

Peter Leins · Claudia Erbar

Blüte und Frucht

Morphologie, Entwicklungsgeschichte,
Phylogenie, Funktion, Ökologie

2. vollst.
überarb. Auflage



**E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
(Nägele u. Obermiller) · Stuttgart**

Blüte und Frucht

Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie,
Funktion und Ökologie

2. vollständig überarbeitete Auflage

von

Peter Leins und Claudia Erbar

mit 258 Abbildungen und 3 Tabellen



E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
(Nägele u. Obermiller) • Stuttgart 2008

Titelbild des Einbands: Löwenzahn (*Taraxacum*), Blütenkopf und Fruchtstand
Fotos und Design: Peter Leins und Claudia Erbar

ISBN ebook (pdf) 978-3-510-65518-2
ISBN 978-3-510-66046-9

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, des auszugsweisen Nachdrucks, der Herstellung von Mikrofilmen, der fotomechanischen Wiedergabe sowie der Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen, vorbehalten.

© 2008 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart
Johannesstr. 3A, 70176 Stuttgart

© Gedruckt auf alterungsbeständigem Papier nach ISO 9706-1994

Verlag: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller)
Johannesstr. 3A, 70176 Stuttgart
E-Mail: mail@schweizerbart.de
www.schweizerbart.de

Satz: DTP + TEXT Eva Burri, Stuttgart, www.dtp-text.de
Druck: Tutte Druckerei GmbH, Salzweg bei Passau

Printed in Germany

Dem großen französischen Blütenmorphologen
Jean-Baptiste Payer 1818–1860



Jean-Baptiste PAYER
1818-1860

Vorwort zur 2. Auflage

Der erfreuliche Verkaufserfolg der ersten Auflage, die recht positiven Beurteilungen und konstruktiven Kritiken von vielen Freunden und Fachkolleginnen und -kollegen, für deren Hinweise und Ratschläge wir uns zu außerordentlichem Dank verpflichtet sehen, sowie der nicht unerhebliche Wissenszuwachs seit der ersten Auflage hat uns dazu ermuntert, eine verbesserte und erweiterte und dem heutigen Wissenstand angepasste zweite Auflage zu schreiben. Durch zusätzliche, meist bebilderte Beispiele wurde der blütenökologische Teil erweitert. Aktuelle Erkenntnisse flossen in das Kapitel des A-B-C-Genklassen-Modells ein. Die stärkste Veränderung erfuhr der Systematische Anhang, der, auf den neuesten Stand gebracht, durch charakteristische Blütenformeln hinter jeder aufgeführten Familie (bzw. Unterfamilie) ergänzt wurde. Es sind nicht nur alle im Text erwähnten Familien steckbrieflich charakterisiert, sondern es werden zusätzlich mit mindestens einer repräsentativen Familie alle momentan anerkannten Ordnungen berücksichtigt. Neueste Erkenntnisse in der Verwandtschaftsforschung (Systematik) haben auf die phylogenetischen Interpretationen morphologischer Ausprägungen einen enormen Einfluss; so bedurfte es bei der Beurteilung gebündelter Androeceen einer grundlegenden Änderung, ebenso bei der phylogenetischen Anordnung der Mechanismen sekundärer Pollenpräsentation bei den „Campanulales-Asterales“. Um den Lehrbuchcharakter aufrecht zu erhalten, haben wir (zur besseren Lesbarkeit) auch dieses Mal darauf verzichtet, die Literatur-Zitate in den laufenden Text einfließen zu lassen.

Unser ganz besonderer Dank geht wiederum an die Verleger, allen voran den kürzlich in den Ruhestand getretenen Seniorchef, Herrn Dr. Erhard Nägele, der unser Buchprojekt stets mit großem Interesse und Engagement begleitete, sowie an die Herren Dr. Andreas Nägele und Dr. Walter Obermiller, die in freundschaftlicher und liebenswürdiger Weise mit ihrem kompetenten Rat uns hilfreich zur Seite standen.

Sehr herzlich möchten wir Frau Hilke Bornholdt für ihr gelungenes Layout und ihre geduldige Bereitschaft auf unsere Wünsche einzugehen danken.

