

# Der Bauplan abweichend gebauter Blütenpflanzen (Misfits) – Kontinuumsmodell ergänzt klassische Pflanzenmorphologie

*Rolf Rutishauser*

## Abstract

### Body plan of morphological misfits in flowering plants: Continuum model complements classical model.

During the evolution of vascular plants various body plan features became stabilized, understandable as adaptations to the environment. The aim of this review is to focus on various groups of flowering plants where the usual bauplan is transcended or blurred to some degree.— Two root-shoot models are used in order to describe and understand the bauplan of vascular plants, especially flowering plants. Their bodies are interpreted in terms of three mutually exclusive structural categories: stem, leaf, and root. Stem and leaf together constitute a shoot which usually shows axillary branching. According to the classical root-shoot model (CRS) organ identity can be predicted by its relative position within the plant's bauplan. The classical model applies to many but not all flowering plants. There are groups which evolved forms that do not clearly fit into the classical model. In these cases a dynamic (or continuum) root-shoot model (DRS) may serve as a complementary predictive model. It accepts developmental mosaics between stem and leaf, as well as between shoot and root. The continuum model was already revived during the pre-EVO-DEVO period by Agnes Arber, Rolf Sattler and students. Some of their ideas are now adopted by evolutionary developmental biologists. New insights of a multidisciplinary EVO-DEVO approach are highlighted in order to better understand morphological misfits in flowering plants. A perhaps saltational gain or loss of pertinent morphological characters may be due to the mutation of single homeotic genes.

**Key words** Guarea, Lentibulariaceae, Utricularia, Podostemaceae; continuum model, EVO-DEVO, evolutionary novelties, mixed organ identity, morphological misfits, saltational evolution, thallus, water plants.

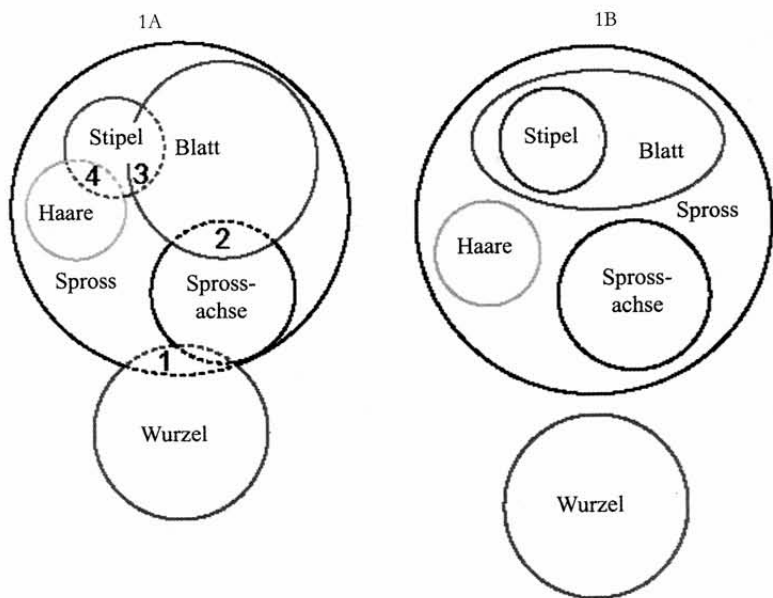
## 1 Einführung

Schillernd und zum Teil gegensätzlich sind auch heute noch die Vorstellungen über den „Bauplan“ der Blütenpflanzen und anderer Sprosspflanzen. Im vorliegenden Beitrag werden nach einer allgemein-philosophischen Einführung Bedeutung und heuristischer Wert einander ergänzender Bauplan-Vorstellungen beim Studium abweichend gebauter Blütenpflanzen vorgestellt.

### „Sowohl-als-auch“ im täglichen Leben

Das „Sowohl-als-auch“ (englisch „as-well-as“) ist im täglichen Leben weit verbreitet (Fischer 1987). Unsere Umgangssprache kennt zahlreiche Begriffspaare ohne klare gegenseitige Inhaltsabgrenzung. Keiner versucht zum Beispiel zu definieren, wo sich bei Menschen die exakte Grenzlinie zwischen gesund und krank, auf der Wetterkarte die saubere Grenze zwischen Hoch- und Tiefdruckgebiet befindet. Injunktion, d.h. Begriffsfassung mit klarem Begriffszentrum, aber unscharfen (fuzzy) Rändern (Fig. 1A) steht in einem gewissen Gegensatz zu den in den Naturwissenschaften üblichen Begriffsdefinitionen, bei denen klar gemacht wird, wo ein Begriff angewendet werden darf und wo er nicht mehr erlaubt ist (Fig. 1B, vgl. auch Sattler 1986). Der Freiburger Ethologe Hassenstein (1978), der Erfinder des Wortes „Injunktion“,

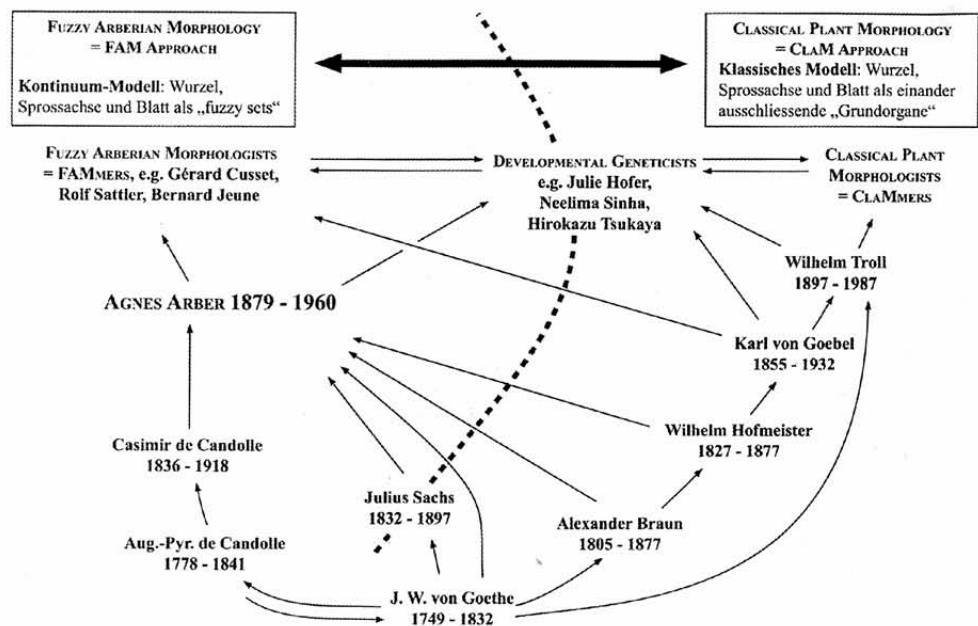
formulierte als Exempel die nicht klar beantwortbare Frage: „Wieviel Körner ergeben einen Haufen?“ – Als politisches Beispiel einer die Gegensätze überwindenden Frau darf die US-Amerikanerin Susan Sontag erwähnt werden. Die Trägerin des Friedenspreises 2003 des Deutschen Buchhandels bekennt: „Ich habe einen grossen Teil meines Lebens darauf verwendet, polarisierende Denkweisen zu entmystifizieren“. Von ihr stammt auch die Aussage „Das Wort Terrorist lässt sich flexibler verwenden als das Wort Kommunist“ (Zitate aus der Zürcher Tageszeitung „Tages-Anzeiger“ 13.10.03).



Figur 1  
Strukturkategorien („Grundorgane“) von Sprosspflanzen, insbesondere Blütenpflanzen, wie sie im Klassischen Modell (ClAM) und im Sinne des Kontinuumsansatzes (FAM = „Fuzzy Arberian Morphology“) aufgefasst werden. Im Klassischen Modell (Fig. 1B) passen die Strukturkategorien in ein hierarchisches System von einander ein- bzw. ausschliessenden Kategorien und Unterkategorien. Das Kontinuumsmodell (Fig. 1A) ist weniger hierarchisch und basiert auf dem holographischen Paradigma (vgl. Text). In diesem Modell werden die Strukturkategorien als einander partiell überlappende Mengen (fuzzy sets) betrachtet. Dies erlaubt die Wahrnehmung von Zwischenformen (Entwicklungs-mosaiken) zwischen Strukturen mit unterschiedlicher Organidentität: 1 = Wurzel-Spross-Mosaik, z.B. *Pinguicula* „Wurzeln“ und *Utricularia* „Ausläufer“ (Fig. 5A, 5B). 2 = Sprossachse-Blatt-Mosaik, z.B. die sogenannten Laubblätter von *Guarea* und *Chisocheton* (Fig. 3A, 3B). 3 = Blatt-Stipel-Mosaik, z.B. laubblattartige Organe in Stipelposition bei *Galium*, *Rubia* und Verwandten (Rutishauser 1999). 4 = Stipel-Haar-Mosaik, z.B. Haare (Trichome) in Stipelposition bei *Brassicaceae*, *Leguminosae*, *Rubiaceae* (Rutishauser & Sattler 1986). – Der Einfachheit halber wurden in den Kreisdarstellungen weitere Strukturkategorien wie z.B. Blattfiedern (Pinnac) und Wurzelhaare weggelassen.

Weitere Beispiele zur Illustration des „Sowohl-als-auch“ Denkens verkehren seit dem Jahre 2000 auf dem Schienennetz von Zürich und Umgebung. Mit grossen Lettern behauptet das Tram: „Ich bin auch ein Schiff“, während das Schiff auf dem Zürichsee für sich in Anspruch nimmt, auch ein Zug zu sein, etc. Hinter dieser Unschärfe (Fuzziness) bei der Benennung von Fortbewegungsmitteln des öffentlichen Verkehrs verbirgt sich die Idee, dass für eine Fahrt von A nach B Tram, Bus, Zug und Schiff benutzt werden können und zwar mit demselben Fahrschein. Die zugrundeliegende Denkweise („fuzzy logics“) kann als Perspektivismus, als Anwendung des Komplementaritätsprinzips betrachtet werden. Verschiedene Perspektiven (Modelle, Approaches) ergänzen einander, obwohl nicht jede der Wirklichkeit im gleichen

Masse nahezukommen braucht. Ein übertriebener Begriffsrealismus wird dabei abgelehnt. Gefördert wird die Verwendung von Begriffen, die der Verständigung und nicht der dogmatischen Verhärtung dienen. Dieser Begriffsnominalismus wird in der englischen Sprache auch als „asifism“ (AS-IF-ism) bezeichnet (Brower 2000): Das 'Tram tut so, als ob es ein Schiff wäre... – Perspektivisten (Asifisten) gibt es auch in der Biologie. Diese akzeptieren Strukturkategorien (z.B. „Blatt“, „Sprossachse“, „Wurzel“ im Aufbau der Sprosspflanzen) nur als Worthülsen, die gewisse, aber nicht alle Aspekte der Formenvielfalt bei Pflanzen wiedergeben können (Rutishauser & Sattler 1985, 1986, 1989; Sattler & Rutishauser 1990, Hay & Mabblerley 1994). Perspektivismus und Sowohl-als-auch-Denken wurden bereits von Agnes Arber (1879–1960) und früheren Philosophen gepflegt (vgl. Fig. 2).



