© Landesmuseum für Kärnten; download www.landesmuseum.ktn.gv.at/wulfenia; www.biologiezentrum.at

Wulfenia 8 (2001): 125–144

Wulfenia

Mitteilungen des
Kärntner Botanikzentrums
Klagenfurt

Vom Umgang mit der Vielfalt – eine kurze Geschichte der Pflanzenmorphologie[1]

Regine Classen-Bockhoff

Zusammenfassung: Nach einer kurzen Übersicht über historische Konzepte der Pflanzenmorphologie von Goethe bis Troll und Arber werden fünf Thesen zu einer zeitgemäßen Pflanzenmorphologie diskutiert:
Pflanzenmorphologie ist Forschung am *Phänotyp*. Sie ist eine *induktiv* vorgehende Erfahrungswissenschaft, befasst sich mit der *aktuellen* Vielfalt pflanzlicher Formen, ist *evolutionsbiologisch* ausgerichtet und *integraler Bestandteil* der modernen Biologie.

Summary: After a short survey on historical concepts of plant morphology from Goethe to Troll and Arber five theses are discussed concerning modern plant morphology:
Plant morphology deals with the *phenotypic* appearance of plants and plant structures. It is based on *empiric* data sets, investigates the *present* diversity, interprets its findings in accordance to the *evolutionary* theory, and represents an *integral part* of modern biology.

Keywords: plant morphology, systematics, evolutionary biology, Goethe, Goebel, Troll, Zimmermann, Arber, phenotypic appearance, structural diversity, typology, complementarity

Pflanzen treten uns in einer ungeheuren Formenvielfalt entgegen. Dabei unterscheiden sich nicht nur Pflanzen verschiedener Arten voneinander, sondern auch die Lebensphasen ein und desselben Individuums. Als sessile Organismen müssen sich Pflanzen an ihrem Standort behaupten, an den sie sich unter Veränderung ihrer äußeren Gestalt anpassen können: sie werfen im Herbst ihr Laub ab, speichern Wasser zur Überdauerung von Trockenzeiten und wachsen ihr Leben lang unter fortwährender Organbildung weiter. Somit ist die Pflanze im Gegensatz zum Tier einem kontinuierlichen Formwandel unterworfen.

Die verschiedenen Ausprägungen pflanzlicher Vielfalt stellen eine hohe Herausforderung für den Menschen dar, der seit jeher versucht hat, die Vielfalt überschaubar zu machen. Eine erste Reduzierung der Vielfalt findet sich in den botanischen Schriften des Theophrastus von Eresos (372–287 vor Chr.), in denen charakteristische Pflanzenteile als „Achse", „Blatt", „Wurzel", „Blüte", „Frucht" und „Samen" voneinander unterschieden und erste Gruppierungen nach der äußeren Ähnlichkeit vorgenommen wurden.

Die systematische Erforschung der pflanzlichen Vielfalt begann im 18. Jahrhundert und ist eng mit den Namen von Linné und Goethe verbunden. Während Linné versuchte, die Vielfalt zu ordnen, war Goethe fasziniert von der Formenfülle, die ihm beim Studium der Pflanzen, Tiere, Mineralien, Landschaften, Knochen und Porträts berühmter Persönlichkeiten entgegentrat. Er begründete die *Morphologie* als eine „allgemeine Lehre von der äußeren Gestalt" (vgl. KUHN 1987). In seiner Schrift „Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären" (GOETHE 1790) fasste er seine botanischen Beobachtungen zusammen und gilt seither als Begründer der Pflanzenmorphologie. Aber auf was beziehen wir uns dabei eigentlich? Auf seine Art der Natur-

[1] Herrn Prof. Dr. Hans Albrecht Froebe zum 70. Geburtstag gewidmet.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

betrachtung, seine Fragestellung, seine Vorgehensweise oder seine Interpretation? Und wo steht die Pflanzenmorphologie heute, 200 Jahre später?

Der vorliegende Aufsatz ist ein Diskussionsbeitrag zu dieser Thematik. Er erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit, sondern verfolgt das Ziel, die aktuellen Arbeitsgebiete der Pflanzenmorphologie vergleichend darzustellen, aus ihrer Geschichte heraus verständlich zu machen und damit zur Auseinandersetzung mit der Pflanzenmorphologie anzuregen.

Carl von Linné und die Anfänge der Systematik

Bis zum 17 Jahrhundert war Pflanzenkunde eine Hilfswissenschaft für Mediziner und Apotheker. Die „Väter der Botanik" Otto Brunfels, Hieronymus Bock und Leonhart Fuchs verfassten ihre berühmten Kräuterbücher, in denen das damalige Wissen über Pflanzen und deren Heilkräfte festgehalten wurde (Abb. 2).

Die Botanik als eigenständige Wissenschaft wurde erst im 18. Jahrhundert durch den schwedischen Naturforscher Carl von Linné begründet und zwar als Systematik (siehe JAHN 1990). Linné war in einer missionarischen Art erfüllt vom Schöpfungsgedanken und sah in der Vielfalt der Organismen den Ausdruck göttlicher Ordnung. Er fühlte sich dazu berufen, diese Ordnung in einem System darzustellen, – das zugleich den praktischen Zweck verfolgen sollte, eine Übersicht über die Vielfalt zu gewinnen.

Linnés Vorgehensweise war von der Klassischen Mechanik beeinflusst, die kurz zuvor von Isaac Newton etabliert worden war. Quantitative, meßbare Größen wie Anzahl und Größenverhältnisse standen daher im Vordergrund seiner Betrachtung, die auf trennende Merkmale ausgerichtet war. Linné „zerlegte" die Organismen in einfache Merkmale und gruppierte sie dann nach dem Grad ihrer Merkmalsübereinstimmung. Er stellte die gefundenen Gruppen in ein hierarchisches System, in dem jede Gruppe als Art, Gattung oder Familie einen definierten Rang einnimmt und schuf mit der binären Nomenklatur das noch heute gültige Bezeichnungssystem.

Die systematische Vorgehensweise Linnés brachte zweifellos Klarheit und Übersicht in die pflanzliche Vielfalt. Aber es war eine künstliche Ordnung, die schnell an ihre Grenzen stieß. Linnés Klassifikation der Pflanzen nach der Anzahl der Staubgefäße und Stempel ist beispielsweise nicht mit der natürlichen Variabilität in Einklang zu bringen. Sie schneidet vielmehr künstliche Gruppen aus einem Kontinuum heraus und lässt keine Übergänge zu (vgl. Abb. 4).

Goethes Morphologie

Einen völlig anderen Zugang zur „göttlichen Vielfalt" hatte Johann Wolfgang von Goethe (STEINER 1891, FROEBE 1985, KUHN 1987, JAHN 1990, KRÄTZ 1998). Er wollte die Formenfülle weniger ordnen als verstehen. Dies war trotz der wissenschaftlichen Aufbruchstimmung, die zur Zeit Goethes herrschte, ein ungewöhnliches Verlangen. Denn über der naturkundlichen Forschung stand immer noch das Weltbild eines Schöpfergottes, einer statisch-gegebenen Natur und eines Menschen, der die göttliche Ordnung zwar erfahren, messen und beschreiben, aber nicht erklären kann (Abb. 2). In diese Welt fällt Goethes Schrift „Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären", die im Titel zwei radikale Aussagen enthielt: *Metamorphose* und *erklären*.

© Landesmuseum Joanneum, www.landesmuseum.at

Goethe fasste die Natur als unzerteilbare Ganzheit auf. Er hing einem pantheistischen Weltbild an und spürte in der Natur den Ausdruck göttlichen Wirkens. Er, als Mensch, war Teil dieser göttlichen Natur und aus diesem Grunde auch fähig, sie zu erklären. Als Mensch sah er sich als fragendes Subjekt, d. h. er nahm die Natur gleichzeitig mit allen Sinnen *und* mit dem Verstand auf. Goethe stand immer wieder ehrfürchtig staunend vor der Vielfalt der Natur, was uns in seiner Lyrik überliefert ist, *und* er stellte die fundamentale Frage: Wie entsteht Vielfalt?

Einheit in der Vielfalt

Diese Frage, die auf Natur-Erkenntnis gerichtet war, fesselte ihn und veranlasste ihn zu umfangreichen botanischen Studien. Dabei ging er außerordentlich systematisch vor: er untersuchte die Entwicklung der Pflanze vom Samen bis zur Fruchtreife, stellte Formenreihen auf und verglich typische Ausprägungsformen mit weniger typischen. Er stellte fest, dass sich hinter der Vielfalt eine hohe Gemeinsamkeit verbarg und folgerte, dass die Vielfalt auf Veränderung, *Metamorphose*, beruhe, die aus dem „Wesen des Lebendigen" selbst stamme, während die Ähnlichkeit auf ein einheitliches Bauprinzip, den *Typus*, zurückzuführen sei. Goethe arbeitete dieses Bauprinzip für die Pflanzen heraus und nannte es „Urpflanze" und „Prototyp" Der Typus repräsentierte für Goethe die göttliche Idee, die sich dem Menschen dann erschließt, wenn er die Natur „schauend durchdringt" Da der Typus ein Prinzip und nicht real war, konnte er ihn nicht abbilden, sondern nur grob skizzieren: ein Knoten mit dem Blatt als Bauelement, Blattfolge als Metamorphose und Blütenbildung als Vollendung (Abb. 1).

