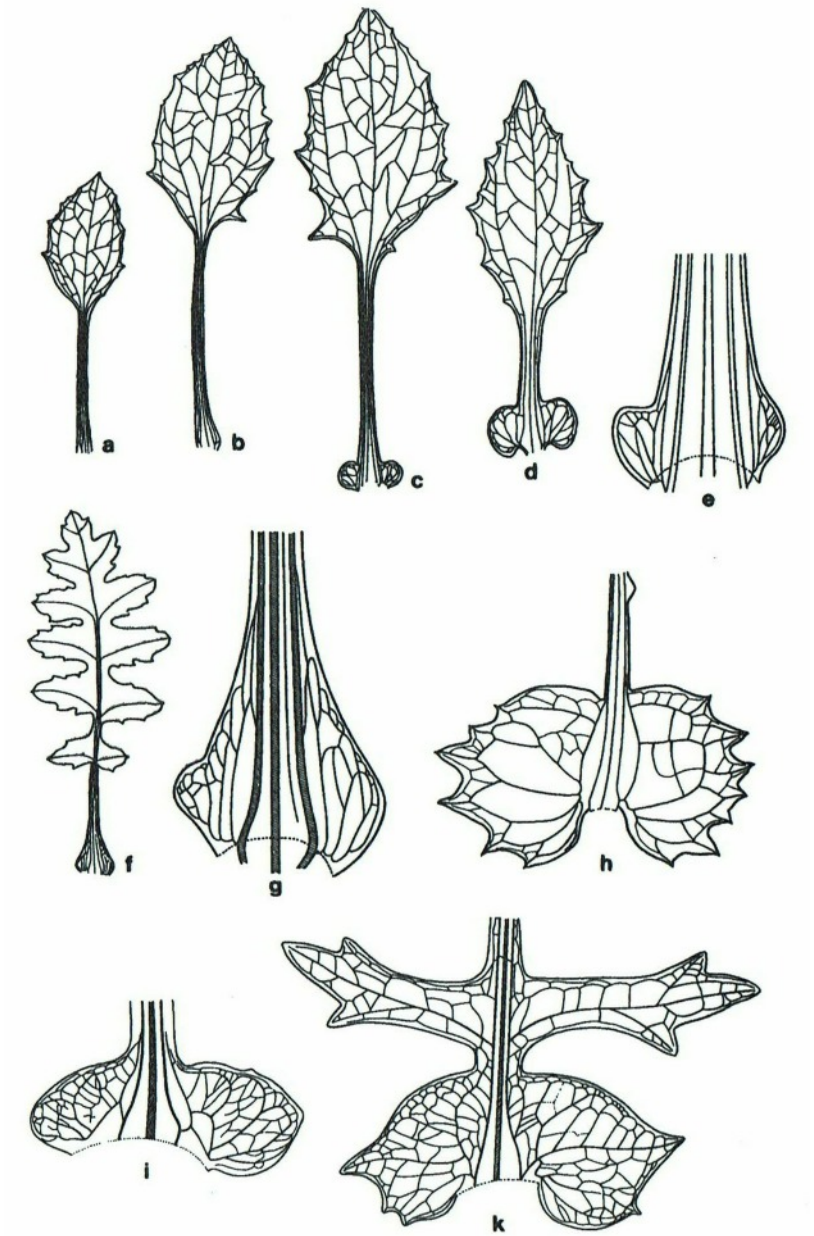

Abb. 10 *Osteospermum amplectens* (HARV.) T. NORL., a - d Blattfolge von den Rosettenblättern (a - c) bis zu Form der mittleren Stängelblätter (d), e Blattbasis eines Rosettenblattes mit Beginn der Öhrchenbildung, f - h *Moscharia pinnatifida* Ruiz & PAV., f Rosettenblatt, g dessen Basis stärker vergrößert, h Basis eines höher inserierten Rosettenblattes; die Öhrchenbildung nimmt stängelaufwärts noch weiter zu; i und k *Senecio geifolius* SCH., oberes Rosettenblatt (i) und mittleres Stängelblatt (k) mit Öhrchen.