Figur 2

Geschichte der beiden einander ergänzenden morphologischen Schulen zur Bauplanauklärung bei Sprosspflanzen (vgl. Fig. 1). Beide Modelle lassen sich auf Goethe zurückführen, obwohl auch dieser schon Zeitgenossen und frühere Vertreter beider Ansichten kannte und nannte (z.B. Buffon, vgl. Text). Agnes Arber (1879–1960) wird als Vordenkerin und einflussreiche Persönlichkeit der Kontinuumsmorphologen („FAMMers“) besonders hervorgehoben. Ihre auf Kontinuum und holographischem Paradigma basierende Denkweise wurde schon von anderen Forschern gepflegt, inkl. Casimir de Candolle und Goethe. Die Reihe der klassischen Pflanzenmorphologen („ClAMMers“) enthält Namen wie Braun, Hofmeister, Goebel und Troll. Diese haben vorwiegend das klassische Modell benutzt, wie es auch heute noch viele BotanikerInnen tun. Es darf angenommen werden, dass in Zukunft weitere EVO.DEVO Forscher dem Beispiel von Julie Hofer, Neelima Sinha und Hirokazu Tsukaya folgen und fallweise auch das Kontinuumsmodell anwenden (vgl. Sinha 1999, Hofer et al. 2001, Bharathan et al. 2002, Fukuda et al. 2002, Tsukaya 2002). Weitere Erklärungen im Text und in Rutishauser & Isler (2001).

### Komplementäre Betrachtungsweisen in der Biologie

BiologInnen versuchen mit unterschiedlichen Begriffssystemen und Hypothesen, die lebende Natur zu beschreiben und zu verstehen. Häufig wird dabei übersehen, dass die verwendeten Denkmodelle nie ganz zur Deckung gebracht werden können mit dem, was „wirklich“ ist, zumindest nicht im Bereich komplexer biologischer Systeme, zu denen die Sprosspflanzen (also Samenpflanzen und farnartige Gewächse) gehören. Es wächst heute in der Biologie die

Einsicht, dass viele früher vorbehaltlos benutzten Konzepte und Interpretationen keine absoluten Aussagen über die belebte Natur sind und selbst durch scheinbar widersprüchliche Vorstellungen eine sinnvolle Ergänzung erfahren können (vgl. Fischer 1987, McNeill & Freiberger 1993, Rutishauser & Isler 2001). Für viele biologische Phänomene gilt nicht mehr die eindeutige Alternative: entweder ist nur Aussage A richtig oder aber nur Aussage B. Es werden statt dessen beide Aussagen als unvollkommene Abbilder der Natur verstanden, die einander ergänzen. Ein klassisches Beispiel für das **Komplementaritätsprinzip** lieferten die Physiker: Wellen- und Korpuskeltheorie für das Verständnis von Licht im Sinne von Niels Bohr (vgl. Fischer 1987). Ein neueres Beispiel aus der Botanik ist der scheinbare Widerstreit von **Zelltheorie** und **organismischer Theorie** für das Verständnis der Landpflanzen-Anatomie (Kaplan & Hagemann 1991, Jacobs 1995, Reinhardt & Kuhlemeier 2002, Tsukaya 2002<sup>1</sup>). Im Gegensatz zu den Tieren kann der Körper vielzelliger Pflanzen wegen der Präsenz von Plasmodiesmen auch als stark fragmentierte, vielkernige Einzelzelle betrachtet werden (= organismische Perspektive). Das durch Plasmodiesmen durchbrochene, vorwiegend aus Pektin und Zellulose bestehende Endoskelett ist bei mehrzelligen Pflanzen aus baustatischen Gründen nötig. Die Einzelkammer („Zelle“) tritt als funktionelle Einheit – wenn überhaupt – erst bei der Ausdifferenzierung des Pflanzenkörpers in Erscheinung (z.B. als Tracheide für den Wassertransport).

### „Kormus“ als Bauplan der Sprosspflanzen

Der Begriff „Typus“ soll in diesem Text vermieden werden. Stattdessen wird der Begriff „**Bauplan**“ (englisch: „bauplan“ = „body plan“<sup>2</sup>) verwendet. Damit gemeint ist eine für die meisten Blütenpflanzen und viele andere Sprosspflanzen typische Kombination von Baumerkmalen. Es geht um den aus Wurzel und Spross bestehenden „**Kormus**“<sup>3</sup> (griech. kormós = Stamm, Spross), der die meisten Sprosspflanzen („Kormophyten“), insbesondere die Blütenpflanzen, auszeichnet (Wagenitz 1996/2003). Ihnen gemeinsam sind die drei Grundorgane Blatt, Sprossachse und Wurzel. Wichtig ist deren Stellung im Gefügesystem des Pflanzenkörpers (Tab. 1). So entstehen Blätter als exogene Auswüchse immer an Sprossachsen, niemals an Wurzeln. Die bei der Beschreibung von Sprosspflanzen gebräuchlichen Begriffe (z.B. Blatt / Sprossachse / Wurzel) jedoch lassen sich nicht immer sauber gegeneinander abgrenzen. Sie entsprechen deshalb häufig „fuzzy sets“ (Mengen mit unscharfen Grenzen), obwohl viele BotanikerInnen sie der Einfachheit halber lieber als „crisp sets“ (Mengen mit scharfen Grenzen) auffassen.

1 Tsukaya (2002) präsentiert als Synthese von organischer und Zell-Theorie seine „Neo-cell theory“. Er akzeptiert zwar weiterhin Zellen als Einheit der Morphogenese bei Pflanzen. Das Entwicklungsschicksal jeder Zelle werde jedoch auch von Faktoren kontrolliert, welche auf höherem Niveau die Morphogenese jenes Organs steuern, zu denen die betreffenden Zellen gehören. [Tsukaya 2002, p.33: „Each cell is also controlled by factors that govern the morphogenesis of the organ of which the cells are a part. The relevant factors are assumed to be derived from individual cells or from populations of cells.“]

2 In der englischen Sprache existiert dazu auch das Verb „body planning“, die Herausbildung des Bauplans während der Embryonalentwicklung eines Individuums (Yanagisawa 1998).

3 In der englischen Sprache wird der Begriff „corm“ im Sinne des deutschen Ausdrucks „Kormus“ nicht oder kaum verwendet. Entsprechend gibt es auch kein „corm model“. Stattdessen spricht man von „root-shoot model“ (auf deutsch Wurzel-Spross Modell). Das Klassische Kormus-Modell wird auf englisch classical root-shoot model genannt und als CRS model abgekürzt (Rutishauser 1997). In der englischen Sprache bezeichnet der Begriff „corm“ eine kurze und dicke Sprossachse, die vertikal im Boden steht und nur von dünnen Blattscheiden umhüllt ist (z.B. zu finden bei Crocus und Gladiolus; Mauseth 1991).

## Kontinuumsmodell (FAM Approach) und Klassisches Modell (ClAM Approach) als zwei komplementäre Perspektiven zur Beschreibung und Interpretation des Kormus von Blütenpflanzen und anderen Sprosspflanzen

Die in der Übersicht (Tab. 1) zusammengestellten typischen Merkmale für die Grundorgane Blatt, Sprossachse und Wurzel sind vielen LeserInnen so vertraut, dass sich weitere Erläuterungen scheinbar erübrigen. – Doch was nun, wenn bei gewissen Blütenpflanzen Strukturen auftreten, die man mit guten Gründen als Übergangsformen zwischen den drei Grundorganen betrachten kann? Spätestens dann ist es gut zu realisieren, dass in der Pflanzenmorphologie neben dem klassischen Kormus-Modell auch ein Kontinuumsmodell existiert (vgl. Fig. 1A – 1B):

Im **Klassischen Modell** schliesst man a priori die Existenz von Übergangsformen zwischen den drei Grundorganen aus. Eine pflanzliche Struktur kann also nur Wurzel oder Sprossachse sein, aber nicht gleichzeitig beides. Innerhalb des Sprosses gibt es eine hierarchische Verschachtelung von Strukturkategorien (Fig. 1B): Der Spross besteht aus Blättern, die an Sprossachsen entspringen. Dem Lagekriterium (= dem wichtigsten Homologiekriterium, vgl. Tab. 1) entsprechend wird aus der **Stellung im Gefügesystem** geschlossen, was z.B. Blatt und was Sprossachse ist. Kommen zusätzlich noch Stipeln (Nebenblätter) vor, so werden sie stets als Untereinheit eines ganzen Blattes betrachtet. Haare (Trichome) und andere kleinere, leitgewebefreie Auswüchse (Emergenzen) können Sprossachse und Blätter bedecken. – Das **Kontinuumsmodell** akzeptiert alle Strukturkategorien des klassischen Modells, braucht die Begriffe jedoch im Sinne von Injunktionen, von „fuzzy sets“, die durch Übergänge miteinander verbunden sind oder zumindest sein können. So gibt es, wenn auch selten, Übergangsformen zwischen Wurzel und Spross, Sprossachse und Blatt, Blatt und Stipel (Nebenblatt) und z.T. auch noch solche zwischen Stipel und Haar (vgl. Schnittmengen 1–4 in Fig. 1A)<sup>4</sup>.

### Geschichte der Kormus-Modelle

Beide Modelle haben in der Geschichte der Botanik eine lange Tradition. Sie können unter anderem auf J. W. von Goethe zurückgeführt werden (vgl. Fig. 2). Das Klassische Modell lässt sich vor allem mit einer Reihe prägender Botaniker im deutschen Sprachraum verknüpfen, insbesondere Alexander Braun, Wilhelm Hofmeister, Karl von Goebel und Wilhelm Troll. In der englischen Sprache können die Vertreter dieser Schule als **ClAMmers** apostrophiert werden, weil sie das ClAM (Classical Modell) vorwiegend oder ausschliesslich benutzt haben. Das Kontinuumsmodell dagegen hat seine traditionellen Anhänger eher im französischen und angelsächsischen Sprachraum gefunden. Die wohl zentralste Figur ist die englische Botanikerin und Philosophin **Agnes Arber (1879 – 1960)**, die in Cambridge (England) gelebt und geforscht hat. Das Jahr 2000 war der 50. Jahrestag der Herausgabe von Agnes Arber's Buch „The Natural Philosophy of Plant Form“ (1950). Agnes Arber zu Ehren lässt sich die Schule der Kontinuumsdenker mit dem Begriff „**Fuzzy Arberian Morphology**“ (FAM) kennzeichnen. Zentral für Agnes Arber und ähnlich Denkende ist das **holographische Paradigma**: Das Ganze wird so aus Teilen aufgebaut, dass jeder Teil etwas vom Ganzen in sich trägt. So lässt sich oft aus dem Teil wieder das Ganze rekonstruieren (Kirchoff 2001). Zu den Vertretern dieser Denkrichtung (englisch: **FAMmers**) gehören Botaniker wie Gérard Cusset (1994) mit seiner „morphologie floue“ und Rolf Sattler (1996) mit seinem Kontinuums- und Prozess-Denken<sup>5</sup>. Während bei vielen Sprosspflanzen für morphologi-

4 Im vorliegenden Text werden Beispiele für Übergangsformen (Entwicklungsmosaike) zwischen Blatt und Sprossachse, sowie zwischen Spross und Wurzel vorgestellt. Übergangsformen zwischen Blatt und Stipel bzw. Stipel und Haar (Trichom) gibt es aber auch (Schnittmengen 3 und 4 in Fig. 1A; vgl. Abbildungslegende zu Fig. 1).

5 Das von Sattler (1992, 1994) ebenfalls vorgeschlagene Prozess-Denken bzw. seine Prozess-Morphologie werden hier nicht weiter vorgestellt. Prozess-Morphologie verzichtet in ihrer extremen Form auf die Bezeichnungen für Strukturkategorien. Stattdessen werden Kombinationen von Entwicklungsprozessen (Entwicklungspfaden) so gewählt, dass sie in etwa den Strukturkategorien Blatt, Sprossachse und Wurzel entsprechen.

sche und systematische Fragestellungen der klassische Ansatz (ClAM Approach) genügt, gibt es eine Anzahl von Pflanzengruppen, bei denen sich der Kontinuumsansatz (FAM Approach) als heuristisch wertvoller herausstellt. Drei Fallstudien sollen nun die Bedeutung des Kontinuumsmodells.