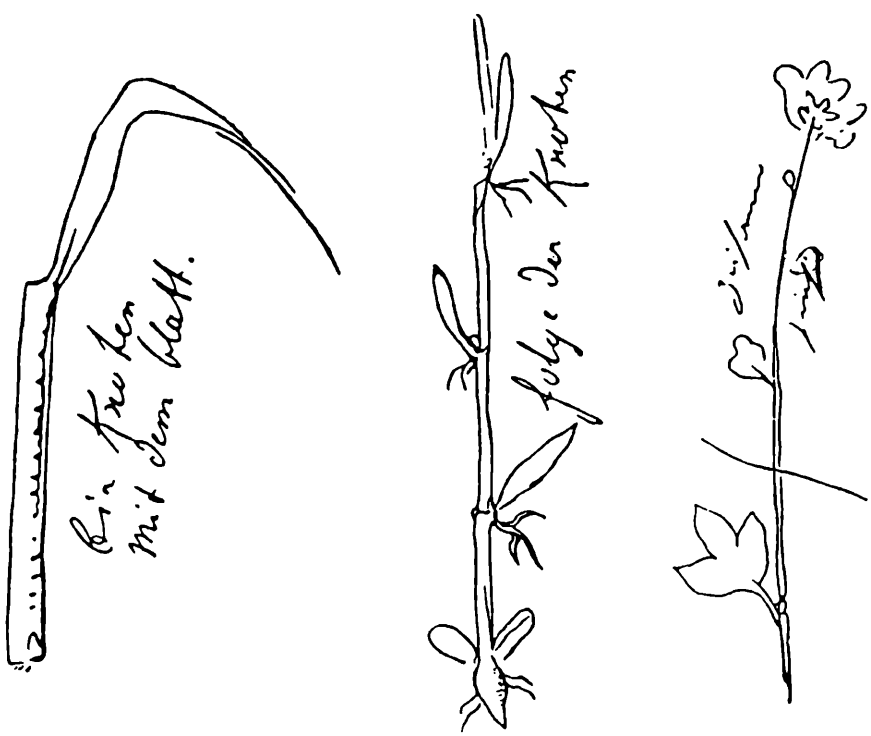

Abbildung 1: Skizze Goethes zur Illustration seiner Vorstellungen über die Morphologie der Pflanze. „Ein Knoten mit dem Blatt" stellt das kleinste Bauelement der Pflanze dar, die „Folge der Knoten" gibt den Aufbau des vegetativen Sprosssystems wieder und „Zusammenziehen" charakterisiert den Übergang zur Blütenbildung.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

Die Bezeichnungen „Urpflanze" und „Typus" sind aus heutiger Sicht missverständlich. Goethe hat mit Sicherheit keine realhistorische Ahnenform gemeint, denn der Evolutionsgedanke im Sinne Darwins war noch nicht geboren. Sicherlich hat er auch keine modellhafte Abstraktion seiner empirischen Studien im naturwissenschaftlichen Sinne gemeint. Viel eher müssen wir uns mit dem antiken Entelechiegedanken auseinandersetzen, der möglicherweise der Antrieb für Goethes Interesse am Formwandel war. Entelechie bezeichnet in der Seelenlehre des Aristoteles das „wahre Sein" einer Bildung, das durch Aktivierung einer zielgerichteten Entfaltungskraft, der Dynamis, zur Erscheinung gebracht wird. Pflanzliche Formen sind danach lediglich die verschiedenen Ausdrucksformen eines gegebenen Wesens. Goethe erkennt in der Abwandlungsfähigkeit des pflanzlichen Organismus diese Entfaltungskraft der Natur, im Typus den Ausdruck der dahinterstehenden Idee, die er als göttliche Idee versteht. Diese zu erkennen war seine Lebensmaxime, was immer wieder in seiner Dichtung, vor allem aber im „Faust" zum Ausdruck kommt.:

daß ich erkenne, was die Welt
im Innersten zusammenhält

Ausgehend von seiner ganzheitlichen Naturbetrachtung begründete Goethe die Morphologie und zwar als Ergänzung zu einer sich allmählich entwickelnden physikalisch ausgerichteten Naturwissenschaft. Goethe lehnte die analytischen und quantitativen Methoden keinesfalls ab, aber er empfand es als Einschränkung, die Natur *nur* im physikalisch-naturwissenschaftlichen Sinne zu betrachten und damit reduktionistisch zu erklären. Goethe vertrat die Ansicht, dass alle Merkmale und Eigenschaften nur dann richtig verstanden werden könnten, wenn sie auf die Ganzheit des Organismus bezogen würde. Diese Rolle wies er der Morphologie zu.

Goethes Morphologie aus heutiger Sicht

Betrachten wir die Morphologie Goethes aus der heutigen Sicht, so stellen wir fest, dass sie gleichermaßen metaphysische, subjektive und naturwissenschaftliche Elemente enthält.

- Metaphysisch war Goethes pantheistisches Weltbild, das zur Begründung der Morphologie geführt hat. Daraus zu schließen, die Morphologie als wissenschaftliche Richtung sei ebenfalls idealistisch, ist zu kurz gedacht. Denn was Goethe „Gestalt" nannte und zum Gegenstand seiner ganzheitlichen Lehre machte, nennen wir heute „Phänotypus", den wir mit WAGENITZ (1996) wie folgt definieren:

  „Die konkrete Ausgestaltung eines Individuums in Gestalt, Bau und Funktion, wie sie sich als Ergebnis des Genotypus und der jeweiligen Umwelt darstellt"

  Aktuelle Morphologie ist Forschung am Phänotyp und als solche eine notwendige Ergänzung zu genetischen Studien.

- Subjektiv war Goethes sinnlicher Zugang zur Natur, der unserem heutigen Streben nach Objektivität entgegensteht. Während sich Goethe bewußt und mit allen Sinnen *in* die Natur gestellt hat, versuchen wir unsere Subjektivität – so weit es geht – einzuschränken und uns der Natur *gegenüber*zustellen. Damit das überhaupt gelingt, haben wir mit der naturwissenschaftlichen Methodik einen Kanon verbindlicher Regeln aufgestellt (vgl. Abb. 5).

- Naturwissenschaftlich war Goethes Überzeugung, dass der Mensch ein erkennendes Wesen ist, hochaktuell und immer noch spannend seine grundlegende Frage: Wie entsteht Vielfalt? Unumstritten dürfte auch seine konsequente empirische Vorgehensweise des Beobachtens, Vergleichens und Generalisierens sein. Übersetzt in eine uns geläufigere Terminologie heißt das: Goethe beschäftigte sich mit Fragen der Biodiversität und abstrahierte seine Beob-

achtungen, indem er Modelle formulierte, auf die alle Einzelfälle bezogen werden können. Längst Allgemeingut geworden sind Goethes Einsichten, dass es eine *„Einheit in der Vielfalt"* gibt und dass „das Wesen der Natur *Veränderlichkeit* ist"

Wenn wir uns heute auf Goethe beziehen, dann sind es vor allem diese beiden Einsichten. Goethe interpretierte sie zu seiner Zeit im Rahmen seines Weltbildes. Wir interpretieren sie heute im Rahmen der Evolutionstheorie als Ergebnis von Mutation und Selektion. Die grundsätzliche Frage nach der Entstehung der Vielfalt ist jedoch die gleiche geblieben.

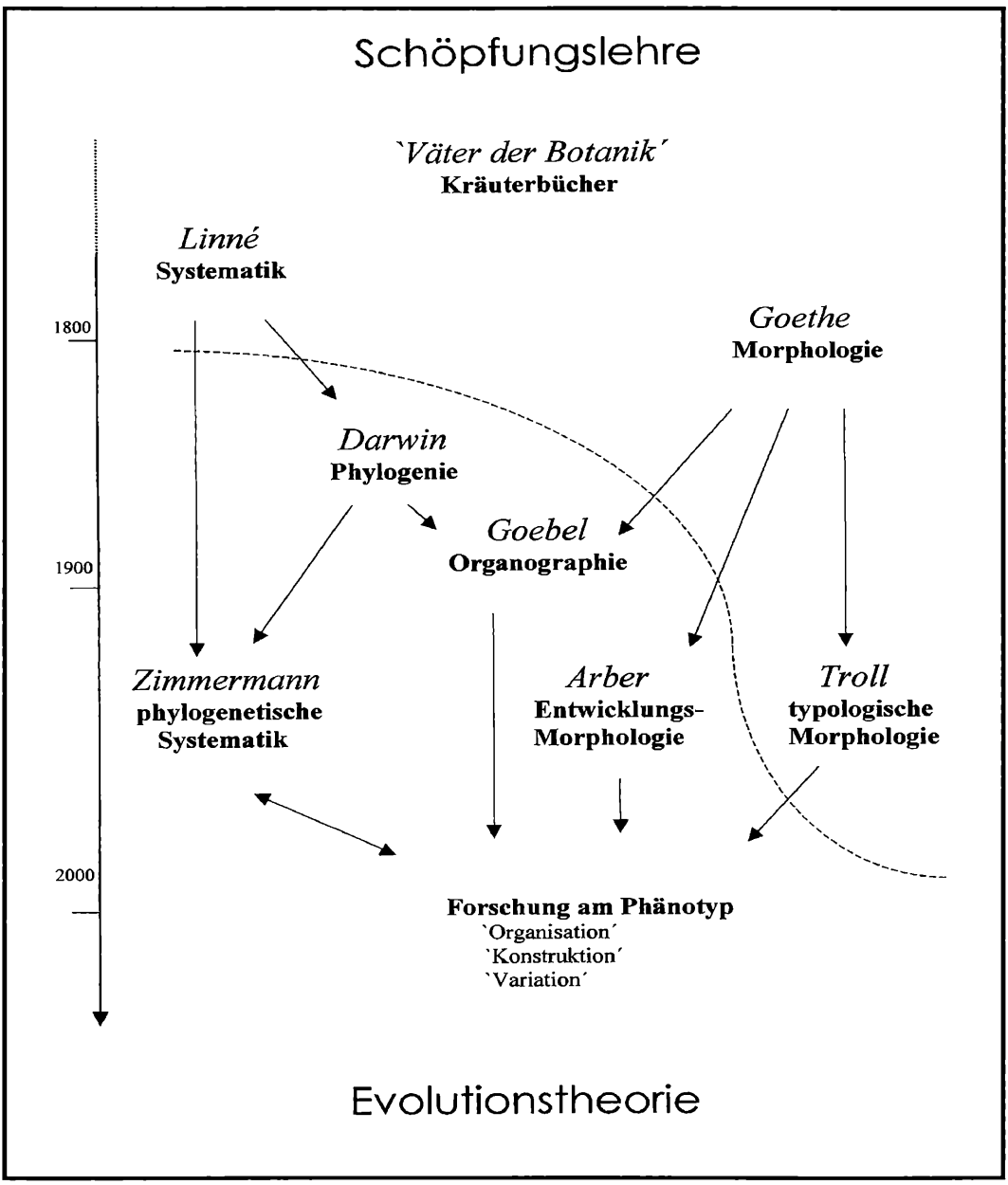

Abbildung 2: Zweihundert Jahre Pflanzenmorphologie dargestellt an Hand ausgewählter Persönlichkeiten und deren Sichtweisen. Die gestrichelte Linie gibt den Paradigmawechsel von der Schöpfungslehre zur Evolutionstheorie wieder, die einfachen Pfeile weisen auf eine starke inhaltliche Beeinflussung hin, der Doppelpfeil verdeutlicht die komplementäre Beziehung zwischen aktueller Morphologie und phylogenetischer Systematik.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

Karl von Goebel: Organographie

Im 19. Jahrhundert erfolgte der Paradigmawechsel von der Schöpfungslehre zur Evolutionstheorie (Abb. 2). Mit dem aufkommenden phylogenetischen Denken erweiterte sich die Fragestellung der Biologie um die historische Komponente. Die Frage nach der Entstehung der Vielfalt wurde zur Kernfrage der Evolution. Dabei stand weniger die Evolution morphologischer Merkmale als die Stammesgeschichte der Arten im Vordergrund. Alle verfügbaren Daten wurden realhistorisch gedeutet, auch die Urpflanze Goethes, deren mißverständliche Benennung als „Ur-Pflanze" ihre Umdeutung geradezu provozierte. Morphologische Reihen, die nach Goethe „vorwärts und rückwärts" gelesen werden können, wurden in unzulässiger Weise in phylogenetischen Reihen umgewandelt. Die Morphologie wurde zur Hilfswissenschaft der Systematik reduziert.