Diskussion

Der Darstellung zweier, vor allem durch ihre unterschiedliche Ontogenie gekennzeichneten Blattbildungen, der wegen ihrer Konstanz als systematisch wichtiges Merkmal gewerteten Stipeln und der weit weniger konstanten Öhrchen mit ihrer charakteristischen Nervatur, möchten wir hier noch einige grundsätzliche Überlegungen anschließen.

Neben dem Lagekriterium - gleiche Lage in vergleichbaren Gefügesystemen - das in der Vergleichenden Morphologie üblicherweise die erste Stelle einnimmt, haben wir uns bei der Kennzeichnung der Stipeln und Öhrchen stets in starkem Maße ontogenetischer Kriterien - frühzeitige (oder späte) Anlegung, vorauseilendes Wachstum - bedient (WEBERLING 1953/55, 1956, 1957a, b, 1958, 1967).

Inzwischen spielen ontogenetische Kriterien bei der Beurteilung von Strukturen in der Pflanzensystematik jedoch eine größere Rolle. Das zeigen die Untersuchungen von ERBAR (1996) über die frühzeitige oder spät erfolgende Verwachsung der Glieder einer Blütenkrone - der systematisch wichtigen frühen und späten Sympetalie. An Hand dieses neu gefundenen Merkmals werden verwandtschaftliche Zusammenhänge und Grenzen zwischen Gruppierungen sympetaler Familien erkennbar, die man bisher nicht erkannt hatte, die aber durch die Ergebnisse der Molekularbiologie bestätigt werden.

Durch molekularbiologische Untersuchungen des genetischen Codes sind in den beiden vergangenen Jahrzehnten wesentliche Fortschritte in der Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Organismen erzielt worden. Genauer gesagt handelt es sich um vergleichende Sequenzanalysen von Abschnitten der in den Chromosomen enthaltenen Kettenmoleküle der DNA, in denen die Erbinformationen deponiert sind. Dieser methodische Ansatz beruht auf der Überlegung, dass Unterschiede in der Aufeinanderfolge der molekularen Kettenglieder (Aminosäuren oder Nucleinbasen) als Ergebnis einer divergenten Entwicklung zu werten sind, die von ursprünglich übereinstimmenden Sequenzen ihren Ausgang genommen hat. Im Falle der pflanzlichen Organismen führte vor allem die Untersuchung der Plastiden-DNA, also der in den Chloroplasten vorhandenen Erbinformation, zu großen Erfolgen. Der Vergleich der DNA-Ketten bietet nicht nur eine wesentliche Ergänzung unseres bisherigen Methodenarsenals, sondern stellt auch eine wichtige Möglichkeit zur Prüfung der mit anderen („klassischen“) Methoden erbrachten Ergebnisse zur Systematik dar.

Während der Vergleich von Abschnitten der DNA-Ketten wesentliche Fortschritte für die Erkennung verwandtschaftlicher Zusammenhänge gebracht hat, wissen wir noch immer sehr wenig über die Verankerung der Bauplaneigenschaften der Organismengruppen und ihrer verschiedenen