### **Kontinuumsmodell (FAM Approach) wird auch von Leuten der EVO-DEVO<sup>6</sup>-Szene ernst genommen**

Es beginnt sich heute abzuzeichnen, dass molekulare EntwicklungsgenetikerInnen und andere ForscherInnen der EVO-DEVO-Szene die Grenzen des klassischen Ansatzes erkannt haben. Deshalb finden sich im historischen Schema (Fig. 2) z.B. die Namen von EVO-DEVO-Forschern wie Julie Hofer, Neelima Sinha und Hirokazu Tsukaya im Übergangsbereich vom klassischen Modell zum Kontinuumsmodell (vgl. Sinha 1999, Hofer et al. 2001, Bharathan et al. 2002, Tsukaya 2002, Fukuda et al. 2003). In einem aktuellen Essay hat der Entwicklungsbiologe Francisco Vergara-Silva (2003) auf die Komplementarität und den heuristischen Wert von klassischem Modell und Kontinuumsmodell für das Verständnis von Entwicklungsprozessen bei Pflanzen aufmerksam gemacht. Eine kritische Würdigung des Kontinuumsansatzes (FAM Approach) und dessen Bedeutung für molekulare Pflanzengenetiker findet sich auch bei Kaplan (2001), Hawkins (2002) und Baum & Donoghue (2002). Die beiden letztgenannten Autoren sprechen von „mixed homology“ („vermengter Homologie“)<sup>7</sup>, wenn Blütenmeristemidentitätsgene (z.B. *LEAFY*) und Blütenidentitätsgene bei der Entwicklung von Infloreszenzen, weiter auch Sprossmeristemidentitätsgene in jungen Fiederblättern exprimiert werden. Dies führt gemäss Baum & Donoghue (2002, p. 64) zu pseudanthienartigen Übergangsformen zwischen Blüten und Infloreszenzen (engl. „inflorescence-flowers“) im ersten Fall, zu Übergangsformen zwischen Blatt und Spross (engl. „mixed shoot-leaf identity“) im zweiten Fall. Die begrifflichen Probleme (z.B. für die Merkmalsdefinition in der Kladistik) beim Auftreten von „mixed homology“ werden von Baum & Donoghue (2002) und Hawkins (2002) diskutiert.

## **2 Fallstudie I: Die endlos wachsenden Fiederblätter der Mahagoni-Gewächse (Meliaceae) *Guarea* und *Chisocheton***

Viele Mahagoni-Gewächse (Fam. Meliaceae) zeichnen sich durch Fiederblätter aus, mit oder ohne Endfieder. Bei Vertretern der Gattungen *Guarea* (Amerika, Afrika) und *Chisocheton* (Südostasien) sind Jugendblätter entweder ungeteilt oder gefiedert mit Endfieder, während Folgeblätter auf eine Endfieder verzichten und scheinbar endlos weiter wachsen<sup>8</sup>. Die in Fig. 3A abgebildete Triebspitze von *Guarea guidonia* zeigt drei in Entwicklung begriffene Fiederblätter. Sie besitzen ein lang anhaltendes Spitzenwachstum, das auf einem Apikalmeristem (LAM = leaf apical meristem) beruht, das vergleichbar ist mit dem Vegetationspunkt am Ende der Sprossachse (SAM = shoot apical meristem). Das Wachstum an den Sprossspitzen und Blattspitzen erfolgt rhythmisch. Immer wenn an der Sprossspitze neue Blätter entstehen, entwickeln sich an den Spitzen der Folgeblätter weitere Fiedern. Vorläufige Resultate des Entwicklungsgenetikers Hirokazu Tsukaya und seinem Forschungsteam (Fukuda et al. 2003) weisen darauf hin, dass bei

6 EVO-DEVO = übliche Abkürzung für evolutionäre Entwicklungsbiologie (evolutionary developmental biology), vgl. Hawkins (2002), Vergara-Silva (2003) und weitere Beiträge im Heft des Journals „Biology and Philosophy“ Vol.18.

7 Nahezu identisch mit „mixed homology“ ist der von Sattler (1986, 1994) favorisierte Begriff „partial homology“ (partielle Homologie).

8 In der englischen Sprache heissen sie „indeterminate leaves“ (Fisher 2002).



Figur 3

Zweige und Laubblätter von *Guarea* und *Chisocheton* (Meliaceae).

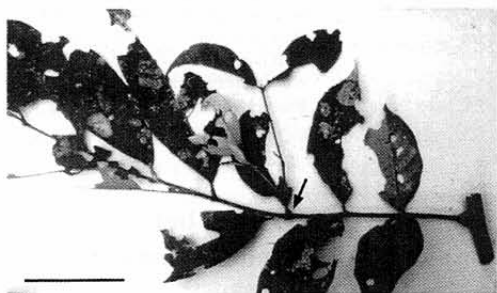


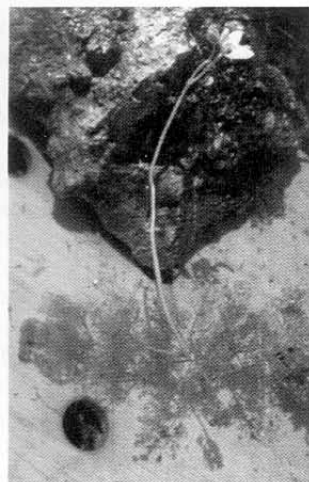
Fig. 3A. Triebsspitze von *Guarea guidonia* mit drei unterschiedlich alten Blättern L1 – L3. Fairchild Tropical Garden Miami (Florida). Masstab = 3 cm.

Fig. 3B. Altes Laubblatt von *Chisocheton tenuis* mit Stängelknoten und epiphyllm Tochtterspross (Pfeil). Foto von J.B. Fisher: Eastern Highlands District (Papua Neuguinea). Masstab = 7 cm.

*Guarea guidonia* in der lange meristematisch bleibenden Blattspitze (LAM) bei derrhythmisch wiederkehrenden Fiederbildung ein SAM spezifisches Gen exprimiert wird<sup>9</sup>. Bei verschiedenen Arten der Gattungen *Guarea* und *Chisocheton* erlischt das Spitzenwachstum nach etwa 10 Jahren, mit Blattlängen von 1 – 2 m. Dabei zeigen Blattspindel und Blattstiel dank Kambium ein sekundäres Dickenwachstum. Bei wenigen Arten (z.B. *Chisocheton tenuis*) bilden sich auch noch epiphyll Blütenstände oder vegetative Tochttersprosse entlang der Blattspindel (vgl. Fig. 3B, Fisher & Rutishauser 1990). Es kommt nun auf die Perspektive und die dabei interessierenden Fragestellungen an, ob die jahrelang weiter wachsenden Fiederblätter von *Guarea* und *Chisocheton* im Sinne des klassischen Modells als Blätter (Fisher 2002) oder als Blatt-Spross-Übergangsformen im Sinne des Kontinuumsmodells betrachtet werden (Sattler & Jeune 1992)<sup>10</sup>.

9 Die Expression identischer Entwicklungssteuerungsgene bei der Blattausgliederung im Sprossvegetationspunkt einerseits, bei der Fiederanlegung in jungen Blattprimordien andererseits findet sich auch bei anderen Dikotylen mit Fiederblättern (vgl. Bharathan et al. 2002 zu KNOX1 homologen Genen; ebenso Hofer et al. 2001 und Busch & Gleissberg 2003 zu FLORICAULA/LEAFY ähnlichen Genen, welche in reproduktiven Sprossmeristemen und ebenso in noch meristematischen Fiederblättern aktiv werden). Eine Zusammenstellung früherer Arbeiten zur Expression von SAM-Identitätsgenen in embryonalen Fiederblättern findet sich in Baum & Donoghue (2002, p. 64).

10 Es sind Entwicklungssteuerungsgene (z.B. YABBY) bekannt, die im Zusammenspiel mit anderen Genen bei *Arabidopsis* epiphyll (ektopische) Sprosse und Blütenstände entlang der adaxialen Spreitenmittellrippe hervorrufen können (vgl. Tsukaya 2002, zu Heterotopie im allgemeinen auch Baum & Donoghue 2002).



*Utricularia purpurea*  
(Lentibulariaceae).

Fig. 4A.  
Untergetauchter Trieb mit aus dem  
Wasser ragendem Blütenstand.  
Everglades (Florida).

Fig. 4B.  
Übersichtsskizze der eingerollten  
Spitze eines 25 cm langen vegetati-  
ven Unterwassertriebs mit quirlig  
gestellten Blättern (ein Blatt durch  
Punktierung hervorgehoben). Die  
Fangblasen stehen am Ende der  
ebenfalls quirlig gestellten Fiedern.  
In jedem zweiten Quirl entwickelt  
sich zusätzlich zu den fünf Blättern  
ein extraaxillärer Seitenspross (mit  
Pfeil markiert). Lac de Lucerne  
(Québec). Massstab = 5 mm.

### 3 Fallstudie II: Schwierigkeiten der Organabgrenzung bei Wasserschläuchen (*Utricularia*) im Vergleich zu den verwandten Fettblättern (*Pinguicula*, Lentibulariaceae)

Die Vertreter der Familie Lentibulariaceae sind alle fähig, kleine Tiere zu fangen und zu verdauen. Während die Fettblätter (Gattung *Pinguicula*, gut 50 spp.) klebrige Blattrosetten mit Wurzeln besitzen (Fig. 5A), haben sich die beiden anderen Gattungen (*Utricularia*, ca. 214 spp. und *Genlisea*, ca. 16 spp.) auf Unterwassertierchen spezialisiert, die mit Saug- bzw. Reusenfallen gefangen werden. Die beiden zuletzt genannten Gattungen scheinen keine Wurzeln auszubilden (Barthlott et al. 2004). Bei vielen Vertretern der Gattung *Utricularia* ist ausserdem eine klare Differenzierung in Blatt und Sprossachse verloren gegangen, was zur Entwicklung sonderbarer Mischorgane (Entwicklungsmosaike) geführt hat. Nützlichkeit und heuristischer Wert des Kontinuumsansatzes, d.h. der Verwendung unscharfer Strukturkategorien („fuzzy sets“), werden deshalb bei der Beschreibung und Interpretation des Pflanzenkörpers zahlreicher *Utricularia* Arten besonders deutlich (Rutishauser & Isler 2001).