Dies sollte sich unter Karl von Goebel ändern, der um die Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert in München Botanik lehrte und eine neue *kausal* ausgerichtete Morphologie begründete. Er nannte sie selbst später Organographie (GOEBEL 1898). Goebel lehnte die nicht mehr zeitgemäße Morphologie Goethes als zu idealistisch ab und fasste die pflanzliche Gestalt im Sinne der Evolutionstheorie als das Ergebnis von Mutation und Selektion auf.

Organographie hat nicht nur das Ziel, pflanzliche Strukturen zu identifizieren und zu vergleichen, sondern auch in ihrer Entwicklung und Funktion zu verstehen. Wie kommen die Gestaltungsverhältnisse zustande, wie weit sind sie durch Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen zu erklären und welche Rolle spielen innere Entwicklungsbedingungen? Morphologische Studien im Sinne der Organographie sind aufs engste mit entwicklungsbiologischen, physiologischen, ökologischen, systematischen und genetischen Fragestellungen verbunden und verlangen eine interdisziplinäre Zusammenarbeit, für die Goebel ausdrücklich eintrat.

Wilhelm Troll und Walter Zimmermann: Typologie versus Phylogenie

Leider kam die mit Goebel so vielversprechend einsetzende Modernisierung der deutschen Morphologie unter seinem Schüler Wilhelm Troll wieder zum erliegen. Zwar erlebte die deutsche Pflanzenmorphologhie Mitte des 20. Jahrhunderts eine Renaissance großen Ausmaßes, aber in einer Weise, die das Gegenteil der Goebelschen Intention zur Folge hatte: eine Beschränkung der deutschen Morphologie auf eine rein vergleichend-typologische Arbeitsweise und eine völlige Isolierung von den übrigen biologischen Disziplinen.

Wilhelm Troll war zweifellos der bedeutendste Morphologe des 20. Jahrhunderts. Seine großen Verdienste liegen auf dem Gebiet der vergleichenden Morphologie und Typifikation. Er hat die Standardwerke der Morphologie verfaßt und in vielen Bereichen, z. B. in der Infloreszenzmorpholgie, überhaupt erst ein Verständnis der Pflanzengestaltung ermöglicht, indem er durch Typenbildung die Phänomene überschaubar machte (TROLL 1937, 1939, 1943, 1964, 1969).

Der Typus der bedecksamigen Pflanzen umfasst nach Troll die drei distinkten Grundorgane „Achse", „Blatt" und „Wurzel", die vor allem über ihre relative Lage im Organismen definiert sind (Abb. 3a). Um eine pflanzliche Struktur zu identifizieren, muß über den Lagevergleich ihr Organwert ermittelt werden. Wichtigste Methode der Trollschen Morphologie ist somit die Reduktion der Vielfalt auf den Typus.

© Landesmuseum Joanneum; www.biologiezentrum.at

Allerdings hat Troll auch die Vorbehalte zu verantworten, die lange Jahre der deutschen Pflanzenmorphologie, insbesondere der Typologie, entgegengebracht wurden. Denn Troll knüpfte an die Gedankenwelt Goethes an und interpretierte die „Einheit in der Vielfalt" wie dieser als Ausdruck eines zugrundeliegenden Idealtypus (TROLL 1928). Die Gestalt der Organismen wurde nach seiner Interpretation weniger von den Lebensbedingungen der Umwelt oder ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung beeinflußt als von einem der Natur innewohnenden „Gestaltungstrieb"

Mit seiner nach evolutionsbiologischem Verständnis völlig inakzeptablen Interpretation der Pflanzengestalt erntete Troll bereits zu Lebzeiten heftige Kritik. Diese wurde vor allem von Walter Zimmermann geäußert, der in Tübingen phylogenetische Systematik lehrte.

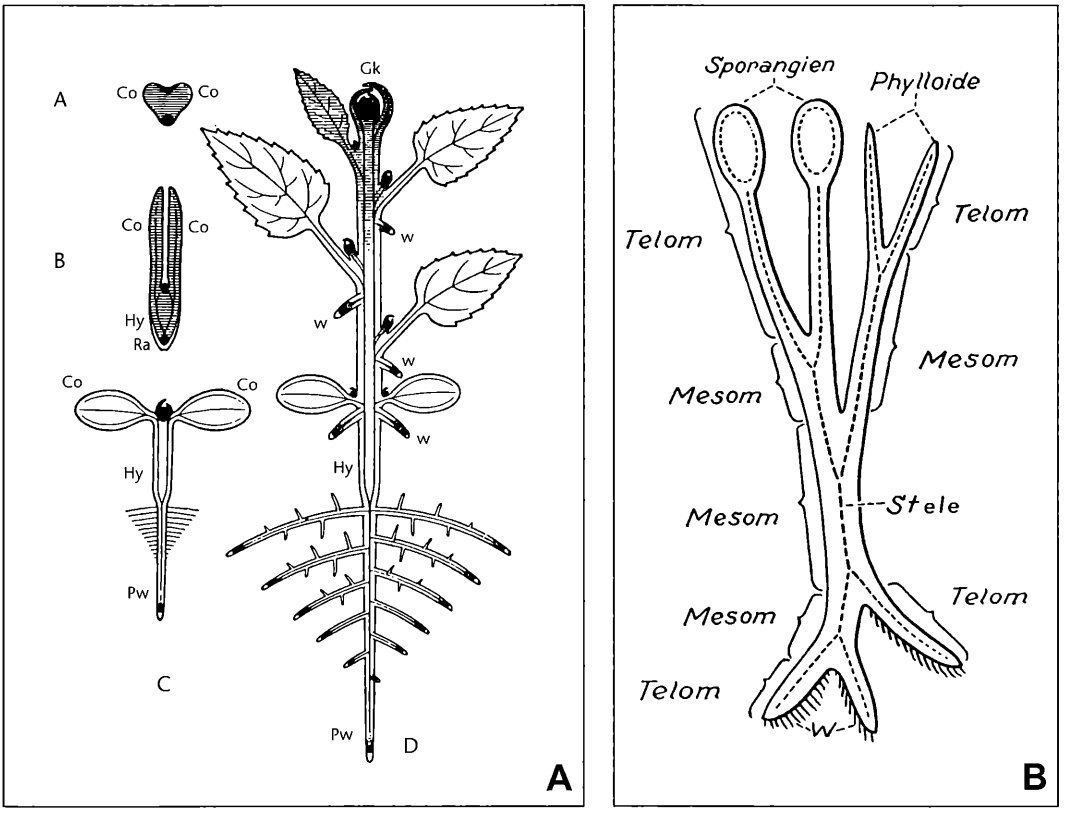

Abbildung 3: Typologische Bezugssysteme. A) Der Organisationstypus der bedecktsamigen Pflanzen nach Troll (1954). B) Der Telomstand der hypothetischen Ur-Landpflanze nach Zimmermann (1965).

Zimmermann (1930, 1965) stellte dem Trollschen Typus der Samenpflanzen die Ur-Landpflanze gegenüber, die er in *Rhynia*, einem fossilen Urfarn aus dem Erdaltertum zu erkennen glaubte (Abb. 3b). Die Bauelemente des noch weitgehend undifferenzierten Vegetationskörpers nannte Zimmermann Telome, seine Theorie, wonach sich die Landpflanzen unter Einhaltung bestimmter Elementarprozesse zu den heute rezenten Pflanzen entwickelten, ist als Telomtheorie bekannt. Zimmermann (1931) war sich bewusst, dass phylogenetische Rekonstruktionen Abstraktionen darstellen, die oft auf fragmentarischen Daten basieren, aber im Sinne der Evolutionstheorie sah er keine Alternative zu dem Bestreben, jeder Formenreihe eine Zeitachse zu verleihen und sich damit den natürlichen Verhältnissen anzunähern.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

Troll und Zimmermann – beides Goebel-Schüler – standen sich mit ihren konträren Weltanschauungen schon seit ihrer Studienzeit gegenüber. Tatsächlich ging es in ihrer Auseinandersetzung weniger um inhaltliche oder methodische Fragen als um die grundsätzliche Einstellung zum wissenschaftlichen Umgang mit der pflanzlichen Vielfalt. Troll vertrat einen naturphilosophischen Standpunkt, der es ihm ermöglichte, seine empirisch gewonnenen Daten in sein stark religiös geprägtes Weltbild einzubauen. Zimmermann verkörperte demgegenüber den modernen Naturwissenschaftler, der um größtmögliche Objektivität bemüht ist und nur Schlußfolgerungen akzeptiert, die sich unmittelbar aus den Naturgegebenheiten ableiten lassen (vgl. CLASSEN-BOCKHOFF 2001). Diese tiefsitzende Wurzel des Streites, der nur vordergründig als Methodenstreit zwischen Typologie und Phylogenie ausgetragen wurde, ist möglicherweise der Grund dafür, dass die Auseinandersetzung so emotional und polemisch geführt wurde (NICKEL 1996).