Merkmale in den Kettenmolekülen der „Erbsubstanz“ und die Art und Weise, wie die Verwirklichung der verschiedenen genetischen Anlagen in den einzelnen Organismen erfolgt. Von großem Interesse wäre es zu erfahren, ob überhaupt und in welcher Weise etwa die morphologischen Konzepte - Baupläne - mit den molekularen korrespondieren, also ob sich etwa die von EICHLER gefundene Gliederung des Blattes in verschiedene Entwicklungsbereiche - Unterblatt (Blattgrund und Stipeln) und Oberblatt mit Stiel und Spreite - auch im molekularbiologischen Bereich erkennen lässt. In diesem Zusammenhang sind selbstverständlich ontogenetische Erkenntnisse von großem Interesse, da sie ja zumindest bestimmte Phasen der Manifestation von Genen in Strukturen und Merkmalen erkennen lassen. In der genetischen Steuerung solcher Entwicklungsprozesse sind nun tatsächlich einzelne Erfolge zu verzeichnen. Allgemein bekannt ist inzwischen, dass in der Entwicklung der Blüte 3 Klassen von Genen in hierarchischer Ordnung Zusammenwirken, welche zunächst die Umwandlung des Spitzenmeristems in einen Blütenscheitel bewirken und dann die Aufeinanderfolge der einzelnen Organkreise - Kelch - Krone - Staubblätter - Fruchtblätter - in einer festgelegten Ordnung, so wie es der morphologischen Interpretation der Blüte entspricht (THEISSEN, BECKER, WINKLER, MÜNSTER, KIRCHNER & SAEDLER 2002).

Inzwischen kennt man sogar ein **Markierungsgen** („selectable marker“), welches das Auftreten von Stipeln kennzeichnet (TSUKAYA & UCHIMIYA, 1997)1 (Als „selectable markers“ werden Gene bezeichnet, die für Schlüsselenzyme wichtiger biosynthetischer Reaktionswege oder ganz allgemein Entwicklungswege codieren).

Auf Grund von Untersuchungen über die Laubblattentwicklung der bei uns als „Schmalwand“ *(Arabidopsis thaliana)* bekannten Crucifere berichten die genannten Autoren (TSUKAYA & UCHIMIYA, 1997), dass die Randgliederung der Laubblattspreiten - ähnlich der Segmentierung bei anderen Arten - basipetal fortschreitet. Dies entspricht dem, was schon A. W. EICHLER in seiner Dissertation (1861) für zahlreiche Pflanzen beschrieben und was wir in Abb. 1 für *Capsella bursa-pastoris* dargestellt hatten. Darüber hinaus stellen die beiden Autoren fest, dass die Stipeln sich nicht in die basipetale Sequenz der Fiedern einordnen, mit anderen Worten, dass die Entwicklung der Stipeln unabhängig von der basipetalen Segmentierung der Spreite verläuft - ein Befund, den ich anfangs schon als eines der Ergebnisse meiner Dissertation (WEBERLING 1953/55) genannt hatte. Es entspricht leider einer heute gängigen Praxis, die Ergebnisse „älterer“ Publikationen nicht zu berücksichtigen; im englischsprachigen Bereich kommt freilich noch die fast ausschließliche Beschränkung auf englische Publikationen hinzu. Da sowohl EICHLERS als auch meine Veröffentlichung in deutscher Sprache verfasst waren, wurde sie gar nicht erst zur Kenntnis genommen. Dies kann man bedauern; wichtiger ist aber, dass TSUKAYA & UCHIMIYA (1997) offenbar gar nicht verstanden haben, dass - wie eingangs schon hervorgehoben - in der von der Spreitengliederung unabhängigen Entwicklung der Stipeln deutlich wird, dass die von EICHLER (1861) als „Unterblatt“ definierte Zone einen vom „Oberblatt“ (Stiel und Spreite) unabhängigen Entwicklungsbereich des Blattes darstellt! Es geht hier also um viel mehr als um die Blattontogenie von *Arabidopsis thaliana,* nämlich um die Bestätigung eines alten, in der vergleichenden Morphologie der Blattorgane bewährten Konzeptes, zu dem auch die Entdeckung eines spezifischen Markierungsgens für Stipeln beiträgt!
Auch die bei Compositen zur Öhrchenbildung führenden Prozesse der Blattgrundverlaubung - gleich, ob sie nun vorwiegend auf späten Zellteilungen oder Zellstreckung (Zellvergrößerung) beruhen - könnten bei Suche nach ihrer genetischen Verankerung Hinweise auf Abläufe von Entwicklungsprozessen in der Pflanze geben, zumal, wenn sie tatsächlich mit dem Übergang von der vegetativen zur reproduktiven Lebensphase Zusammenhängen sollten. Dafür ist freilich eine stärkere Berücksichtigung der Ergebnisse morphologisch-anatomischer Untersuchungen seitens der molekulargenetisch arbeitenden Botaniker erforderlich.