Möge auch die zweite Auflage von „Blüte und Frucht“ nicht nur als Lehrbuch für den Biologie-Studenten dienlich sein, sondern auch Schülern, Lehrern und biologisch vorgebildeten Laien Interesse, Freude und Faszination an einem der spannendsten Kapitel der Pflanzenwissenschaft vermitteln.

Die Autoren wünschen sich vom Leser erneut konstruktive Kritik.

Vorwort zur 1. Auflage

Mit diesem Buch habe ich versucht, die „Werkstatt“ der Blütenpflanzen-Evolution, die Blüte und die sich aus ihr entwickelnde Frucht, in den Mittelpunkt einer Betrachtung aus unterschiedlichsten Blickrichtungen zu stellen. Grundlage bildet dabei die Morphologie unter Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte (Ontogenie): „Die reinste Anschauung der Dinge hat, wer sie vom Anbeginn her wachsen sieht“ (Aristoteles). Im Bemühen um eine zeitgemäße morphologische Darstellung sollten Modelle, Typen oder Baupläne – Konstrukte, die alle wesentlich erscheinenden Merkmale innerhalb eines bestimmten Geltungsbereiches zusammenfassen – lediglich als didaktische Hilfsmittel dienen. Die verschiedenen Aspekte konnten bei dem angestrebten Umfang des Buches nur angerissen und exemplarisch behandelt werden. Möge dadurch der Leser zu weiterführenden Studien angeregt und dazu verführt werden, eigene Beobachtungen in der unerschöpflichen Welt der Blumen anzustellen.

Für eine systematische Zuordnung der behandelten Beispiele findet sich im Anhang ein „System der Blütenpflanzen“. Pflanzensysteme sind auch heute noch – und gerade heute – nur Arbeitshypothesen. In dem hier dargebotenen System wird versucht, eine Brücke zu schlagen zwischen den gewohnten „klassischen“ Systemen und den auf der Grundlage molekularer Daten neu gefaßten Systemvorschlägen.

Dieses Buch soll nicht nur den Studenten, den Lehrern an Gymnasien und anderen Schulen und vielleicht auch den sich mit der Biodiversität befassenden Kollegen dienlich sein, sondern auch den interessierten Laien in ein faszinierendes Stück Biologie „zum Anfassen“ einführen. Denjenigen Laien, denen vielleicht der eine oder andere speziellere Fachkenntnisse erfordernde Abschnitt Verständnisschwierigkeiten bereitet, sei empfohlen, einfach weiterzublättern und später den „Faden“ wieder aufzunehmen.

Mein erster Dank gilt meiner Mitarbeiterin und Kollegin Frau Priv.-Doz. Dr. Claudia Erbar für ihre vortreffliche Hilfe bei der Abfassung des vorliegenden Buches. Sie hat mit größter Sorgfalt die Reinschrift des Manuskripts erstellt und durch ihre kompetenten Ratschläge zur Abrundung des Textes wesentlich beigetragen. Ihr verdanke ich auch die sorgfältigen Literaturrecherchen, die Montage der zahlreichen Bildtafeln, die Korrekturen der Druckfahnen sowie die Erstellung des Registers.

All meinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern, die mir in mannigfacher Weise behilflich waren, sei an dieser Stelle ebenfalls sehr herzlich gedankt. Besonders danken möchte ich auch allen, die mir mit Bildmaterial ausgeholfen haben; ihre Namen sind an den betreffenden Stellen in den Bildunterschriften genannt.

Der Lektorin der Schweizerbart'schen Verlagsbuchhandlung, Frau Dorothee Seitz, möchte ich für ihre hervorragende und rasche redaktionelle Bearbeitung des Buches herzlichst danken. Dem Verleger, Herrn Dr. Erhard Nägele, mit dem mich eine langjährige freundschaftliche Zusammenarbeit verbindet, bin ich für seine großzügige Unterstützung meines Buchprojekts zu größtem Dank verpflichtet, in gleicher Weise seinem Kompagnon Herrn Dr. Walter Obermiller.

Dem Leser wünsche ich nun viel Freude bei der Lektüre. Mir wünsche ich vom Leser konstruktive Kritik.