Troll und Zimmermann personifizierten lange Jahre hindurch die Standpunkte der Morphologie und der Systematik in Deutschland. Im Zuge der Kritik am Trollschen Gedankengut wurde vielfach übersehen, dass Morphologie und Typologie nicht notwendigerweise idealistisch sind. Das Image der Pflanzenmorphologie hat bei allen Erfolgen der empirischen Arbeit darunter gelitten, dass dies zu wenig betont wurde. Eine frühe Ausnahme bildet der Aufsatz von FROEBE (1971) über die wissenschaftstheoretische Stellung der Typologie, in der er darlegt, dass ein Typus im methodischen Sinne Modellcharakter hat und somit einer naturwissenschaftlichen Aussage und keiner metaphysischen Idee entspricht (vgl. Abb. 5).

Agnes Arber und die Frage der Organidentität

Im 20. Jahrhundert galt die Morphologie als eine deutsche Wissenschaftsrichtung. Der erste Grund dafür liegt sicher in den vielen morphologischen Abhandlungen, die von Troll und seinen Schülern auf deutsch verfasst wurden. Ein zweiter, wichtiger Grund dürfte die enge Verknüpfung der Morphologiegeschichte mit der deutschen Kulturgeschichte gewesen sein. Morphologische Forschung wurde mit einer idealistischen Geisteshaltung gleichgesetzt und als unwissenschaftlich abgelehnt. Gleichzeitig zogen sich die deutschen Morphologen in eine selbstgewählte Isolation zurück, die ein weitgehendes Desinteresse an französischen und englischen Texten mit sich brachte.

In England entwickelte Agnes Arber eine Morphologie, die sich in ganz wesentlichen Aspekten von der deutschen Morphologie unterschied. Arber war eine Zeitgenossin Trolls und wie er stark von Goethe beeinflußt (ARBER 1946). Sie lehnte jedoch dessen idealistische Sicht ebenso ab, wie den Typus und maß stattdessen der *Dynamik des Formwandels* höchste Bedeutung zu. ARBER (1950) stellte die Existenz der Grundorgane Achse, Blatt und Wurzel in Frage und fasste letztere lediglich als zwar voneinander unterscheidbare, aber doch ineinander übergehende Stadien eines kontinuierlichen Entwicklungsprozesses auf. Basierend auf den Schriften DE CANDOLLES (1868) entwickelte sie die „partial-shoot theory", nach der alle pflanzlichen Strukturen Sprosscharakter haben. Bedingt durch ihre relative Lage und durch differentielles Wachstum bleiben die Sprosseigenschaften in Blättern, Wurzeln, Haaren und Seitentrieben in unterschiedlichem Maße gehemmt, weshalb diese Strukturen unvollständige Sprosse, „partial shoots", darstellen.

Die dynamische Sicht von Arber, die keine Typisierung und Homologisierung im Sinne der deutschen Morphologie zuließ, und der Ersatz distinkter Grundorgane durch Formkontinua

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at

widersprachen dem Grundverständnis deutscher Morphologen. Davon zeugen die Dispute zwischen Sattler und einigen Troll-Schülern auf den Fachtagungen der achtziger und neunziger Jahre, in denen vehement über Grundsatzfragen der Pflanzenmorphologie gestritten wurde (z. B. FROEBE & CLASSEN 1986). SATTLER (1996) vertrat die Ansicht, dass die „Grundorgane" lediglich Merkmalshäufungen in einem *heterogenen Formenkontinuum* darstellen und daher meist distinkt auftreten, aber in Einzelfällen auch Übergänge aufweisen können. Er plädierte für den „offenen Typus", den er wie FROEBE (1985) als Mittelpunkt einer Gaußkurve ohne scharfe Grenzen verstand (Abb. 4).

Arbers Überzeugung, dass Übergänge zwischen den sog. Grundorganen bestehen, erfährt heute im Zuge der Entwicklungsgenetik eine neue Aktualität. Die Aktivität homeotischer Gene beeinflußt die Lagebeziehung zwischen pflanzlichen Strukturen und hat zu einer neuen Definition von *Organidentität* geführt. Während Troll die Grundorgane über ihre Lage im Gefügesystem definierte, verstehen Entwicklungsgenetiker heute unter „organ identity" die Expression eines bestimmten Entwicklungsprogramms unabhängig von der Position des Primordiums (vgl. THEISSEN 2001).

Wenn wir heute auf die morphologischen Konzepte Trolls und Arbers schauen, so stellen wir fest, dass sie sich eher ergänzen als widersprechen. Sie repräsentieren verschiedene Sichtweisen des gleichen Gegenstandes, der pflanzlichen Vielfalt. Während Troll die Vielfalt im Bereich der gesamten höheren Pflanzen überschaubar machen wollte, interessierte Arber die Entstehung der vielfältigen Pflanzenstrukturen innerhalb eines individuellen Organismus. Troll beschäftigte sich mit der strukturellen *Diversität* von Pflanzen und Arber mit Fragen der *Morphogenese*. Letztere sind notwendigerweise dynamisch ausgerichtet, während jede Reduktion von Vielfalt mit einer Gruppierung einhergeht, die statischen Charakter hat.

Die Frage, ob die relative Lage oder das spezifische Entwicklungsprogramm zur Identifizierung von pflanzlichen Strukturen vorzuziehen seien, lässt sich nicht zu Gunsten der einen oder anderen Möglichkeit beantworten. Vielmehr richtet sich die Entscheidung nach der zugrundeliegenden Fragestellung. Für die Ordnung der Vielfalt brauchen wir Bezugs*systeme*, während wir für das Studium der Genese von Pflanzenstrukturen mit Entwicklungs*prozessen* arbeiten müssen. Beide Aspekte, der vergleichend-typisierende und der entwicklungsbiologische gehören komplementär zusammen.

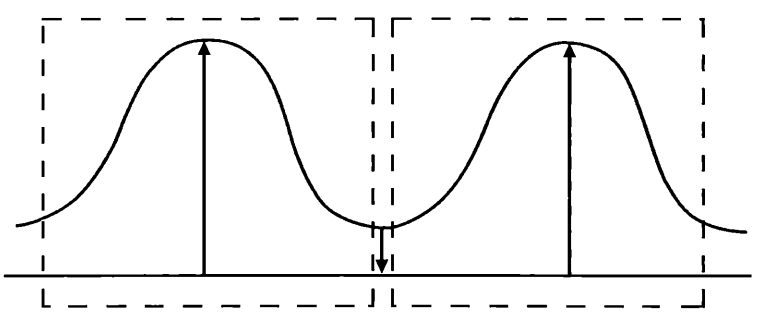

Abbildung 4: Schematische Darstellung des natürlichen „heterogenen Formenkontinuums" und seiner Charakterisierung (verändert nach SATTLER 1996). Die Höhe der Kurven gibt die Häufigkeit von Strukturen wieder, während die Horizontale das Formenspektrum kennzeichnet. Der gestrichelte Rahmen repräsentiert das Verfahren der Klassifikation, das scharfe Grenzen zwischen den Teilmengen zieht und keine Übergänge zulässt. Die Pfeile charakterisieren das Verfahren der Typifikation, das Mittelpunkte definiert und die Grenzen offen läßt. Die aufwärts gerichteten Pfeile kennzeichnen die „typischen" Fälle, während der abwärts zeigende Pfeil die selteneren Übergangsformen wiedergibt.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

Fünf Thesen zu einer aktuellen Pflanzenmorphologie

In den letzten Jahrzehnten sind verschiedene theoretische Konzepte zur Pflanzenmorphologie entwickelt worden, die in unterschiedlichem Ausmaß Bezug zum Verhältnis von „Form und Funktion" (RITTERBUSCH 1977, 1982; FROEBE & CLASSEN-BOCKHOFF 1994; GUTMANN & EDLINGER 1994), „Zelle und Organismus" (KAPLAN & HAGEMANN 1991; HAGEMANN 1999) und „Struktur und Prozess" (SATTLER 1996; RUTISHAUSER & ISLER 2001) nehmen. Eine zentrale Rolle spielt jeweils der Komplementaritätsgedanke, d. h. die Einsicht, dass sich verschiedene Sichtweisen und Methoden nicht notwendigerweise ausschließen, sondern ergänzen.

Trotz der vielen Einzelaspekte lassen sich Gegenstand, Methode und Aussage der aktuellen Pflanzenmorphologie in folgenden fünf Thesen zusammenfassen:

Pflanzenmorphologie
- ist Forschung am *Phänotyp*,
- ist eine *induktiv* vorgehende Erfahrungswissenschaft,
- befasst sich mit der *aktuellen* Vielfalt pflanzlicher Formen,
- ist *evolutionsbiologisch* ausgerichtet,
- ist *integraler Bestandteil* der modernen Biologie.

Pflanzenmorphologie ist Forschung am Phänotyp

Die Pflanzenmorphologie verfolgt keinen molekularen, sondern einen organismischen Ansatz, sie ist nicht primär historisch, sondern auf die aktuelle Vielfalt ausgerichtet. Sie erforscht somit den Phänotyp und fragt: Wie ist eine konkrete Pflanze aufgebaut, wie entwickelt sie sich, wie „funktioniert" sie, wie ähnlich oder verschieden sind Strukturen innerhalb eines Verwandtschaftskreises oder innerhalb einer Lebensform, was könnten die Ursachen dafür sein und welche Konsequenzen entstehen daraus, wieviel Entwicklungspotenz besitzt eine Strukturanlage, wie wird sie in ihrer individuellen Entwicklung funktional überprägt, wie synagieren hochkomplexe Struktursysteme und was können wir gegebenenfalls technisch nachbauen?

Das Studium der Pflanzengestalt umfasst in diesem breiten Ansatz, der Bezug auf Goebels „Organographie" nimmt, die Identifizierung und Charakterisierung pflanzlicher Strukturen, deren Funktion, Wechselwirkung und Genese. Es verlangt eine interdisziplinäre Zusammenarbeit mit Ökologen, Physiologen, Molekularsystematikern, Entwicklungsgenetikern und Evolutionsbiologen (Abb. 7, 8).