#### Unschärfe der Blatt-Spross Abgrenzung<sup>11</sup> bei *Utricularia*

Als Beispiel soll der Sprossaufbau des Purpur-Wasserschlauchs (*U. purpurea*) aus Nord- und Zentralamerika vorgestellt werden (Fig. 4A – 4B; vgl. Rutishauser & Sattler 1985, Rutishauser 1999). Diese Art zeichnet sich durch rosarote Blüten aus, ebenso durch quirlständige Blätter und Saugfallen am Ende der Blattzipfel. *Utricularia purpurea* hat freiflutende Triebe von 20–100 cm Länge und ist diesbezüglich vergleichbar mit den in Europa heimischen Arten *U. australis* und *U. vulgaris*. Bei der Betrachtung der Strichzeichnung einer Triebspitze (Fig. 4B, Länge 5 cm) fallen verzweigte, quirlig stehende Strukturen auf, die am Ende Fangblasen tragen. Doch unklar ist, wo der Stängel in die Blätter übergeht. Im Rahmen des **Klassischen Kormus-Modells** (Fig. 1B) sollte es möglich sein, im Pflanzenkörper von *U. purpurea* eine Grenzlinie zwischen Stängel und Blättern zu ziehen. Eine Möglichkeit, das Blatt gegen den Stängel abzugrenzen, ist in Fig. 4B mit Punktierung hervorgehoben (Interpretation von Troll 1939 und Taylor 1989). So verstanden besteht jedes Blatt (eines davon punktiert) aus einer gestielten



Blattspindel (Rhachis) mit drei Quirlen (Etagen) von Seitenfiedern. Diese haben z.T. ihrerseits quirlig gestellte Untereinheiten (Endzipfel). Die Blätter am Stängel entspringen auch in Etagen. Es handelt sich häufig um fünfzählige Blattquirle. An jedem zweiten Stängelknoten findet sich zusätzlich eine kürzere, noch eingerollte Seitenknospe, die ihrerseits zu einem Spross mit quirlig gestellten Blättern auswachsen kann. Diese Seitenknospe steht nicht in der Achsel eines der Blätter, sondern entspringt extra-axillär zwischen zwei Blättern am Knoten, was einer Verletzung des *Lagekriteriums* als dem wichtigsten Homologiekriterium gleichkommt (vgl. Merkmalsübersicht Tab. 1). Eine andere Interpretation im Rahmen des klassischen Modells präsentierten z.B. Lloyd (1942) und Bathlott et al. (2004). Sie entschieden sich dafür, dass *U. purpurea* gar keine Blätter besitze und diese völlig durch Sprossachsen ersetzt worden seien. Im Sinne des **Kontinuumsmodells** (Rutishauser 1999) werden die „Blätter“ von *U. purpurea* als Übergangsformen (Entwicklungsmosaik) betrachtet, die Eigenschaften typischer Blätter und solche typischer Stängel vereinigen (= Beispiel für Schnittmenge 2 in Fig. 1A). Diese Interpretation deckt sich mit der schon von Agnes Arber (1920) geäußerten Ansicht, dass der Pflanzenkörper der Utricularien in einem Stängel- und Blattnatur offenbare. Wie ein solcher Zustand aus einem Vorfahren mit klar definierten Stängel- und Blattorganen entstehen konnte, bleibt eines der ungelösten phylogenetischen Rätsel. („...that the vegetative body of the Utricularias partakes of both stem and leaf nature. How such a condition can have arisen, historically, from an ancestor possessing well-defined stem and leaf organs, remains one of the unresolved mysteries of phylogeny.“) Richard Jobson & Victor Albert (2002) haben in ihrer neuen molekularen Phylogenie der Gattung *Utricularia* dieses Problem auch noch nicht gelöst. Zaghaft sprachen sie an einem Kongress einmal von „leaf-shoot indistinction“ bei *Utricularia*. Von Albert & Jobson (2001) stammt auch die Aussage „Bladderworts have a relaxed body plan“<sup>12</sup>. In der anschließend herausgebrachten Publikation schreiben Jobson & Albert (2002) pauschal über *Utricularia*: „Most of the plant is leaf.“

### Scheinbarer Wurzelverlust bei *Utricularia*

Nach der gängigen Ansicht im Sinne des klassischen Modells haben die Vertreter der Gattungen *Utricularia* und *Genlisea* ihre Wurzeln verloren, während sie bei der ursprünglicheren Gattung *Pinguicula* noch vorhanden sind. Bei *Pinguicula moranensis* sind die den Blattbasen entspringenden Wurzeln relativ schwach und unverzweigt (Fig. 5A). Sie besitzen auch keine Wurzelhaube (vgl. Rutishauser & Isler 2001, figs. 34 – 36), was einer Verletzung des Homologiekriteriums der „speziellen Qualität“ entspricht (vgl. Fussnote zu Tab.1). Andererseits gibt es epiphytische bis lithophytische Wasserschlauch-Arten, z.B. *Utricularia longifolia* aus Brasilien. Diese Art wird im Botanischen Garten Zürich in einem Hängekorb gezogen (Fig. 5B). Sie besitzt grosse ungeteilte Blätter auf der Korboberseite (nicht im Bild). Aus dem Korbboden stossen senkrecht nach unten wachsende zylindrische Strukturen („Ausläufer“), die exogen kleine Blätter und weitere fädige Untereinheiten mit Fangblasen tragen. Die Blätter an den „Ausläufern“ von *U. longifolia* stehen alle in einer Zeile. Monostichie, d.h. Anordnung aller Blätter entlang einer einzigen Geradzeile (Orthostiche) ist von Sprossachsen typischer Blütenpflanzen wohl nicht bekannt. Als weitere Stellungsbesonderheit tragen die Blätter von *U. longifolia* und anderer *Utricularia*-Arten ihre Tochterrosetten nicht in den typischen „distalen“ Achseln. Diese finden sich in den von der Ausläuferspitze abgewandten Blattachseln (Brugger & Rutishauser 1989). –

12 Relaxed = gelockert, entspannt; sinngemässe Übersetzung „Wasserschläuche haben einen aufgeweichten Bauplan.“ (vgl. Schlusswort dieses Textes)



Figur 5  
Wurzeln bei *Pinguicula moranensis*, wurzelartige „Ausläufer“ bei *Utricularia longifolia* (Lentibulariaceae).



Fig. 5A.  
Seitliche Ansicht einer in der Erde wurzelnden Blattrosette von *P. moranensis*. Unverzweigte Wurzeln entspringen endogen den Blattbasen.

Fig. 5B.  
Senkrecht nach unten wachsende wurzelartige „Ausläufer“ von *U. longifolia* auf der Unterseite eines hängenden Topfes. Den „Ausläufern“ entspringen exogen Blätter (Pfeile) und fädige Auswüchse, die Fangblasen tragen können. Beide Fotos zeigen Pflanzen aus dem Botanischen Garten Zürich.

Im Sinne des **Klassischen Modells** werden die senkrecht nach unten wachsenden „Ausläufer“ als Senksprosse, aber nicht als Wurzeln betrachtet, da Wurzeln als Grundorgane per definitionem nie exogen auswachsende Blätter tragen dürfen (vgl. Merkmalsliste Tab.1). Demgemäss fehlen den Wasserschlächten Wurzeln, während die Fettblätter noch solche aufweisen. – Gemäss **Kontinuumsmodell** können die senkrecht nach unten wachsenden „Ausläufer“ von *U. longifolia* auch als Übergangsformen zwischen typischen Wurzeln und typischen Sprossen betrachtet werden (= Beispiel für Schnittmenge 1 in Fig. 1A). Das Kontinuumsmodell erlaubt die Hypothese, dass die Wurzeln der phylogenetisch ursprünglicheren Fettblätter (gemäss molekularer Phylogenie von Jobson & Albert 2002) bei der „Erfindung“ der neueren Gattungen *Utricularia* und *Genlisea* „gelernt“ haben, exogen Blätter zu bilden. Mit dieser Hypothese sollten sich Entwicklungsgenetiker und andere EVO-DEVO-Leute auseinander setzen, die sich für Homöose, homöotische Mutanten und ektopische Genexpression interessieren. Zumindest ist die anatomische Ähnlichkeit von haubenlosen *Pinguicula moranensis*-Wurzeln<sup>13</sup> und *Utricularia*-„Ausläufern“ verblüffend (vgl. Schnittbilder in Rutishauser & Isler 2001, figs. 10–11, 31–36). Ohne sich auf Lentibulariaceen zu beziehen, sprachen Friedman et al. (2004) in einem Review von der möglichen Homologie genetischer Programme, die einerseits die Wurzelentwicklung und andererseits die Sprossentwicklung steuern.

13 Es ist noch abzuklären, welchen anderen *Pinguicula*-Arten die Wurzelhaube (Kalyptra) auch fehlt; zumindest bei *P. longiaris* besitzen die Wurzelspitzen eine Haube.



Figur 6  
Wachstum und Entwicklung bei Blüentangen  
(Podostemaceae).

Fig. 6A  
Grüne, fädige Wurzeln von *Podostemum ceratophyllum* überziehen einen aus dem Fluss gezogenen Stein. Den Wurzeln entspringen endogen und oft paarweise (Pfeil) beblätterte Sprosschen. Eno River (North Carolina).  
Massstab = 15 mm.

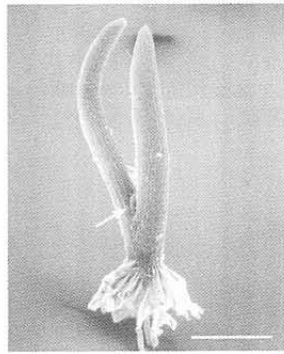


Fig. 6B  
Keimling von *Marathrum* sp. mit zwei Kotyledonen, einem rudimentär bleibenden Sprosspol (Plumula, Pfeil) und einem Schopf von Hafthaaren, die am Hypokotylende dem verkümmerten Wurzelpol entspringen. Ex situ Kultur im Botanischen Garten Zürich mit Saatgut aus Mexiko. Massstab = 200 µm.

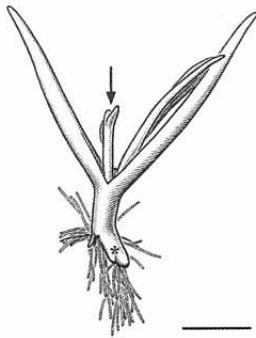


Fig. 6C  
Keimling von *Rhyncholacis* sp. aus Venezuela. Kopie aus Grubert (1976). Das Wachstum am Sprosspol (Pfeil) versiegt nach wenigen Blättchen. Der Keimling bildet seitlich am Hypokotyl (Wurzelpol) einen exogenen Auswuchs (Stern), der zur ersten kriechenden Wurzel wird. Massstab = 500 µm.

#### 4 Fallstudie III: Die bizarre Formenvielfalt der Blüentange (Podostemaceae)

##### Podostemaceen als Spezialisten in Stromschnellen und Wasserfällen

Podostemaceen (50 Gattungen, 270 Arten) sind weitere abweichend gebaute Blütenpflanzen („misfits“). Gemäss molekularer Phylogenien (APG 2003, Gustafsson et al. 2002) werden sie innerhalb der Eudikotylen zur Ordnung Malpighiales in die Nähe der Johanniskrautgewächse (Clusiaceae – Unterfam. Hypericoideae) gestellt. Die meisten Podostemaceen leben in Wasserfällen und Stromschnellen der Tropen und Subtropen, festgeklebt auf felsigem Substrat. Der deutsche Name „Blüentange“ besagt, dass es sich bei den Podostemaceen um Pflanzen handelt, die wie Tange (Braunalgen) aussehen können, obwohl sie Blüten besitzen. Den grössten Teil des Jahres leben die Blüentange im turbulenten Wasser und bilden dabei bizarre Pflanzenformen, die kaum in einem Biologie-Lehrbuch zu finden sind (Ausnahme: Bell 1991, 1994). Bei sinkendem Wasserstand am Ende der Regenzeit tauchen die Blüentange aus den Fluten auf. In kurzer Zeit entstehen millimetergrosse Blüten, die nach wenigen Tagen schon zu Fruchtkapseln heranreifen. Trocknet der Fluss oder Wasserfall weiter aus, so sterben die meisten Blüentange ab. Nach der Trockenzeit beginnt mit der neuen Regenperiode das Leben der Blüentange wieder. Die winzigen Samen kleben sich bei Benetzung so fest an die Felsen an, dass sie nicht mehr fortgespült werden. Die auskeimenden Jungpflanzen zeigen mit ihren beiden Keimblättern an, dass es sich um Dikotylen handelt (Fig. 6B). Eine Primärwurzel entwickelt sich jedoch nicht; die Anheftung an den Fels übernehmen Hafthaare, die am unteren Hypokotylende entspringen. Auch der Sprosspol verkümmert bei den meisten Podostemaceen früh. Zwischen den beiden Keimblättern bilden sich meist nur wenige Blättchen. Das Hauptwachstum am Keimling erfolgt fortan seitlich am Hypoko-