Inhalt

Vorworte	V
Vorab einige Gedanken zur Entstehung und zur Bedeutung der Blüte im Lebenszyklus der Pflanzen	1
Fossilien alter Angiospermen.....	7
Kurze Beschreibung einer Angiospermen-Blüte – einige Grundbegriffe	10
Der genetische Ansatz zur Organdetermination in einer Blüte – vom A-B-C-Modell zum A-B-C-D-E-Modell	11
Differentielles Wachstum und Organabgrenzung.....	16
Organzahl und Organstellung in den Blüten	20
Spiralblüten mit großer und unbestimmter Organzahl	20
Übergang zu zyklischen Blüten	24
Zyklische Blüten	27
Blütensymmetrie	40
Das Perianth	42
Perigon, Kelch, Krone	42
Aestivation	46
Außenkelche	47
Röhrlige Bildungen im Bereich des Perianths – Syntepalie, Synsepalie, Sympetalie	47
Das Androeceum	54
Entwicklung (Ontogenie) eines Staubgefäßes	55
Abweichende Antherenformen	59
Die Pollenkörner	63
Staubgefäßbündel, Bündelandroceen.....	67
Das Kuriositätenkabinett.....	74
Der Staminodien-Begriff	74
Das Gynoeceum	82
Entwicklung (Ontogenie) des Karpells.....	84
Das „Spiel“ mit den Proportionen	87

Chorikarpie und Coenokarpie	88
Die innere Ausgestaltung coenokarper Gynoeceen	92
Pollenschlauchleitgewebe und Compitum.....	95
Die Samenanlagen	101
Die Blütenachse	103
Stielartige Achsenverlängerungen	103
Becherförmige Bildungen.....	103
Hypanthialovarien mit ungewöhnlicher innerer Ausgestaltung.....	110
Der unterständige Fruchtknoten der Gurkengewächse.....	110
Außergewöhnliche Plazentationsformen im Zusammenhang mit interkalaren Wachstumsprozessen in der Blütenachse	112
Nektarien	116
Bildungsorte von floralen Nektarien.....	118
Nektarorgane.....	119
Extraflorale Nektarien.....	127
Blütendiagramme	129
Blütenstandsformen	133
Die wichtigen Blütenfunktionen und die diesbezüglichen Anpassungen	138
Das Zwitterblumenproblem oder wie verhindern Blütenpflanzen Inzucht?	138
Dichogamie	139
Herkogamie	144
Geschlechtertrennung (Diklinie)	146
Heterostylie	148
Selbstinkompatibilität.....	151
Der ökonomische Umgang mit den Pollenkörnern – die Pollen- portionierung.....	153
Die Mechanismen der Pollenportionierung bei primärer Pollen- präsentation.....	154
Die Mechanismen der Pollenportionierung bei sekundärer Pollen- präsentation.....	154
Die direkten und indirekten Beziehungen der Pollenportionierung zu anderen Parametern.....	172
Präzygotische Selektion, Pollenschlauchkonkurrenz	177
Anteil an Selbstbefruchtung	178
Entwurf eines Korrelationsnetzes der Blütenfunktionen	181
Die Blüten und ihre Pollenvermittler – Coadaptationen.....	182
Ökologische Gestalttypen der Blumen	183
Blütenfarben und Blütenmale	194
Blütendüfte	204
Anpassungssyndrome der Blumen	206
Zoo- und Anemophilie	206
Hydrophilie.....	214
Syndrome der Tierblumen.....	217