Pflanzenmorphologie ist eine induktiv vorgehende Erfahrungswissenschaft

Fußend auf der idealistisch ausgerichteten Typologie Wilhelm Trolls galt die deutsche Morphologie lange Jahre hindurch als idealistisch. Dabei wurde jedoch Trolls persönliche Geisteshaltung mit der *Methode der Typenbildung* gleichgesetzt. Diese Methode wird im Folgenden in Abgrenzung zur Typologie Trolls und in Anlehnung an den Begriff Klassifikation (Klassenbildung) als „Typifikation" bezeichnet.

Der Prozess des wissenschaftlichen Erkenntnisgewinns durchläuft verschiedene Phasen (Abb. 5):

- Ausgehend von einer gegebenen Fragestellung erheben wir Daten, aus denen wir eine abstrakte Modellvorstellung entwickeln. Abhängig von der Art der Fragestellung und dem Ziel unserer Untersuchung wählen wir die Daten dabei unterschiedlich aus. In der Systematik geht es z. B. um die Abgrenzung von Arten: wir brauchen einfache, diskrete, möglichst

© Landesmuseum Joanneum, www.landesmuseum.at

quantifizierbare Daten. In der Morphologie geht es um die Charakterisierung des Phänotyps: wir betrachten komplexe, qualitative, sich abwandelnde Merkmale.

- Die resultierenden Modelle sind Klassen mit scharfen Grenzen („*entweder* A *oder* B") oder Typen, die als Mittelpunkt eines Formenspektrums definiert sind (Abb. 4). Wir verwenden den Typusbegriff als einen Ordnungsbegriff, der im Gegensatz zur Klasse „offen" ist und atypische und intermediäre Fälle zulässt („sowohl partiell A *als auch* partiell B"). Wie die Klasse basiert auch der Typus auf den empirisch gewonnenen Daten und ist von der gegebenen Stichprobe abhängig.

  Nehmen wir als Beispiel „Lagebezug" und „Merkmalssyndrom": Die Lage einer Struktur ist entweder terminal oder seitlich oder nicht eindeutig bestimmbar. Es gibt jedoch keine Übergänge, da wir nur ein einziges Merkmal betrachten. Trolls Typen, die keine Übergänge erlaubten, beruhten somit auf der Methode der Klassifikation. Wenn wir jedoch mehr als nur ein Merkmal betrachten, etwa Lage und Ausgestaltung einer Struktur oder Lage und Entwicklung, dann kommt es zu Übergangsformen, die etwa bezüglich der Lage einer Infloreszenz und bezüglich der Ausgestaltung einer Blüte entsprechen (vgl. *Cosmos bipinnatus*). Wir typisieren nach der Häufigkeit der Merkmalskombinationen. Dies tun wir auch in der Systematik, in der ähnlich wie in der Morphologie Formenkontinua gruppiert

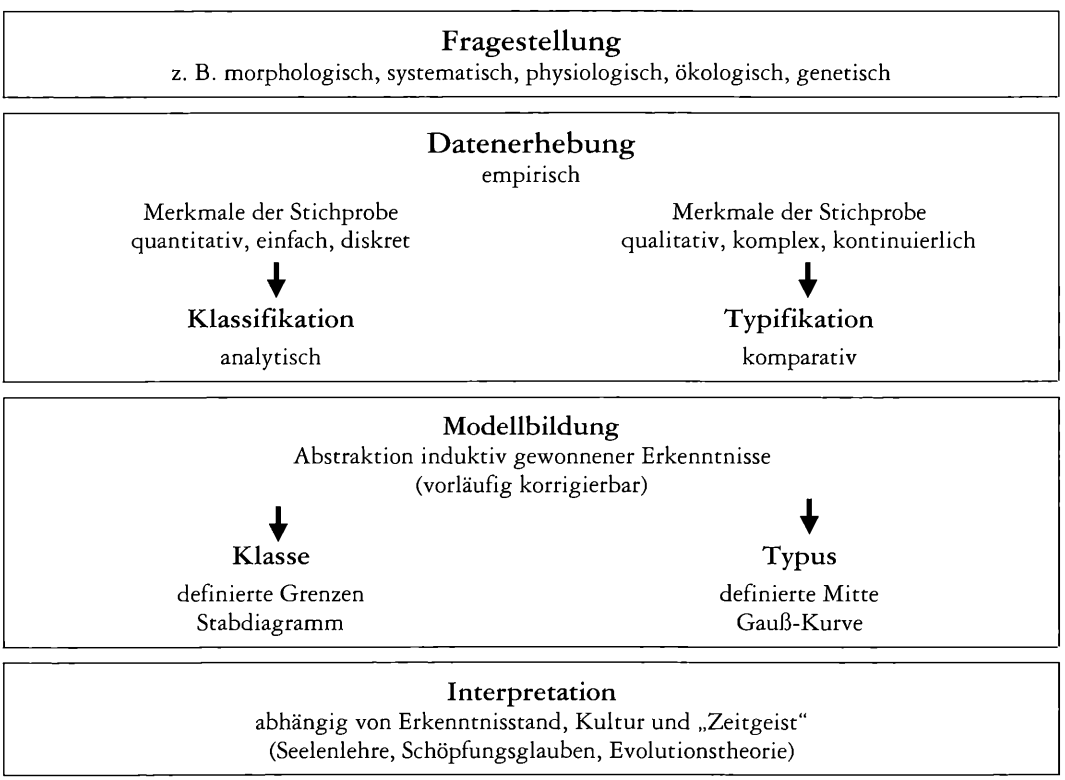

Abbildung 5: Der Prozess des wissenschaftlichen Erkenntnisgewinns. Ausgehend von der Fragestellung werden Daten erhoben, die entweder klassifiziert oder typifiziert werden. Klasse und Typus stellen dabei äquivalente, vorläufige und daher korrigierbare Abstraktionen dar. Die empirische Datensammlung und die induktive Modellbildung müssen von der Interpretation der Daten getrennt werden, die immer dem „Zeitgeist", d. h. dem jeweiligen Erkenntnisstand und herrschenden Weltbild unterliegt.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

werden. Wir fassen eine Gruppe von Arten zu einer Gattung zusammen, charakterisieren diese Gattung, stellen ein Blütendiagramm zu ihr auf und vergleichen ihre Eigenschaften mit denen anderer Gattungen – die ebensowenig real existieren wie sie. Stellt sich mit zunehmendem Wissen heraus, dass die Gattungsgrenzen falsch gezogen wurden, werden sie neu formuliert. Klasse und Typus sind nicht starr, sondern flexibel, sie richten sich nach dem jeweiligen Erkenntnisstand und sind so lange anpassungsfähig bis sie sich mit den Einzeldaten decken.

Klassifikation und Typifikation sind die grundlegenden Methoden menschlicher Orientierung. Unser erkenntnisgewinnender Apparat ist so konstruiert, dass er grundsätzlich über die Vielzahl der wahrgenommenen Einzelinformationen abstrahiert. Er unterscheidet häufige von weniger häufigen Fällen und generalisiert sie zu Begriffen. „Gattung" ist ebenso wie „Blatt" oder „Dorsiventralität" ein solcher Begriff, der uns erlaubt, über Blätter, Gattungen und Dorsiventralität zu kommunizieren, ohne dass diese Einheiten real vorhanden sind.

- Auch Goethe und Troll haben ihre „Typen" empirisch gefunden; methodisch kann also das Auffinden eines Erfahrungstypus mit dem eines Idealtypus übereinstimmen. Der grundsätzliche Unterschied liegt in der Interpretation der Typen. Aus idealistischer Sicht erscheinen die Typen als gegebene Naturkonstanten, die der Mensch fähig ist zu erkennen, während wir sie heute aus evolutionsbiologischer Sicht als Ergebnis von Mutation und Selektion ansehen. Der Vergleich macht deutlich, dass die *Methode* der Datenverarbeitung und die anschließende *Interpretation* der Daten weitgehend unabhängig voneinander sind und dass bezüglich „Typologie" im Trollschen Sinne und „Typifikation" im methodischen Sinne strengstens unterschieden werden muß.

Pflanzenmorphologie befasst sich mit der aktuellen Vielfalt pflanzlicher Formen

Die natürliche Vielfalt pflanzlicher Strukturen tritt uns in Form eines „heterogenen Kontinuums" entgegen (Abb. 4). Wir unterscheiden zwar „Organe" und „Arten" als jeweils häufige Merkmalskombinationen, aber wir wissen, dass es Übergänge gibt. Jeder Organismus ist ein dynamisch sich abwandelndes System und zugleich das Glied einer Kette aufeinanderfolgender Organismen, die sich ihrerseits im Laufe der Evolution abwandeln. Wir setzen künstlich Grenzen und Begriffe, um überhaupt mit der natürlichen Formenvielfalt umgehen zu können.

Innerhalb der Pflanzenmorphologie unterscheiden wir mehrere aktuelle Arbeitsrichtungen, die den verschiedenen Aspekten der pflanzlichen Form gerecht werden. In Anlehnung an die Homologiekriterien der „Lage", der „speziellen Qualität" und der „Reihenbildung" (REMANE 1956) sind dies vor allem der Aufbau einer Struktur (Organisation), deren Eigenschaften (Konstruktion) und Entwicklungsprozesse (Morphogenese) (Abb. 7).

- Wenn wir nach der *Organisation* von Strukturen fragen, dann untersuchen wir deren Aufbau, d. h. die Art und Lage der Bauelemente. Wir stellen beispielsweise fest, dass die Blume des Leberblümchens (*Hepatica nobilis*) morphologisch einer Blüte und die von *Cosmos bipinnatus* einem Blütenstand entspricht (Abb. 6 A, B); beide Systeme sind trotz äußerer Ähnlichkeit in ihrer Organisation verschieden („analog").

  Die „Organisationsmorphologie" ist klassifikatorisch ausgerichtet. Pflanzliche Strukturen werden nach ihrer Lage identifiziert und in Organkategorien eingeordnet, die zwar variable Proportionen, aber keine Übergänge zulassen. Die Organisationsmorphologie basiert somit auf der Methode der Trollschen Klassenbildung (vgl. Abb. 4).