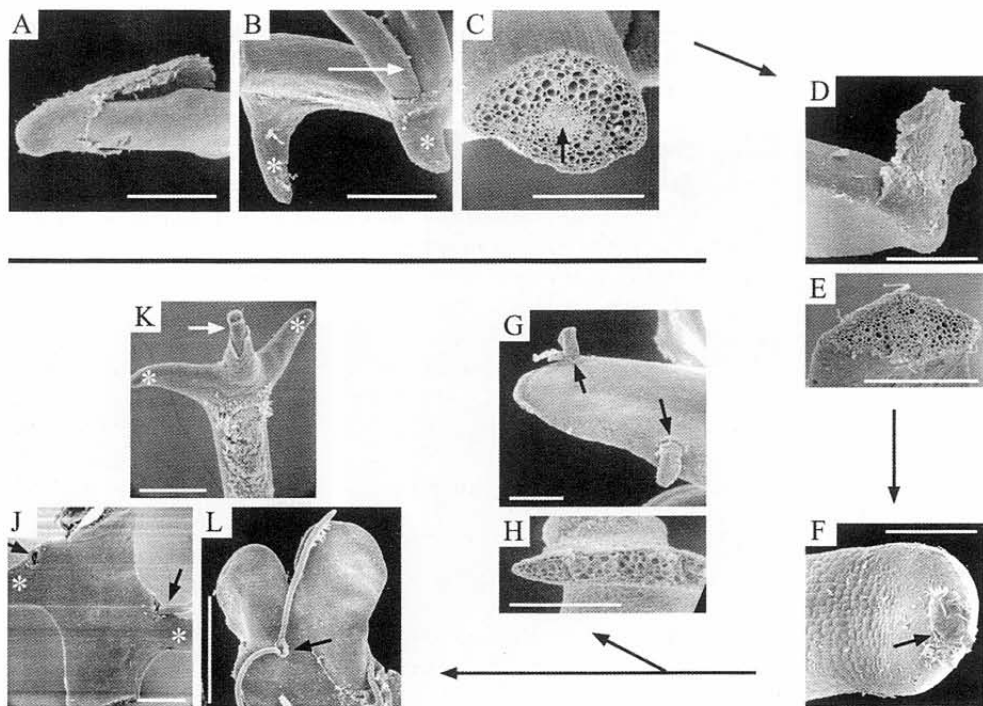
tyl (Fig. 6C; Mohan Ram & Sehgal 2001, Sehgal et al. 2002, Suzuki et al. 2002). Mit einem fädigen oder bandförmigen Auswuchs vergrössert die Jungpflanze die am Fels haftende Oberfläche und damit die Chance, nicht mehr von den tosenden Wassermassen weggerissen zu werden. In Anpassung an die hohe Fließgeschwindigkeit des Wassers bildet die Jungpflanze Kriechorgane aus, die sich an den Fels anschmiegen und mit einem ausgeschiedenen Leim und/oder einem Bakterien-Biofilm daran haften bleiben (Jäger-Zürn & Grubert 2000).

### Beispiel *Podostemum ceratophyllum* (Unterfam. Podostemoideae)

Eine der ursprünglicheren Podostemaceen (gemäss molekularer Phylogenie von Kita & Kato 2001 und Moline 2001) ist *Podostemum ceratophyllum*, die als Ausnahme auch extratropisch im östlichen Nordamerika vorkommt. Sie gehört zur Unterfamilie der Podostemoideae, zu welcher die meisten Vertreter der Familie gestellt werden. Mit annähernd zylindrischen, d.h. nur wenig abgeflachten grünen „Wurzeln“ haften sich die Pflanzen auf grossen wasserumspülten Steinen fest (Fig. 6A, 7C). Neben Hafthaaren produziert die „Wurzel“ exogen auswachsende Haftfinger, die sich zusätzlich der Gesteinsoberfläche anschmiegen (Fig. 7B). Für die Wurzelnatur der bis 2 mm dicken „Wurzeln“ von *P. ceratophyllum* spricht das Vorhandensein einer Haube, die auf der dem Fels abgewandten Seite verlängert ist (Fig. 7A). Für deren Wurzelnatur spricht auch das endogene Hervorbrechen von beblätterten Sprösschen (Fig. 7B). Oft geschieht dies an derselben Stelle, wo seitlich aus der „Wurzel“ exogen auch ein Haftfinger auswächst (Rutishauser et al. 2004).

### Extreme Abwandlung der Wurzeln bei Blütentangen, insbesondere bei Vertretern der Unterfamilie Podostemoideae in Asien und Australien

Gemäss der molekularen Kladogramme (Kita & Kato 2001, Thiv et al., in Vorbereitung) lassen sich die asiatisch-australischen und afrikanischen Podostemoideae von amerikanischen Vertretern ableiten. Diese Leserichtung liegt auch dem morphologischen Ableitungsschema für die „Wurzeln“ der asiatisch-australischen Formen zugrunde (Fig. 7A – 7L). Diesen „Wurzeln“ gemeinsam ist das Vorkommen von Chlorophyll und das Auftreten von Hafthaaren auf der Unterseite, die dem Fels aufliegt. Von nahezu typischen „Wurzeln“, wie sie bei *P. ceratophyllum* (Fig. 7A – 7C) vorkommen, gelangt man zu stärker abgeflachten, bandartigen „Wurzeln“ mit einer stark asymmetrischen „Wurzelhaube“ (Fig. 7A – 7B, z.B. *Cladopus* aus SüdJapan bis Nordostaustralien; Rutishauser & Pfeifer 2002, Koi & Kato 2003). In einem weiteren Ableitungsschritt geht die Wurzelhaube nahezu verloren (Fig. 7F, z.B. bei *Farmeria* aus Südindien). Eine noch stärkere Abflachung der grünen „Wurzeln“ führt zu gabelig verzweigten, mit einer Fuss Scheibe festhaftenden Bändern (Länge bis 30 cm), die an Tange (Braunalgen) der Gattung *Fucus* erinnern. Dies ist der Fall bei Vertretern der indischen Gattung *Polypleurum* (Fig. 7G – 7H), bei der unscheinbare beblätterte Sprösschen in Randnähe aus der „Bandwurzel“ hervorbrechen, also aus endogenen Knospen hervorgehen. Die Ableitungsreihe führt schliesslich zu völlig abgeflachten Formen, die wie Krusten- oder Blattflechten aussehen. Es handelt sich dabei um die „Flachwurzeln“, wie sie z.B. bei den asiatischen Gattungen *Hydrobryum* und *Zeylanidium* (Fig. 7J – 7L) auftreten. *Hydrobryum japonicum* (Fig. 7L) und *Zeylanidium olivaceum* bilden olivgrüne, dem Fels anhaftende, gelappte Fladen (10–30 cm breit), denen die endogenen Sprösschen auf der ganzen Oberseite entspringen (Ota et al. 2001, Jäger-Zürn 2003). Die „Flachwurzeln“ von *Zeylanidium libenoides*, dessen Artname auf die Ähnlichkeit mit Flechten (= Lichenes) hinweist, sind etwa 5 mm breite Bänder (Fig. 7J), die sich regelmässig im Zickzackmuster nach links und rechts verzweigen, und zwar exogen, was für Wurzeln gemäss dem klassischen Modell schon sehr aussergewöhnlich ist (vgl. Merkmalsliste Tab.1). Ein ähnliches exogenes Verzweigungsmuster zeigt sich auch bei den schmal-bandförmigen, unterseits mit Hafthaaren versehenen „Wurzeln“ von *Zeylanidium subulatum* (Fig. 7K). Hier erfolgt die Verzweigung annähernd dichotom (Ypsilon-förmig), indem die „Hauptwurzel“ die Führung an zwei



Figur 7  
Ableitungsreihe der Wurzeln bei Blütentangen (Podostemaceae), insbesondere bei Vertretern der Unterfamilie Podostemoideae.

Fig. 7A – 7C. Fädige, nur wenig abgeflachte Wurzeln von *Podostemum ceratophyllum* (Nordamerika).

7A. Wurzelspitze mit asymmetrischer Haube.

7B. Seitliche Ansicht eines Wurzelstücks mit zwei exogenen Haftfingern (Sterne) und einem endogenen beblätterten Sprösschen (Pfeil).

7C. Leicht abgeflachte Wurzel im Querschnitt, mit zentralem Leitgewebe (Pfeil).

Fig. 7D – 7E. Bandförmige Wurzel von *Cladopus queenslandicus* (syn. *Torrenticola queenslandica*, Nordost-Australien).

7D. Wurzelspitze mit schuppenförmiger Haube. Massstab = 200  $\mu$ m.

7E. Wurzel im Querschnitt.

7F. Bandförmige Wurzel von *Farmeria metzgerioides* (Südindien) mit rudimentärer Haube (Pfeil). Massstab = 200  $\mu$ m.

Fig. 7G – 7H. Völlig flache Bandwurzel von *Polypleurum stylosum* (Südindien).

7G. Haubenloser Wurzellappen von oben gesehen, mit zwei endogenen Sprösschen (Pfeile).

7H. Querschnitt durch Wurzellappen.

Fig. 7J – 7L. Exogen gelappte und verzweigte, haubenlose Flachwurzeln von *Zeylanidium* und *Hydrobryum*.

7J. Aufsicht auf Flachwurzel von *Z. lichenoides* (Südindien) mit exogenen Seitenlappen (Sternchen) und endogen hervorbrechenden Sprösschen (Pfeile).

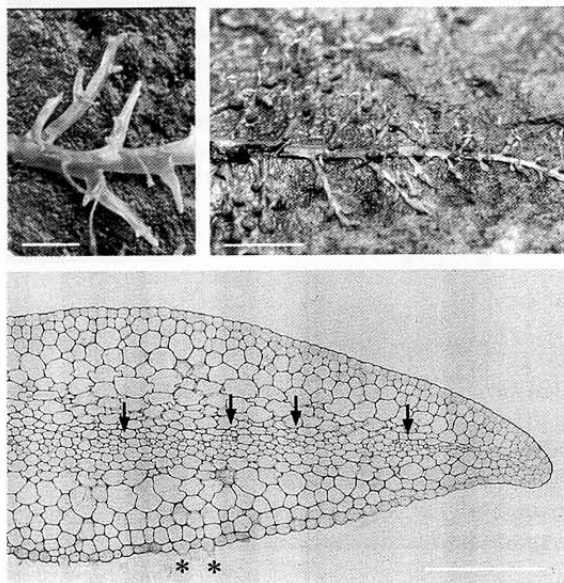
7K. Schmale Bandwurzel von *Z. subulatum* (Südindien) mit zwei exogenen subapikalen Tochterwurzeln (Sternchen) und endogen hervorbrechendem Sprösschen in apikaler Position (Pfeil). Die Wurzel-Unterseite trägt Hafthaare.

7L. Aufsicht auf krustig verbreiterte, gelappte Wurzel von *Hydrobryum floribundum* (Südjapan). Endogene Sprösschen (Pfeil) entspringen der Wurzeloberseite.

Alle Massstäbe (ausser D und F) = 500  $\mu$ m. Herkunftsangaben zu den Pflanzen in Rutishauser (1997).

gabelig auswachsende „Tochterwurzeln“ abtritt und im Einschnitt ein endogen hervorbrechendes Sprösschen sichtbar wird (Hiyama et al. 2002). – Eine ähnliche Vielfalt an Wurzelformen wie bei den asiatisch-australischen Podostemoideae findet sich übrigens auch in Afrika. Nur sind diese Blütentange generell schlecht erforscht. *Ledermanniella bowlingii*, ein Endemit aus Ghana, liefert ein

Beispiel für bandförmige Wurzeln mit exogener Seitenlappenbildung (Fig. 8A–8C). Beblätterte Wurzelsprosse und später auch viele Blüten entspringen den Winkeln zwischen bandförmiger „Mutterwurzel“ und den ebenfalls bandförmigen „Seitenwurzeln“ (Ameka et al. 2003).