Literatur

ARBER, A., 1933: Floral anatomy and its morphological interpretation.

New Phytol. 32, 231 - 242.

COEN, E. S. & MEYEROWITZ, E.M., 1991: The war of whorls: Genetic interactions Controlling flower development. Nature 353, 31 - 37.

DOEBLEY, J., 1993: Genetics, development and plant evolution. Current Opinion in Genetics and Development 1993, 3, 865 - 872.

EICHLER, A. W., 1861: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Diss. Marburg.

ERBAR, C., 1996: Distribution of Character States "Early Sympetaly" and "Late Sympetaly" Within the "Sympetalae Tetracyclicae” and Presumably Allied Groups. Botanica Acta 109, 427-440.

MUELLER-HOEFS, E., 1944: Die Nervatur der Nieder- und Hochblätter. Bot. Arch. 45, 1 - 92.

NORMAN, J. M., 1857. Quelques observations de morphologie vögetale. Programme de l'Universite Christiania 1857. Abgedruckt ohne Beigabe der Abbildungen in: Ann. sc. nat., ser. 4, Bot. 9, 105.

ROHWEDER, O. 1972: Das Andröcium der Malvales und der „Konservatismus“ des Leitgewebes. Bot. Jahrb. Syst. 92, 155 - 167.

SINNOTT, E. W. & BAILEY, I. W., 1914: Investigations on the Phylogeny of Angiosperms. 3. Nodal Anatomy and the Morphology of Stipules. Amer. Journ..Bot. 1_, 441-453.

THEISSEN, G., BECKER, A., WINKLER, K. U., MÜNSTER, T., KIRCHNER, G., & SAEDLER , H., 2002: How the Landplants learned their floral ABCs: the role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers. In: Cronk et al.: Developmental Genetics and Plant Evolution. TAYLOR & FRANCIS, London.

TROLL, W. 1937,1939: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1/1 (1937) und Bd. I/2 (1939). Gebr. BORNTRAEGER, Berlin; Reprint 1967 O. KOELTZ, Königstein-Taunus.

–, 1954: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil: Der vegetative Aufbau. GUSTAV FISCHER, Jena.

TSUKAYA, H. & UCHIMIYA, H., 1997: Genetic analyses of the formation of the serrated margin of leaf blades in Arabidopsis: combination of a mutational analysis of leaf morphogenesis with the characterization of a specific marker gene expressed inn hydathodes and stipules. Mol. Gen. Genet 256: 231 - 238.

WEBERLING, F., 1953/55: Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Ausbildung des Unterblattes bei dikotylen Gewächsen. Beitr. Biol. Pflanzen 32, 27 - 105.

–, 1956: Untersuchungen über rudimentäre Stipeln bei den Myrtales. Flora 143: 201 -218.

–, 1957a: Über das Vorkommen rudimentärer Stipeln bei den Lecythidaceae (s. l.) und Sonneratiaceae. Flora 145: 72 - 77.

–, 1957b: Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Caprifoliaceen. Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturw. Kl. Nr. 1.

–, 1958: Die Bedeutung blattmorphologischer Untersuchungen für die Systematik (dargestellt am Beispiel der Unterblattbildungen). Bot. Jb. 77, 458 - 468.

–, 1967: Nebenblattbildungen als systematisches Merkmal. Naturwiss. Rundschau 20, 518 - 525.

WEIGEL, D. & MEYEROWITZ, E. M., 1993: Genetic Hierarchy Controlling Flower Development. In BERNFIELD, M. (Ed.), Molecular Basis of Morphogenesis, p. 93 - 107. Wiley-Liss, Inc.,New York.