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at

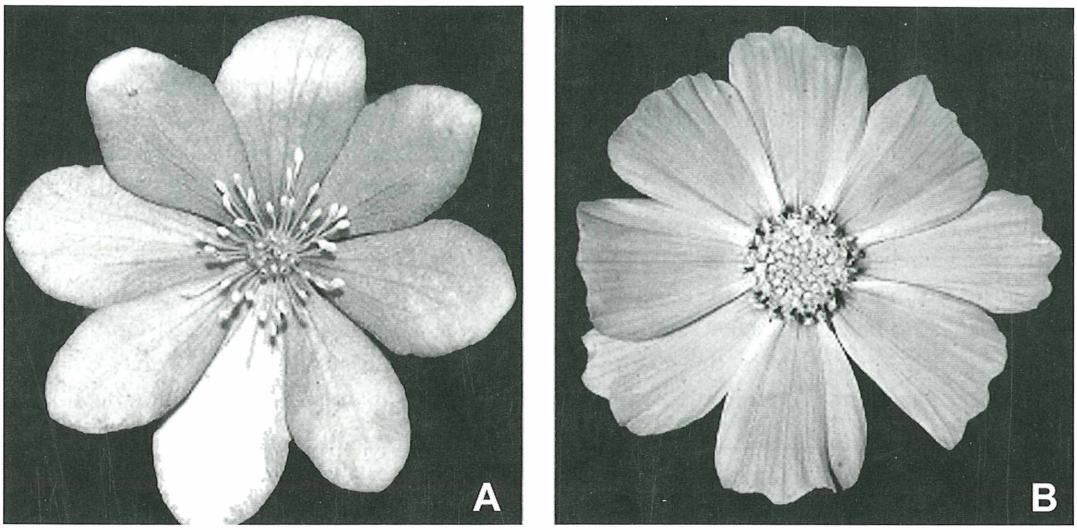

Abbildung 6: Die analoge Ähnlichkeit zwischen der Blüte von *Hepatica nobilis* (A) und dem Köpfchen von *Cosmos bipinnatus* (B) als Beispiel für die komplementäre Beziehung zwischen „Organisation" und „Konstruktion" (siehe Text). (Fotos: Regine Classen-Bockhoff)

Organisationsmerkmale sind oft konstitutiv und daher für die Systematik relevant. Sie dienten jahrzehntelang der Feststellung von Homologien, die sich ursprünglich auf Lagegleichheit bezog (OWEN 1848). Heute verstehen wir unter „Homologie" im phylogenetisch-systematischen Sinne die Abstammungsgleichheit von Merkmalen, während wir „Organidentität" im entwicklungsgenetischen Sinne über die Eigenschaften einer Struktur definieren. Der organisationsmorphologische Ansatz will weder eine Aussage zur Phylogenie noch zur Entwicklungsgenetik machen, sondern über die Identifizierung und Benennung von Strukturen zunächst einen Zugang zur Vielfalt schaffen. Zu diesem Zweck hat sich die Feststellung der Lagegleichheit („Homotopie") bewährt.

- Wenn wir nach der *Konstruktion* fragen, dann untersuchen wir die konkrete Ausgestaltung der Bauelemente in Hinblick auf ihre mögliche Funktion. Wir stellen fest, dass es sich bei den beiden Blumen unseres Beispiels (Abb. 6) um zoophile Funktionseinheiten handelt, die in ein zentrales Sexualfeld und einen peripheren Schauapparat gegliedert sind.

Die „Konstruktionsmorphologie" steht zwischen der ganzheitlichen Gestaltbetrachtung Goethes und einer technisch-apparativen Sicht des Organismus. Sie charakterisiert das betrachtete Individuum mit allen seinen adaptiven und selektionsneutralen Merkmalen und versucht, die spezifische Gestaltung aus dem Funktionieren der Struktur heraus zu verstehen. Sie steht somit in enger Beziehung zu physiologischen, biomechanischen und ökologischen Fragestellungen. Funktionelle Betrachtungen bilden auch die Basis für technische Nachbauten von „Naturpatenten" so wie es in der Bionik praktiziert wird.

Methodisch geht die Konstruktionsmorphologie typifikatorisch vor, d. h. sie charakterisiert den typischen Fall und lässt Übergänge zu (z. B. zwischen Tagfalter- und Vogelblumen). Dabei bezieht sie ihre Aussagen auf ein der jeweiligen Fragestellung entsprechendes Bezugssystem. Dies können die Eigenschaften von Blumenstilen, Ranken, Diasporen oder Assimilatoren sein (vgl. RITTERBUSCH 1977).

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

„*Organisation*" und „*Konstruktion*" stehen sich als komplementäre Kategorien der Betrachtung *adulter* Strukturen gegenüber. Sie gehen letztlich auf Trolls Typen der „Organisation" und „Gestalt" zurück (TROLL 1928), die von ihm allerdings als Idealtypen aufgefasst wurden. Die Organisation beschränkt sich auf die Art und Lage der Bauelemente, während die Konstruktion die ganze Fülle konkreter Gestalt- und Funktionsmerkmale berücksichtigt. Bezogen auf unser Beispiel (Abb. 6) gibt die Organisation das Bauprinzip „Blüte" bzw. „Blütenstand" wieder. Beide Begriffe charakterisieren den Aufbau der Blumen, aber nicht deren Aussehen, Farbe, Größe, Symmetrie, Duft, Nektargehalt, Rhythmik usw. Die Konstruktion umfasst alle diese Eigenschaften, gibt aber keine Auskunft über den Bau der Blumen. Erst beide Aussagen zusammen ergeben eine angemessene Charakterisierung. Dies drückt sich sprachlich in der Doppelbenennung aus: „Blatt-Ranke", „Wurzel-Knolle", „Infloreszenz-Blume" (vergleiche auch: „Jugendstil-Vase", „Barock-Altar", „Motor-Boot").

Aspekt	Ziel	Beispiel (Abb. 6)	Bezugssystem	Zusammenarbeit
Organisation	Identifizierung adulter Strukturen durch ihren Aufbau (Lage) ↓ *Homotopie*	Blüte: Reproduktionsorgane tragender Sprossabschnitt begrenzten Wachstums Blütenstand: Blüten tragendes Sprosssystem begrenzten Wachstums	klassifikatorisch (Organkategorien) Merkmale oft konstitutiv	**molekulare Systematik** ↓ *Homologie* *Homoplasie*
Konstruktion	Charakterisierung adulter Strukturen durch ihre Gestalt- und Funktionseigenschaften (Qualität)	zoophile Blume: bestäubungsbiologische Einheit mit Sexualfeld, Reiz- und Lockmitteln	typifikatorisch (Merkmalssyndrome) Merkmale oft adaptiv	**Physiologie, Ökologie, Bionik**
Morphogenese	Identifizierung und Charakterisierung von Strukturen durch die Dynamik ihrer Formbildung (Prozess)	Blüte, Blütenstand, Übergangsformen: Ergebnis der Differenzierung von Blüten- und Infloreszenzprimordien	typifikatorisch (Prozesse)	**Entwicklungsgenetik** ↓ *„organ identity"*

Abbildung 7: Aktuelle Aspekte der Pflanzenmorphologie (siehe Text).

- Wenn wir schließlich nach der *Morphogenese* fragen, untersuchen wir die Dynamik der Formbildung von Organkomplexen, d. h. die Art und zeitliche Folge bestimmter Differenzierungsschritte.

  Morphogenetische Untersuchungen sind prozessorientiert. Sie zeigen Hemmprozesse, Fusionen, sekundäre Lageverschiebungen und Reduktionserscheinungen auf und schaffen über das Studium der Ausgliederungsmuster zusätzliche morphologische Merkmale. Insbesondere durch das Aufzeigen *postgenitaler* Lageverschiebungen relativieren sie das Lagekri-

© Landesmuseum Joanneum, Naturwissenschaftliche Sammlungen, Naturkundemuseum, www.naturkundemuseum.at

terium (SATTLER 1975) und liefern den theoretischen Erklärungsansatz für das Auftreten von *kongenitalen* Heterotopien, also Lageverschiebungen, die sich heute nicht mehr beobachten lassen, auf die aber im Rahmen der Phylogenese rückgeschlossen werden kann.

Abwandlungen von Strukturanlagen während der Morphogenese führen zu ganz unterschiedlichen Adultformen. So können Blütenstände gestreckt sein und indivuell wirkende Blüten präsentieren oder gehemmt bleiben und wie im Falle von *Cosmos bipinnatus* (Abb. 6 B) blütenähnlich werden. Die zahlreichen Fälle von analoger Ähnlichkeit weisen darauf hin, dass ähnliche „Entwicklungsprogramme" Primordien unterschiedlicher Position prägen können. So erhält das Infloreszenzprimordium von *Cosmos* die qualitativen Ausstattungsmerkmale einer Blüte. Wir wissen heute, dass dieses „Programm-shifting" durch die Aktivitätsmuster homeotischer Gene bedingt sein kann.

Der morphogenetische Aspekt ergänzt die Sichtweisen der Organisation und der Konstruktion. Alle drei sind Gegenstand des sogenannten *„triaklektischen Konzeptes"* (FROEBE & CLASSEN-BOCKHOFF 1994), das neben der Lage („Organisation") und der speziellen Qualität („Konstruktion") auch den Prozess der Formbildung („Diversifikation") umfasst.

Morphogenetische Studien haben schon früh gezeigt, dass die klassifikatorische Einordnung aller pflanzlichen Strukturen in das Raster der „Grundorgane" dort an seine Grenzen stößt, wo atypische Formen gebildet werden oder eine klare Lagezuordnung nicht möglich ist. Beeinflusst von dem entwicklungsdynamischen Ansatz Agnes Arbers hat sich die *Kontinuumsmorphologie* dieser Problematik angenommen (SATTLER 1996; RUTISHAUSER & ISLER 2001).