Figur 8

Bandwurzeln von *Ledermanniella bowlingii* (Podostemaceae – Podostemoideae) aus Südost-Ghana.

8A.

Exogen verzweigte Bandwurzel mit Seitenlappen. Massstab = 1 cm.

8B

Verzweigte Bandwurzel auf feuchtem Fels knapp über Wasseroberfläche, mit einblütigen wurzelbürtigen Kurzsprösschen. Massstab = 2 cm.

8C

Querschnitt durch Bandwurzel mit wenig differenziertem, kleinzelligem Leitgewebebereich (Pfeile) und einzelnen Zellen (Sternchen) der unteren Epidermis, die zu Hafthaaren ausgewachsen sind. Massstab = 200 µm. Angaben zu Fundstelle und Schnittmethoden in Ameka et al. (2003).

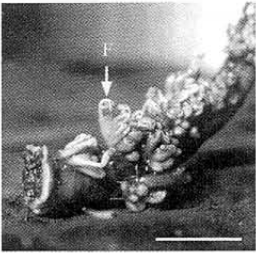
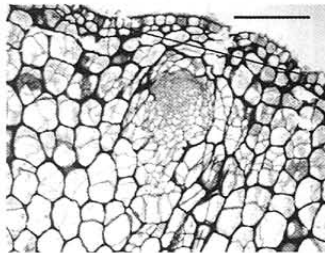
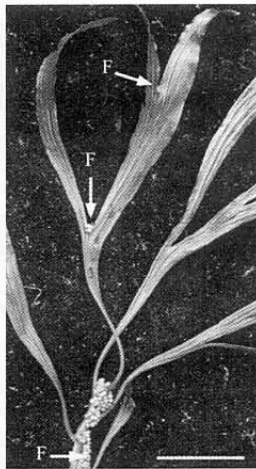
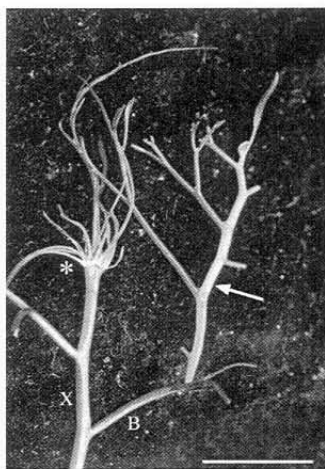
### Besitzen Blütentange überhaupt Wurzeln?

Blütentange ahmen Algen, Moose und Flechten nach. Gewisse BotanikerInnen streiten sich noch heute darüber, ob es sich bei den oben (Fig. 7D – 7L) beschriebenen grünen Bändern und Krusten wirklich um umgewandelte Wurzeln handelt. Verschiedene Forscher (z.B. Mohan Ram & Sehgal 2001, Ota et al. 2001, Sehgal et al. 2002) haben eine einfache Lösung für dieses morphologische Problem gefunden. Sie verzichten auf den Begriff „Wurzel“ und brauchen stattdessen den neutralen Begriff „Thallus“<sup>14</sup>, wie man ihn auch bei den Algen, Moosen und Pilzen braucht. Damit wird aber nur klargemacht, dass es sich bei den auf dem Fels liegenden Strukturen der Blütentange nicht um Wurzeln im engeren Sinne handeln kann<sup>15</sup>. Vertreter des Klassischen Modells (z.B. Wilhelm Troll 1939, Rutishauser 1997, Jäger-Zürn 2003) brauchen für die Bänder und Krusten der Podostemaceen durchaus den Begriff Wurzel, gelegentlich sogar mit der Zusatzbezeichnung Wurzelthallus. Benutzt man das Zwischenformenkriterium (vgl. Merkmalsliste Tab. 1), so kann man argumentieren, dass die grünen Bänder und Krusten (Fig. 7D – 7L) mit Wurzeln homolog gesetzt werden dürfen, lassen sie sich doch durch eine Reihe von Übergangsformen von typischeren Wurzeln (Fig. 7A – 7C) ableiten. – So betrachtet versagt bei den Podostemaceen das klassische Modell nicht (Fig. 1B). Man muss dem Grundorgan Wurzel nur erlauben, grün zu werden und alle erdenklichen Fantasieformen anzunehmen. Dass auch exogene Wurzelverzweigung auftritt (Fig. 7J

14 Der Begriff „Thallus“ (griech. thálos, was Zweig, Laub bedeutet) kann nur negativ erklärt werden. Thallus bezeichnet jeden vielzelligen Pflanzenkörper (auch Pilzkörper), der nicht die typische Gliederung eines Kormus aufweist, also nicht in Wurzel, Sprossachse und Blatt gegliedert ist (Wagenitz 1996/2003).

15 Ota et al. (2001) kommen jedoch bei *Hydrobryum* (vgl. Fig. 7L) zum Schluss: „The thalli, though remarkably different from typical roots of other angiosperms, might be extremely transformed roots.“ („Die Thalli, obwohl deutlich verschieden von typischen Wurzeln anderer Podostemaceen, könnten extrem abgewandelte Wurzeln darstellen.“)

–7L, 8A – 8C), sollte uns dabei nicht mehr stören. – Übrigens gibt es bei afrikanischen und asiatischen Podostemaceen auch „Sprossachsen“, die sich endogen verzweigen, d.h. aus dem Inneren heraus Seitentriebe und Blüten produzieren, z.B. beim Kamerun-Blütentang *Ledermanniella letouzeyi* (Fig. 9B – 9D) und beim südindischen Vertreter *Indotristicha ramosissima* (Rutishauser & Huber 1991; Rutishauser et al., in Vorbereitung). Auch in diesen Fällen werden die in der Merkmalsliste (Tab.1) erwähnten Kriterien verletzt. Viele Blütentange sind auch extrem regenerationsfreudig. In Fig. 9A abgebildet ist zum Beispiel ein abgerissener Spross des ghanesischen Blütentangs *Ledermanniella bowlingii*. Das verletzte Stängelende trägt einen Schopf regenerierter Tochttersprosschen. An einem der Blätter findet sich epiphyll ein neuer beblätterter Spross.



Figur 9

Weitere morphologische Besonderheiten bei zwei *Ledermanniella* spp. aus dem tropischen Afrika.

#### 9A.

Beblätterter Stängel (X) von *L. bowlingii* (Südost-Ghana). Das eine Blatt (B) hat die oberen Teile verloren und trägt einen epiphyllen Spross (Pfeil). Am Ende des Hauptstängels entspringen zahlreiche weitere regenerierte Sprosschen (Sternchen). Massstab = 2 cm. Fig.

#### 9B – 9D

*Ledermanniella letouzeyi* (Südwest-Kamerun) mit kurzem Stängel, Blättern und zahlreichen Blüten.

9B. Laubblätter sind über 30 cm lang, gabelig verzweigt und bandförmig verbreitert; sie entspringen einem kurzen Stängel. Viele Blüten (F) entspringen dem Stängel, vereinzelte Blüten auch den Blattgabeln. Massstab = 6 cm.

9C. Abgerissener Fuss eines Stängels mit Blüten, die vorwiegend entlang eines Sektors entspringen. Einzelne Blüten (F) beginnen sich nach Aufbrechen der schützenden Spathella zu entfalten. Massstab = 1 cm.

9D. Peripherer Bereich aus Stängelquerschnitt, mit endogen angelegter Blütenkurztriebknospe. Massstab = 2 mm.

### Braucht es das Kontinuumsmodell für ein besseres morphologisches Verständnis der Blütentange (Podostemaceen)?

In den beiden ersten Fallstudien (I, II) wurden Übergangsformen (Entwicklungsmosaik) zwischen Blatt und Spross bzw. zwischen Spross und Wurzel vorgestellt. Gibt es ähnliche Fälle einer Merkmalsvermischung der Strukturkategorien „Blatt“, „Sprossachse“ und „Wurzel“ auch bei Blütentangen? Für die oben beschriebenen Bau- und Entwicklungsmuster der Podostemaceen genügten die Begriffe (Strukturkategorien) des Klassischen Kormus-Modells. Bei Blütentangen lassen sich also mit etwas gutem Willen drei Strukturkategorien (Organtypen) unterscheiden, die der Einfachheit halber „Blatt“, „Sprossachse“ und „Wurzel“ genannt werden können. Jede dieser Strukturkategorien ist bei den Blütentangen aber extrem polymorph (Rutishauser 1997). Dass verschiedene BotanikerInnen bei Podostemaceen den Wurzel-Begriff nicht brauchen und stattdessen von Thallus sprechen (vgl. Sehgal et al. 2002), deutet aber darauf hin, dass bei dieser Familie

die Strukturkategorie „Wurzel“ extrem weit definiert werden muss oder im Sinne von Injunktion (fuzzy set) gebraucht werden sollte. Im Rahmen des Klassischen Modells spricht eigentlich nur das Zwischenformenkriterium (vgl. Ableitungsreihe Fig. 7A – 7L) für eine Homologie mit dem Organ, das man bei typischen Blütenpflanzen als Wurzel bezeichnet. Im Rahmen des Kontinuumsmodells (FAM) hingegen kombinieren die völlig abgeflachten, exogen verzweigten und grünen Podostemaceen-Wurzeln Baumerkmale von Blättern und Stängeln (vgl. Tab.1). Das Kontinuumsmodell wurde schon bei anderen Podostemaceen angewendet, die zur Bildung von Übergangsformen zwischen Blättern und Sprossachsen neigen. So kombinieren die photosynthetisch aktiven, moosprösschenartigen Auswüchse („Ramuli“) von *Tristicha* und Co. (Unterfamilie Tristichoideae)

Grundorgane Unterscheidungskriterien	Blatt (allgemein: Phyllo)	Sprossachse, Stängel, inkl. Stamm und Rhizom (allg.: Kaulom)	Wurzel
Hauptfunktion	Photosynthese + Transpiration	Traggerüst für Blätter, Blüten, Früchte	Verankerung + Nähr- stoffaufnahme
Wachstumsdauer (relativ)	Begrenzt: Wochen bis einige Monate	oft nahezu unbegrenzt, mehrere Monate bis Jahre	
Verteilung der primären Meristeme	oft mit Randmeri- stem, auch bei Fieder- blättern	mit terminalem Vegeta- tionspunkt (ohne Haube)	mit terminalem Vege- tionspunkt (mit Wur- zelhaube)
Symmetrie + Querschnitt- form	oft dorsiventral, flach	meist radiärsymmetrisch, rund	
Primäre Leitgewebevertei- lung (Xylem, Phloem)	± in einer Ebene, oft mit kollateralen Leit- bündeln (koLB)	oft koLB zerstreut (Mo- nok.) oder als Ring (Dik./ Konif.): Xylem innen, Phloem aussen	Xylem und Phloem in alter- nierenden Sektoren
Sekundäres Dickenwachs- tum	meist fehlend	bei Dikotylen und Koniferen mit Kambium, bei Monoko- tylen meist fehlend	
Anlegungsort = Lage im Gefügesystem des Kormus: <b>Lagekriteri- um</b> als wichtigstes <b>Homo- logiekriterium</b> <sup>16</sup>	exogen, seitlich an Sprossvegetations- punkt, oft als Trag- blatt mit Achseltrieb	exogen, aus Blattachsel entlang Mutterachse (axilläre Verzweigung bei farnartigen Gewäch- sen meist fehlend)	endogen, d.h. Durchbre- chung der Rindenschichten für die Bildung von Seiten- wurzeln und Wurzelspros- sen

Tabelle 1: Typische Baumerkmale der drei Grundorgane von Blütenpflanzen

Merkmale typischer Blätter und Sprossachsen (Rutishauser 1995, Kato et al. 2003). Zumindest hier ist das Kontinuumsmodell als heuristische Hilfe durchaus nützlich. Es sieht so aus, als ob („as if“) auch bei der Entstehung von blattartigen Auswüchsen von *Tristicha* und Co. Teile der Entwicklungsprogramme „Blatt“ und „Sprossachse“ neu zusammengewürfelt worden wären. Gewisse Blütentange haben aber auch Strukturen „erfunden“, die von anderen Blütenpflanzen (Sprosspflanzen) gar nicht bekannt sind. Dazu gehören die Doppelscheidenblätter, die früher auch dithekische Blätter genannt worden sind. Besonders amerikanische Vertreter (z.B. Arten der Gattungen *Apinagia*, *Marathrum* und *Mourera*) besitzen neben normalen Laubblättern mit einer basalen Scheide und einer Achselknospe auch Doppelscheidenblätter, die an der Basis und zueinander opponiert zwei Scheiden mit je einer Achselknospe tragen. Solche Doppelscheidenblätter können auch in terminaler Position am Sprossende auftreten, was zu Verzweigungsmustern (also neuen Bauplä-

16 Zwei weitere Homologiekriterien werden in der Pflanzenmorphologie üblicherweise auch noch angewendet: (2) Zwischenformenkriterium, wenn zwischen Struktur (Form) A und Struktur (Form) B Übergänge (= Zwischenformen, Entwicklungsmosaik) beobachtet werden können; (3) Kriterium der speziellen Qualität, bei dem gemeinsame Besonderheiten von Struktur A und Struktur B wichtig genommen werden (Wagenitz 2003).



nen) führt, die anderen Blütenpflanzen fehlen (Rutishauser & Grubert 1999, 2000, Rutishauser et al. 1999, 2004).

### Blütentange als Beispiel für „patio ludens“ Evolution?

Molekulare Daten legen nahe, dass die ersten Blütentange aus mit Johanniskraut (*Hypericum*) verwandten Blütenpflanzen (Clusiaceae) hervorgegangen sind. Möglicherweise haben wenige Mutationschritte dazu geführt, dass bei vielen Podostemaceen insbesondere das Entwicklungsprogramm für Wurzeln „entkanalisiert“<sup>17</sup> wurde (vgl. Kato et al. 2003; weiter auch Bateman & DiMichele 2002). Wichtig für das Überleben war lediglich, dass in allen Entwicklungsstadien die Pflanzen fest auf dem Fels verankert waren. Abgesehen von der Gefahr des Fortgerissenwerdens lagen und liegen in Stromschnellen und Wasserfällen möglicherweise keine grossen Selektions- oder Konkurrenzdrücke vor. Für den niederländischen Botaniker van Steenis (1981) zumindest sind die Blütentange ein Hinweis für die Gültigkeit seiner Theorie vom „patio ludens“ der Pflanzenevolution. Nach van Steenis lässt sich die überbordende Formenvielfalt bei Pflanzen nicht immer nur durch Auslese („survival of the fittest“) erklären. Besonders bei Pflanzen im tropischen Regenwald und eben auch bei den auf tropische Wasserfälle und Stromschnellen beschränkten Blütentangen gibt es wohl so etwas wie einen spielerischen Freiraum („patio ludens“), der jenseits von Selektion und Konkurrenz eine Vielfalt pflanzlicher Formen und Gestalten hervorgezaubert hat. Ähnliche Ideen äusserte bereits auch Willis (1915).

## 5 Schlusswort

Wozu Blütentange, Wasserschläuche und andere abweichend gebaute Blütenpflanzen erforschen?

Sicher ist Neugierde mit im Spiel: Wie bringen es Blütenpflanzen fertig, so völlig anders auszusehen, und dabei sogar Algen, Moose und Flechten nachzuahmen? Bei typischen Blütenpflanzen ist meistens alles wohlgeordnet und die gegenseitige Stellung von Blatt, Stängel und Wurzel klar definiert (gemäss Tab. 1). Demgegenüber sind Blütentange und Wasserschläuche als „ausgeflipte“ Blütenpflanzen zu betrachten, die spielerisch viele der in Tab. 1 aufgeführten Regeln missachten. Adrian Bell, der Autor des Morphologie-Lehrbuchs „Plant Form“ (1991), nannte diese Pflanzen „morphological misfits“. In der deutschen Übersetzung (1994) heissen sie bescheidener „Pflanzen mit abweichendem Bau“. Diese Pflanzen nähern sich – auf spielerische Weise – dem Chaos. Altbewährte Muster werden aufgegeben, neue geboren. EntwicklungsgenetikerInnen und andere EVO-DEVO-ForscherInnen im englischen Sprachraum nennen diesen Prozess „decanalization of body plans“<sup>18</sup> (Hay & Maberley 1994) und das Resultat davon „deconstrained body plan“<sup>19</sup> (Gerhart & Kirschner 1997). Der partielle Verlust des Kormus lässt sich gelegentlich auch als Rücknahme (Retention) von Differenzierung verstehen, einem gemäss Wolfgang Schad (2000, p.185) „häufigen Modus der Makroevolution“. Diese Retention oder Aufweichung von Sprosspflanzen-Bauplänen kann primär durch homöotische Mutationen bedingt sein, im Rahmen der Reaktionsnorm (phänotypischen Plastizität) aber auf gewisse Entwicklungsphasen beschränkt sein oder erst bei geeigneten Umweltbedingungen manifest werden. Ein Beispiel: Bei den Wasserschläuchen (*Utricularia* spp.) erscheint

17 Entkanalisiert = direkte Übersetzung des englischen Ausdrucks „decanalized“ (Hay & Maberley 1994).

18 Direkte Übersetzung „Entkanalisierung von Bauplänen“; vielleicht besser zu übersetzen mit „Aufweichung von Bauplänen“.

19 Direkte Übersetzung „Von Zwängen befreite Baupläne“ oder „aus geordneten Bahnen geworfene Baupläne“, vielleicht kürzer zu übersetzen mit „aufgeweichten Bauplänen“. Gerhart & Kirschner (1997) brauchen für das Gegenteil, nämlich für die Rückkehr des Bauplans in geordnete Bahnen den von C. Waddington geprägten Begriff „Homeorhesis“.

die Aufweichung des Bauplanes nur während der vegetativen Entwicklungsphase. Bei der Bildung der Blütenstände „erinnern“ sie sich nämlich wieder, was gemäss Tabelle 1 axilläre Sprossverzweigung bedeutet und wie man unter Einhaltung von Fibonacciwinkeln spiralförmige Muster baut. Auch im Blütenbau verhalten sich die Wasserschlüuche wie die übrigen Lentibulariaceae durchaus „konventionell“, so wie wir es von Vertretern der Asteriden, insbesondere der Ordnung Lamiales erwarten dürfen (Brugger & Rutishauser 1989, Sattler & Rutishauser 1990, Jobson & Albert 2002, APG 2003). – Für die Taxonomie der Blütenpflanzen genügt das Klassische Kormusmodell (ClAM Approach) meistens schon; in der vergleichenden Morphologie und der Entwicklungsgenetik der Blütenpflanzen ist hingegen das Kontinuumsmodell (FAM Approach) eine notwendige, weil Horizont erweiternde Ergänzung. Das dabei zentrale „holographische Paradigma“ bedeutet, in die Sprache der Entwicklungsbiologie übersetzt, eine zeitliche und/oder räumliche Ineinanderschachtelung und Überlappung von sich wenigstens partiell wiederholenden Entwicklungspfaden (vgl. Vergara-Silva 2003). Die Erforschung der für „Bauplanabweichung“ und Heterotopie<sup>20</sup> nötigen Steuerfaktoren (Entwicklungsgene, hormonellen Interaktionen, ...) ist die Aufgabe der molekularen Entwicklungsbiologie. Versteht man einmal die Entwicklung der hier vorgestellten morphologischen Misfits besser, so werden auch die wohlgeordneten Baupläne typischer Blütenpflanzen eher begreifbar. Die Zusammenarbeit von molekular orientierten EVO-DEVO-Leuten und traditionell arbeitenden vergleichenden Morphologen hat bereits begonnen (Sattler & Rutishauser 1997, Baum & Donoghue 2002, Bharathan et al. 2002, Busch & Gleissberg 2003). Dabei gilt es den Hinweis von Wirz (2000, p. 323) zu beherzigen: „Gene sind keine Ursachen, weder für die Entwicklungsprozesse noch für die biologische Gestalt. Sie werden vielmehr vom Organismus als Bedingungen während der Gestaltbildung aufgerufen und integriert.“

## 6 Dank

Evelin Pfeifer (Zürich) danke ich herzlich für das Zusammenstellen der Abbildungstabellen und für textliche Korrekturen. Den TeilnehmerInnen des Kurses „Bau und Entwicklung der Samenpflanzen“ (WS 03/04) am Institut für Syst. Botanik der Universität Zürich danke ich für kritische Kommentare zu einer vorläufigen Version des Manuskripts. Urs Jauch (Zürich) sei herzlich für Arbeiten am Rasterelektronenmikroskop gedankt. Gabriel Ameka (Legon) und Jean-Paul Ghogue (Yaoundé) waren bei Sammelreisen in Ghana und Kamerun (Oktober 2002) ausgezeichnete Führer. Für die Teilfinanzierung dieser und früherer Forschungsreisen (Südin-dien 1989; Süd-japan 1993) bin ich der G. und A. Claraz Schenkung zu Dank verpflichtet. Dieser wissenschaftliche Vortrag fasst Resultate zusammen, die im Rahmen eines vom Schweizerischen Nationalfonds finanzierten Forschungsprojekts entstanden sind (Projekt No. 3100-63748).

---

20 Baum & Donoghue (2002, p. 59) erachten auch Heterotopie (Positionsänderung beim Auftreten eines Entwicklungsprogramms) als wichtigen Prozess bei der morphologischen Evolution der Pflanzen. Verwandt damit ist das von Baum & Donoghue ebenfalls diskutierte Konzept der homologen Funktionsübertragung („homologous transference of function“).

## 7 Literatur

- Albert VA, Jobson RW. 2001. Relaxed structural constraints in *Utricularia* (Lentibulariaceae): a possible basis in one or few genes regulating polar auxin transport. [Abstract, AIBS Meeting Albuquerque, New Mexico, August 2001]
- Ameika KG, Clerk CG, Pfeifer E, Rutishauser R. 2003. Developmental morphology of *Ledermannia bowlingii* (Podostemaceae) from Ghana. *Plant Syst. Evol.* 237: 165–183.
- APG = The Angiosperm Phylogeny Group (27 authors) 2003. An update of the APG classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- Arber A. 1920. *Water plants – a study of aquatic angiosperms*. Cambridge: Cambridge University Press. [Reprint 1963]
- Arber A. 1950. *The natural philosophy of plant form*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Barthlott W, Porembski S, Seine R & Theisen I. 2004. *Karnivoren. Biologie und Kultur fleischfressender Pflanzen*. Stuttgart: Eugen Ulmer.
- Bateman RM, Dimichele WA. 2002. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGold-schmidtian saltation revisited. Pp. 109–159. In Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA. (eds.) *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London: Taylor & Francis.
- Baum DA, Donoghue MJ. 2002. Transference of function, heterotopy and the evolution of plant development. Pp. 52–69. In Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA. (eds.) *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London: Taylor & Francis.
- Bell AD. 1991. *An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford: Oxford University Press.
- Bell AD. 1994. *Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen*. Stuttgart: Ulmer.
- Bharathan G, Goliber TE, Moore C, Kessler S, Pham T, Sinha NR. 2002. „Homologies in leaf form inferred from KNOX1 gene expression during development“. *Science* 296: 1858 – 1860.
- Brower AVZ. 2000. Homology and the inference of systematic relationships: some historical and philosophical perspectives. In: Scotland R, Pennington RT, eds. *Homology and systematics*. London: Taylor & Francis, 10–21.
- Brugger J, Rutishauser R. 1989: Bau und Entwicklung landbewohnender *Utricularia*-Arten. *Bot. Helv.* 99: 91–146.
- Busch A, Gleissberg S. 2003. EcFLO, a FLORICAULA-like gene from *Eschscholzia californica* is expressed during organogenesis at the vegetative shoot apex. *Planta* (in press, published online)
- Cusset G. 1994. A simple classification of the complex parts of vascular plants. *Bot. J. Linn. Soc.* 114: 229–242.
- Fischer EP. 1987: Sowohl als auch. *Denkerfahrten der Naturwissenschaften*. Hamburg, Zürich: Rasch & Röhring.
- Fisher JB. 2002. Indeterminate leaves of *Chisocheton* (Meliaceae): survey of structure and development. *Bot. J. Linn. Soc.* 139: 207–221.
- Fisher JB, Rutishauser R. 1990. Leaves and epiphyllous shoots in *Chisocheton* (Meliaceae): a continuum of woody leaf and stem axes. *Can. J. Bot.* 68: 2316–2328.
- Friedman WE, Moore RC, Purugganan MD. 2004. *The evolution of plant development*. *Amer. J. Bot.* 91: 1726–1741.
- Fukuda T, Yokoyama J, Tsukaya H. 2003. Phylogenetic relationships among species in the genera *Chisocheton* and *Gnarea* that have unique indeterminate leaves as inferred from sequences of chloroplast DNA. *Int. J. Plant Sci.* 164: 13–24.