Die Kontinuumsmorphologie charakterisiert pflanzliche Strukturen an Hand der zugrunde liegenden morphogenetischen Prozesse. Sie ist typifikatorisch ausgerichtet und bezieht sich auf das „heterogene Formenkontinuum" Typische Fälle werden als „Blatt", „Achse" und „Wurzel" bezeichnet, wobei diese Begriffe reine Bezeichnungen für häufige Merkmalskombinationen sind und keinen Organwert beinhalten (Abb. 4: Aufwärtspfeile). Atypische oder intermediäre Fälle haben die gleiche Wertigkeit wie die typischen Fälle und unterscheiden sich nur durch ihre geringere Häufigkeit innerhalb des Formenkontinuums (Abb. 4: Abwärtspfeil). Da Strukturen über ihre Morphogenese charakterisiert werden, stellt das blütenähnliche Köpfchen von *Cosmos* eine Übergangsbildung zwischen Blüte und Blütenstand dar. Es teilt die „spezielle Qualität" mit der Blüte und zugleich die „Lage" mit dem Blütenstand.

- Bedingt durch das offene Wachstum der Pflanzen ist jede Struktur zugleich Teil eines Entwicklungsprozesses. Die konsequente Umsetzung des Satzes „Struktur *ist* Prozess" findet in der *Prozessmorphologie* ihren Niederschlag (SATTLER 1992). Ein konkretes Blatt wird dabei über eine bestimmte Kombination von Prozessen charakterisiert etwa hohe Wachstumsrate, begrenztes und dorsiventrales Wachstum. Die Aufhebung des begrenzten Wachstums resultiert in einem terminal wachsenden Blatt und die Aufhebung der Dorsiventralität in einem unifazialen Blatt. Alle Veränderungen im Laufe der Morphogenese führen zwangsläufig und unmittelbar zu einer Abwandlung der adulten Struktur.

Die vorrangige Berücksichtigung von Prozessen wird der Dynamik der Formbildung und Formveränderung im Laufe der Ontogenie und Phylogenie gerecht. Außerdem lässt sich diese Betrachtung zwanglos an zelluläre und molekulare Prozesse anschließen, womit die Verbindung zwischen Genotyp und Phänotyp hergestellt ist. Allerdings eignet sich die prozess-

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

orientierte Morphologie nicht für die Ordnung der Vielfalt, bei der Strukturen gruppiert werden und bewußt auf den dynamischen Aspekt verzichtet wird.

Basierend auf der Einsicht, dass das Merkmal der Lage nicht zur Charakterisierung einer Struktur ausreicht, haben sich in den 70er und 80er Jahren des 20. Jahrhunderts parallel zueinander zwei morphologische Konzepte entwickelt, das „trialektische" Konzept der „Organisation, Konstruktion und Diversifikation" (FROEBE 1985; FROEBE & CLASSEN 1986; RITTERBUSCH 1977, 1982) und das der prozessorientoierten „Kontinuumsmorphologie" (RUTISHAUSER & ISLER 2001; SATTLER 1975, 1996). Die beiden Konzepte unterscheiden sich vor allem in der zugrundeliegenden *Logik*. Nach dem „trialektischen" Konzept ist die Blume von *Cosmos* ein Blütenstand (Organisation), der im Laufe seiner Entwicklung (Morphogenese) blütenähnlich ausgestaltet wird (Konstruktion). Nach der Kontinuumsmorphologie besitzt sie *sowohl* Merkmale eines Blütenstandes (Struktur) *als auch* solche einer Blüte (Eigenschaften). Im ersten Ansatz wird einer definierten Struktur ein Entwicklungsprozess *nach*geordnet, der zu einer bestimmten Ausgestaltung führt, während alle Aspekte im zweiten Ansatz eine einzige Entwicklungseinheit bilden.

Die unterschiedliche Logik ermöglicht die Bearbeitung unterschiedlicher Fragestellungen: die „entweder-oder" Betrachtung erlaubt es uns, Analogien vergleichend zu untersuchen: ein Blatt (Organisation) kann als Ranke, Dorn oder Wasserspeicher (Konstruktion) ausgestaltet sein, während gleichzeitig eine Ranke (Konstruktion) auch auf der strukturellen Basis einer Achse oder Wurzel (Organisation) entstehen kann. Die „sowohl-als auch" Sicht ermöglicht die vergleichende Betrachtung von Differenzierungsschritten: ein Infloreszenzprimordium kann sich zunächst in Blütenprimordien aufteilen, die dann jeweils für sich Blumeneigenschaften entwickeln, oder diese Blumeneigenschaften kommen früher in der Ontogenese zum Ausdruck und prägen dann das Infloreszenzprimordium.

Die kurze Übersicht über die aktuellen Konzepte und Arbeitsrichtungen der Pflanzenmorphologie hat gezeigt, wie unterschiedlich mit der natürlichen Formenvielfalt umgegangen wird. „Aufbau" und „Eigenschaften", „Form" und „Formbildung", „Struktur" und „Prozess" ergänzen sich dabei notwendigerweise. Daher ist nicht die eine Sichtweise „richtiger" als die andere, sondern alle sind in ihrer Verschiedenheit äquivalent. Die Wahl des jeweils geeigneten Bezugssystems richtet sich nach der zugrundeliegenden Fragestellung, deren Beantwortung in das Gesamtwissen über die Pflanzenform eingebracht wird.

Morphologie ist evolutionsbiologisch ausgerichtet und ein integraler Bestandteil der modernen Biologie

Morphologie ist eine biologische Teildisziplin und als solche evolutionsbiologisch ausgerichtet. Die aktuelle Vielfalt ist nichts anderes als eine Momentaufnahme der kontinuierlich fortschreitenden Evolution. Formen sind Ergebnis und Ausgangspunkt stammesgeschichtlicher Veränderungen (Abb. 8).

Morphologie umfasst die Identifizierung und Charakterisierung adulter Strukturen sowie deren Genese (Abb. 7, 8). Sie umfasst nicht, obgleich hier keine scharfen Grenzen vorliegen, die systematische Ordnung und Ökologie der Arten, die Physiologie und Biomechanik der Strukturen und den phylogenetischen und entwicklungsgenetischen Aspekt der Formbildung. Sie arbeitet eng mit den entsprechenden Fachdisziplinen zusammen, um gemeinsam mit ihnen einen Beitrag zur Evolution organismischer Vielfalt zu leisten.

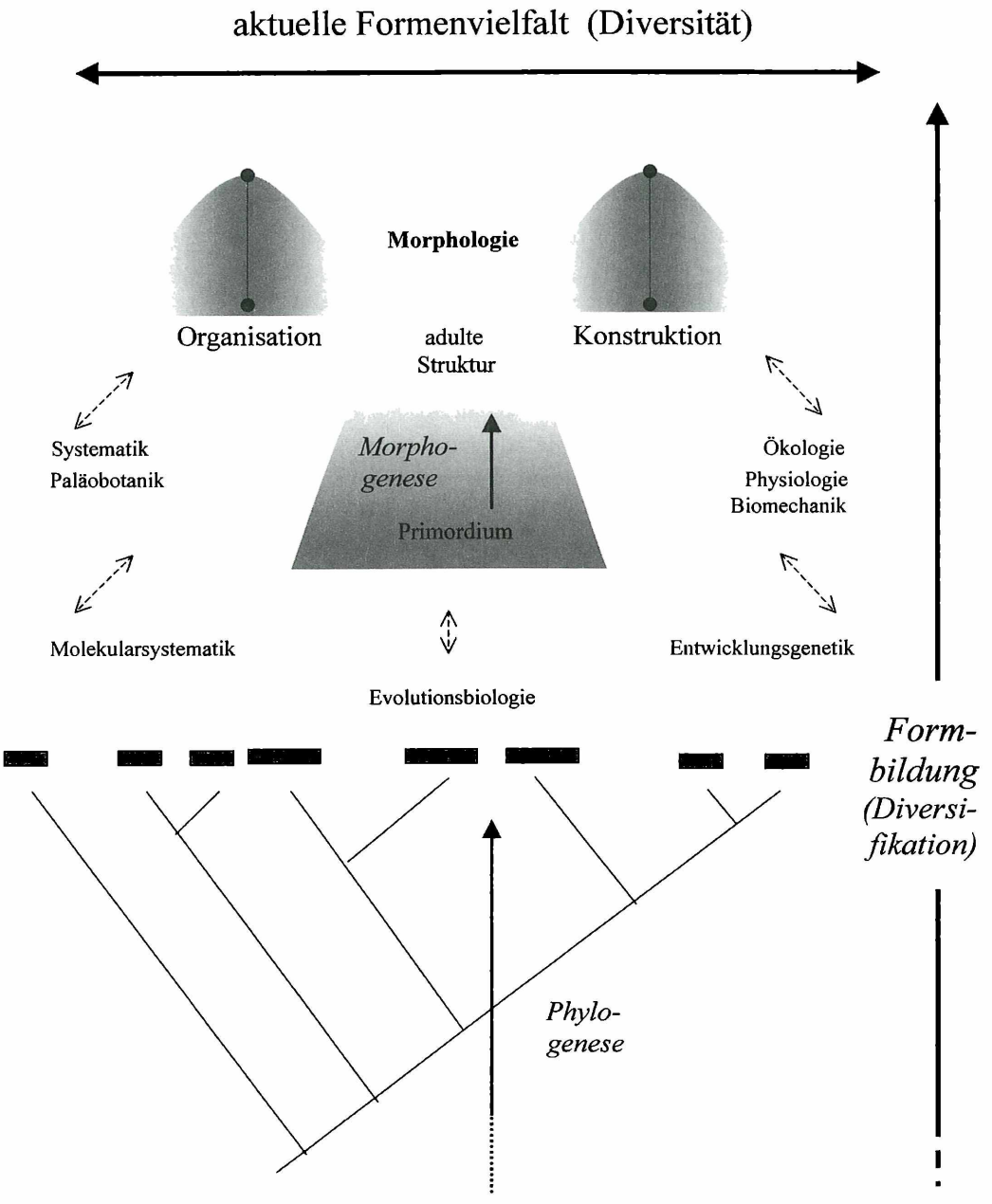

Abbildung 8: Pflanzenmorphologie als integraler Bestandteil der modernen Biologie (siehe Text). Pflanzenmorphologie befasst sich mit der aktuellen, strukturellen Diversität pflanzlicher Organismen. Sie untersucht den Aufbau (Organisation) und die Eigenschaften (Konstruktion) adulter Strukturen und deren Bildung im Laufe der Morphogenese. Sie steht in enger Beziehung zu zahlreichen weiteren biologischen Disziplinen, insbesondere zur molekularen Systematik, mit deren Hilfe die Formbildung während der Phylogenese rekonstruiert werden kann, und der Entwicklungsgenetik, die die molekularen Grundlagen der Formbildung untersucht.

Pflanzenmorphologie wird auch heute noch oft als eine Hilfswissenschaft der Systematik angesehen. Dabei werden die für die Systematik relevanten morphologischen Merkmale danach ausgewählt, wie weit sie für die *kladistische* Analyse geeignet sind. „Brauchbar" sind vor allem einfache, diskrete, messbare Strukturdaten, wobei die Morphologie Gefahr läuft auf die Beschaffung dieser Daten reduziert zu werden.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

Tatsächlich unterscheidet sich aber die Pflanzenmorphologie in ihrer Fragestellung von der historisch-genealogischen Ausrichtung der Systematik und wird von dieser ebenso bereichert wie es umgekehrt der Fall ist. Dies wird vor allem im Bereich der Molekularsystematik deutlich. Durch das „mappen" von morphologischen Merkmalen auf molekulare Bäume lässt sich deren Evolution rekonstruieren. Dabei können komplexe Strukturen ebenso berücksichtigt werden wie konstruktionsmorphologische oder morphogenetische Daten. Homologien im phylogenetischen Sinne (Identität aufgrund gleicher Herkunft) bzw. Homoplasien (nicht homologe äußere Ähnlichkeiten) lassen sich überhaupt erst durch den Bezug morphologischer Merkmale auf die molekulare Phylogenie erkennen, was zu neuen Einblicken in die Evolution morphologischer Merkmale und damit in die des Phänotypen führt. Dabei stellt sich nicht die Frage: sind die morphologischen oder die molekularen Daten die richtigeren oder die besseren, sondern: wie lassen sich die morphologischen Beobachtungen in einer molekular begründeten Phylogenie deuten?

Die Frage nach der Entstehung der Vielfalt wird heute im evolutionsbiologischen Sinne verfolgt. Dabei fallen der Morphologie und der phylogenetischen Systematik unterschiedliche Aufgaben zu. Da Evolution Stammesgeschichte *und* aktuelle Diversität umfasst, ergänzen sich der genealogische und der vergleichende Aspekt in komplementärer Weise.

Eine weitere Ergänzung erfährt die Pflanzenmorphologie heute durch die Entwicklungsgenetik, die die molekulare Basis der Organ- und Musterbildung untersucht. Dabei erhalten wir völlig neue Einsichten in die Entwicklungs- und Differenzierungsprozesse pflanzlicher Strukturkomplexe. Die Frage, ob die gleichartigen Blumenmuster von Blüten und Köpfchen (Abb. 6) genetisch ähnlich kontrolliert werden, gehört dabei zu einem der aktuellsten Forschungsgebiete (THEISSEN 2001).

Zum Schluss sei an die berühmte „Rumpler-Taube" erinnert, einem der ersten Gleitflieger des Menschen, der nach dem Flugsamen von *Zanonia indica* konstruiert wurde (NACHTIGALL & BLÜCHEL 2000). In jüngerer Zeit hat der „Lotoseffekt" Schlagzeilen gemacht (BARTHLOTT & NEINHUIS 1997). Er charakterisiert die Selbstreinigungsfähigkeit pflanzlicher Oberflächen, die für zahlreiche technische Anwendungen von der Flugzeugindustrie bis hin zur Fassadenwandfarbe industriell nachgebaut wird (http://www.lotus-effect.com). Auch diese technischen Innovationen fußen auf morphologischer Forschung, die sich aufgrund ihrer breiten Kooperationsmöglichkeiten als integraler Bestandteil der biologischen Wissenschaften erweist.

Literatur

ARBER, A. (1946): Goethe´s botany. – Chronica Botanica 10: 63–126.

ARBER, A. (1950): The natural philosophy of plant form. – Cambridge: University Press.

BARTHLOTT, W. & NEINHUIS, C. (1997): Purity of the sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. – Planta 202: 1–8.

CANDOLLE, A. C. P. de (1868): Théorie de la feuille. – Arch. Sci. Phys. Nat. Genève, N. P., 32: 31–64.

CLASSEN-BOCKHOFF, R. (2001): Plant morphology: from archetypes to molecular genetics. I. The historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. – Annals of Botany (im Druck).

FROEBE, H. A. (1971): Die wissenschaftstheoretische Stellung der Typologie. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84: 119–129.

FROEBE, H. A. (1985): Goethes Morphologie der Pflanzen – Ihre Stellung in der Entwicklung der Botanik. – Hoppea 44: 345–371.

FROEBE, H. A. & CLASSEN, R. [Hrsg.](1986): Protokoll der Beiträge zum Symposium über Grundsatzfragen der Pflanzenmorphologie. – Aachen 7.–9.März 1986.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at

FROEBE, H. A. & CLASSEN-BOCKHOFF, R. (1994): Das trialektische Typuskonzept der botanischen Morphologie. – In: GUTMANN, W F., MOLLENHAUER, D. & PETERS, D. S. [Hrsg.]: Morphologie & Evolution. – Senckenberg-Buch 70: 143–167

GOEBEL, K. v. (1898): Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 1. Teil: Allgemeine Organographie. 3. Auflage. – Jena: Fischer.

GOETHE, J. W. v. (1790): Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. – In: KUHN, D. [Hrsg.](1987): Naturkundliche Schriften II: Schriften zur Morphologie. – Johann Wolfgang von Goethe: Schriften zur Morphologie. Sämtliche Werke, Briefe, Tagebücher und Gespräche: Bd. 24: 109–152 – Frankfurt: Deutscher Klassiker Verlag.

HAGEMANN, W. (1999): Towards an organismic concept of land plants: the marginal blastozone and the development of the vegetation body of selected frondose gametophytes of liverworts and ferns. – Pl. Syst. Evol. 215: 81–133.

GUTMANN, W. F. & EDLINGER, K. (1994): Morphodynamik und Maschinentheorie: die Grundlage einer kausalen Morphologie. – In: GUTMANN, W F., MOLLENHAUER, D. & PETERS, D. S. [Hrsg.]: Morphologie & Evolution. – Senckenberg-Buch 70: 177–199.

JAHN, I. (1990): Grundzüge der Biologiegeschichte. – Jena: Fischer (UTB für Wissenschaft: Uni-Taschenbücher 1534).

KAPLAN, D. R. & HAGEMANN, W. (1991): The relationship of cell and organism in vascular plants. – BioScience 41: 693–703.

KRÄTZ, O. (1998): Goethe und die Naturwissenschaft. – München: Callwey.

KUHN, D. (1987): Naturkundliche Schriften II: Schriften zur Morphologie. – Johann Wolfgang von Goethe: Schriften zur Morphologie. Sämtliche Werke, Briefe, Tagebücher und Gespräche. Bd. 24. – Frankfurt: Deutscher Klassiker Verlag.

NACHTIGALL, W. & BLÜCHEL, K. G. (2000): Das große Buch der Bionik. Neue Technologien nach dem Vorbild der Natur. – München: Deutsche Verlags-Anstalt.

NICKEL, G. (1996): Wilhelm Troll (1897–1978). Eine Biographie. – Acta Historica Leopoldina 25: 7–240.

OWEN, R. (1848): On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. – London: van Voorst.

REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 2. Auflage. – Leipzig: Akad. Verlagsges. Geest & Portig.

RITTERBUSCH, A. (1977): Homolog- und Analog-Modell einer spermatophyten und einer terrestrischen Pflanze. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 363–368.

RITTERBUSCH, A. (1982): Organisation und Konstruktion von Früchten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 95: 133–147

RUTISHAUSER, R. & ISLER, B. (2001): Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (*Utricularia*): Fuzzy Arberian Morphology complements Classical Morphology. – Annals of Botany (im Druck).

SATTLER, R. (1975): Organverschiebungen und Heterotopien bei Blütenpflanzen. – Bot. Jahrb. Syst. 95: 256–266.

SATTLER, R. (1992): Process morphology: structural dynamics in development and evolution. – Can. J. Bot. 70: 708–714.

SATTLER, R. (1996): Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum. – Annals of Botany 78: 577–581.

STEINER, R. [Hrsg.](1891): Einleitung zu Goethes Naturwissenschaftlichen Schriften. II. Abt., 6. Bd. Zur Morphologie. – Weimar: Sophienausgabe.

THEISSEN, G. (2001): Development of floral organ identity: stories from the MADS house. – Current Opinion in Plant Biology 4: 75–85.

TROLL, W. (1928): Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. – Berlin: Springer.

TROLL, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höherer Pflanzen. Bd. 1. Teil 1. – Berlin: Bornträger.

TROLL, W. (1939): Vergleichende Morphologie der höherer Pflanzen. Bd. 1. Teil 2. – Berlin: Bornträger.

TROLL, W. (1943): Vergleichende Morphologie der höherer Pflanzen. Bd. 1. Teil 3. – Berlin: Bornträger.

TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Ein Hilfsbuch für den botanischen Unterricht und für das Selbststudium. 1. Teil: Der vegetative Aufbau. – Jena: Fischer.

TROLL, W. (1964): Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 1. – Stuttgart: Fischer.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at; Carinthia; www.biologiezentrum.at

TROLL, W. (1969): Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 2. – Stuttgart: Fischer.

WAGENITZ, G. (1996): Wörterbuch der Botanik. – Jena, Stuttgart, Lübeck: Fischer.

ZIMMERMANN, W. (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. – Jena: Fischer.

ZIMMERMANN, W. (1931): Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. – In: ABDERHALDEN, E. [Hrsg.]: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. 3, 2. Teil 9: 941–1053. – Berlin: Urban & Schwarzenberg.

ZIMMERMANN, W. (1965): Die Telomtheorie. – Stuttgart: Fischer.

Anschrift der Verfasserin:

Prof. Dr. Regine Classen-Bockhoff
Institut für Spezielle Botanik und Botanischer Garten
Johannes Gutenberg-Universität Mainz
Bentzelweg 2
D-55099 Mainz
Germany
E-Mail: classenb@mail.uni-mainz.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Wulfenia

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Claßen-Bockhoff Regine

Artikel/Article: Vom Umgang mit der Vielfalt- eine kurze Geschichte der Pflanzenmorphologie 125-144