- Gerhart J, Kirschner M. 1997. Cells, embryos, and evolution: toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability. Cambridge (Mass.): Blackwell Science.
- Grossert S, Köppen M, Nickolay B. 1996. A new approach to Fuzzy Morphology based on Fuzzy Integral and its application in Image Processing. Proceedings International Conference on Pattern Recognition Vienna 1996, Vol. 2: 625–630.
- Gustafsson MHG, Bittrich V, Stevens PF. 2002. Phylogeny of Clusiaceae based on *rbcL* sequences. Int. J. Plant Sci. 163: 1045–1054.
- Hassenstein B. 1978. Wie viele Körner ergeben einen Haufen? Bemerkungen zu einem uralten und zugleich aktuellen Verständnisproblem. In: Peisl A, Mohler A, eds., Der Mensch und seine Sprache. Berlin: Propyläen, 219–242.
- Hawkins JA. 2002. Evolutionary developmental biology: impact on systematic theory and practice, and the contribution of systematics. Pp. 32–51. In Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA. (eds.) Developmental Genetics and Plant Evolution. London: Taylor & Francis.
- Hay A, Mabberley DJ. 1994. On perception of plant morphology: some implications for phylogeny. In: Ingram DS, Hudson A, eds. Shape and Form in Plants and Fungi. London: The Linnean Society of London, 101–117.
- Hiyama Y, Tsukamoto I, Imaichi R, Kato M. 2002. Developmental anatomy and branching of roots of four *Zeylanidium* species (Podostemaceae), with implications for evolution of foliose roots. Ann. Bot. 90: 735–744.
- Hofer JMI, Gourlay CW, Ellis THN. 2001. Genetic control of leaf morphology: a partial view. Ann. Bot. 88: 1129–1139.
- Jacobs WP. 1995. *Caulerpa* – einzellige Riesenalge. Spektrum der Wissenschaft, Februar 1995:44–49.
- Jäger-Zürn I. 2003. Comparative morphology as an approach to reveal the intricate structures of the aquatic flowering plant family Podostemaceae. Recent Res. Devel. Plant Sci. (Trivandrum) 1: 147–172.
- Jäger-Zürn I, Grubert M. 2000. Podostemaceae depend on sticky biofilms with respect to attachment to rocks in waterfalls. Int. J. Plant Sci. 161: 599–607.
- Jobson RW, Albert VA. 2002. Molecular rates parallel diversification contrasts between carnivorous plant sister lineages. Cladistics 18: 127–136.
- Kaplan DR. 2001. Fundamental concepts of leaf morphology and morphogenesis: A contribution to the interpretation of molecular genetic mutants. Int. J. Plant Sci. 162: 465–474.
- Kaplan DR, Hagemann W. 1991. The relationship of cell and organism in vascular plants. BioScience 41(10): 693–703.
- Kato M, Kita Y, Koi S. 2003. Molecular phylogeny, taxonomy and biogeography of *Malaccotristicha australis* comb. nov. (syn. *Tristicha australis*) (Podostemaceae). Austr. Syst. Bot. 16: 177–183.
- Kirchoff BK. 2001. Character description in phylogenetic analysis: insights from Agnes Arber's concept of the plant. Ann. Bot. 88: 1203–1214.
- Kita Y, Kato M. 2001. Intrafamilial phylogeny of the aquatic angiosperm Podostemaceae inferred from the nucleotide sequence of the *matK* gene. Plant Biology 3: 156–163.
- Koi S, Kato M. 2003. Comparative developmental anatomy of the root in three species of *Cladopus* (Podostemaceae). Ann. Bot. 91: 927–933.
- Lloyd FE. 1942. The Carnivorous Plants. Waltham Mass.: Chronica Botanica.

- Mauseth JD 1991. Botany. An introduction to plant biology. Philadelphia: Saunders College Publ.
- McNeill D, Freiberger P. 1993. Fuzzy logic. The discovery of a revolutionary technology – and how it is changing our world. New York: Simon and Schuster.
- Mohan Ram HY, Sehgal A. 2001. Biology of Indian Podostemaceae. Pp. 365–391. In Rangaswamy NS (ed) Phytomorphology Golden Jubilee Issue 2001: Trends in Plant Sciences. Delhi.
- Moline P. 2001. *Podostemum* and *Crenias* (Podostemaceae) – American river weeds – infrageneric systematic relationships using molecular and morphological methods. Diplomarbeit, Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich.
- Ota M, Imaichi R, Kato M. 2001. Developmental morphology of the thalloid *Hydrobryum japonicum* (Podostemaceae). Amer. J. Bot. 88: 382–390.
- Reinhardt D, Kuhlemeier C. 2002. Plant architecture. EMBO Reports 3: 846–851.
- Rutishauser R. 1995: Developmental patterns of leaves in Podostemaceae compared with more typical flowering plants: saltational evolution and fuzzy morphology. Can. J. Bot. 73: 1305–1317.
- Rutishauser R. 1997. Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds). Aquatic Botany 57: 29–70.
- Rutishauser R. 1999. Polymerous leaf whorls in vascular plants: developmental morphology and fuzziness of organ identity. Int. J. Plant Sci. 160 (6 Suppl.): S81–S103.
- Rutishauser R, Grubert M. 1999. The architecture of *Mourera fluviatilis* (Podostemaceae). Developmental morphology of inflorescences, flowers, and seedlings. Amer. J. Bot. 86: 907–922.
- Rutishauser R, Grubert M. 2000. Developmental morphology of *Apinagia multibranchiata* (Podostemaceae) from the Venezuelan Guyanas. Bot. J. Linn. Soc. Lond. 132: 299–323.
- Rutishauser R, Huber KA. 1991. The developmental morphology of *Indotristicha ramosissima* (Podostemaceae, Tristichioideae). Plant Syst. Evol. 178: 195–223.
- Rutishauser R, Isler B. 2001. Fuzzy Arberian Morphology: *Utricularia*, developmental mosaics, partial shoot hypothesis of the leaf and other FAMOUS ideas of Agnes Arber (1879–1960) on vascular plant bauplans. Ann. Bot. 88: 1173–1202.
- Rutishauser R, Novelo A, Philbrick CT. 1999. Developmental morphology of New World Podostemaceae: *Marathrum* and *Vanroyenella*. Int. J. Plant Sci. 160: 29–45.
- Rutishauser R, Pfeifer E. 2002. Comparative morphology of *Cladopus* (including *Torrenticola*, Podostemaceae) from East Asia to north-eastern Australia. Austr. J. Bot. 50: 725–739.
- Rutishauser R, Pfeifer E, Moline P, Philbrick CT. 2004. Developmental morphology of roots and shoots of *Podostemum ceratophyllum* (Podostemaceae – Podostemoideae). Rhodora 105: 29–45 [in press]
- Rutishauser R, Sattler R. 1985. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations. Bot. Jahrb. Syst. 107: 415–455.
- Rutishauser R, Sattler R. 1986. Architecture and development of the phyllode-stipules whorls in *Acacia longipedunculata*: controversial interpretations and continuum approach. Can. J. Bot. 64: 1987–2019.
- Rutishauser R, Sattler R. 1989. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study of shoot-like „leaves“ and leaf-like „shoots“ in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea* (Lentibulariaceae). Bot. Jahrb. Syst. 111: 121–137.
- Sattler R. 1986. Biophilosophy. Analytic and Holistic Perspectives. Springer, Berlin.

- Sattler R. 1992. Process morphology: structural dynamics in development and evolution. *Can. J. Bot.* 70: 708–714.
- Sattler R. 1994. Homology, homeosis, and process morphology in plants. In: Hall B.K., ed. *The hierarchical basis of comparative biology*. New York: Academic Press, 423–475.
- Sattler R. 1996. Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum. *Ann. Bot.* 78: 577–581.
- Sattler R, Jeune B. 1992. Multivariate analysis confirms the continuum view of plant form. *Ann. Bot.* 69: 249–262.
- Sattler R, Rutishauser R. 1990. Structural and dynamic descriptions of the development of *Utricularia foliosa* and *U. australis*. *Can. J. Bot.* 68: 1989–2003.
- Sattler R, Rutishauser R. 1997. The fundamental relevance of plant morphology and morphogenesis. *Ann. Bot.* 80:571–582.
- Schad W. 2000. Evolution durch Retention – Zur Makroevolution der ersten Landpflanzen, der höheren Tiere und des Menschen. Pp. 171–208. In Heusser P. (ed.) *Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften*. Bern: Verlag Paul Haupt.
- Shgal A, Sethi M, Mohan Ram HY. 2002. Origin, structure, and interpretation of the thallus in *Hydrobryopsis sessilis* (Podostemaceae). *Int. J. Plant Sci.* 163: 891–905.
- Sinha NR. 1999. Leaf development in angiosperms. *Annual Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 419–446.
- Suzuki K, Kita Y, Kato M. 2002. Comparative developmental anatomy of seedlings in nine species of Podostemaceae (subfamily Podostemoideae). *Ann. Bot.* 89: 755–765.
- Taylor P. 1989. *The genus Utricularia – a taxonomic monograph*. London: HMSO (Kew Bulletin Additional Series XIV).
- Troll W. 1939. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Vol. 1/2. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Tsukaya H. 2002. Interpretation of mutants in leaf morphology: Genetic evidence for a compensatory system in leaf morphogenesis that provides a new link between cell and organismal theories. *Int. Review Cytol.* 217: 1–39.
- Van Steenis CGGJ. 1981. Rheophytes of the world. Alphen aan den Rijn: Sijthoff and Noordhoff.*
- Vergara-Silva F. 2003. Plants and the conceptual articulation of evolutionary developmental biology. *Biology & Philosophy* 18: 249–284. [Literature Review]
- Wagenitz G. 1996. *Wörterbuch der Botanik. Die Termini in ihrem historischen Zusammenhang*. Jena: G. Fischer. [second edition 2003]
- Willis JC. 1915. The origin of the Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 29: 299–306.
- Wirz J. 2000. Typusidee und Genetik. Pp. 313–336. In Heusser P. (ed.) *Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften*. Bern: Verlag Paul Haupt.
- Yanagisawa S. 1998. Transcription factors in plants: Physiological functions and regulation of expression. *J. Plant Res.* 111: 363–371.