Cantharophilie (Käferbestäubung)	218
Myiophilie (Fliegenbestäubung)	220
Melittophilie (Bienenbestäubung)	226
Wespenbestäubung	231
Ameisen als Bestäuber?	232
Thripse – die übersehenen Bestäuber?	234
Lepidopterophilie (Schmetterlings-, Falterbestäubung)	234
Ornithophilie (Vogelbestäubung)	238
Chiropterophilie (Fledermausbestäubung)	240
Nichtfliegende Säugetiere als Bestäuber?	242
Überlappende Syndrome und enge Bindungen – Generalisten und Spezialisten	243
Die Blüte zur Zeit der Samenreife	246
Samenreifung	246
Die Frucht und ihre Bestandteile, Versuch einer Definition	249
Klassifikation der Früchte	249
Der Diasporenbegriff	264
Muster der Samenausbreitung	266
Möglichkeiten der Diasporenausbreitung und Anpassungen der Pflanzen und ihrer Diasporen an die ausbreitenden Agenzien.....	273
Anemochorie.....	274
Windflieger	274
Bodenläufer	283
Anemoballisten.....	283
Beobachtungen und Experimente an Mohn-Kapseln.....	285
Beobachtungen und Experimente an Glockenblumen-Kapseln	289
Hydrochorie	294
Nautochore	294
Regenballisten	299
Zoochorie	301
Epizoochore.....	301
Zooballisten	306
Endozoochore.....	307
Stomatochore.....	315
Autochorie	317
Wachstumsmechanismen.....	317
Ent quellungsmechanismen	319
Turgormechanismen	320
Anhang: Ein System der Blütenpflanzen zur Einordnung der im Text erwähnten Taxa	324
Literatur (eine Auswahl).....	374
Register	389

Vorab einige Gedanken zur Entstehung und zur Bedeutung der Blüte im Lebenszyklus der Pflanzen

Um die Bedeutung der Blüte im Lebenszyklus der Pflanzen zu verstehen, müssen wir etwas ausholen. Die Blütenpflanzen (Angiospermae = Bedecktsamer) sind möglicherweise schon vor der Kreidezeit aus nacktsamigen (gymnospermen) Vorfahren entstanden. Die Nacktsamer ihrerseits gehen – grob gesagt – aus ursprünglichen Farnpflanzen hervor, die letztlich zusammen mit den Moospflanzen ihren Ursprung bei den Grünalgen finden. Die genannten Landpflanzengruppen teilen nämlich mit den Grünalgen einige wichtige, sehr konservative Merkmale. Diese betreffen die Assimilationspigmente (Chlorophyll a und b, β -Carotin), das Assimilationsprodukt (Stärke), die Zellwand-Zusammensetzung (Zellulose), die Art der Begeißelung begeißelter Zellen, z.B. der Geschlechtszellen (isokont, das heißt, die meist zwei Geißeln sind gleichlang und gleichgestaltet) und den Bau der Plastiden. Die Landpflanzen (Moose, Farne, Samenpflanzen = Nacktsamer + Bedecktsamer) sind samt und sonders durch einen **heteromorphen, heterophasischen Generationswechsel** gekennzeichnet. Bei einem heterophasischen Generationswechsel, der häufig auch bei den Grünalgen auftritt, wechseln regelmäßig zwei Generationen miteinander ab, die sich in ihrer Kernphase unterscheiden. Eine haploide Generation erzeugt durch Mitosen Gameten (Mitogameten). Die aus der Verschmelzung zweier Gameten hervorgegangene Zygote wächst zu einer diploiden Generation aus, auf der die Meiose stattfindet. Die aus der Meiose hervorgegangenen haploiden Zellen heißen Meiosporen. Aus einer Meiospore geht wiederum ein haploider Organismus hervor. Die haploide, Gameten erzeugende Generation nennen wir **Gametophyt**, die diploide, Meiosporen bildende Generation **Sporophyt**. Gametophyt und Sporophyt können bei den Grünalgen die gleiche Gestalt haben. Wir bezeichnen dann den Generationswechsel als **isomorph** (→ Abb. 1, links oben). **Heteromorph** ist ein Generationswechsel, wenn sich beide Generationen äußerlich voneinander unterscheiden. Ein heteromorpher Generationswechsel – für die Landpflanzen ist er gang und gäbe – kommt gelegentlich auch schon bei den Grünalgen vor. Während bei den Moosen (→ Abb. 1, links unten) die haploide Generation dominiert, das heißt, das eigentliche Moospflänzchen¹ darstellt, und der Sporophyt relativ einfach gebaut und unselbständig ist und sich weitgehend vom Gametophyten ernährt, zeigt sich bei den Farnen (→ Abb. 1, rechts oben) und Samenpflanzen (→ Abb. 1, rechts unten) eine fortschreitende Reduktion des Gametophyten, der schließlich, nämlich bei den Samenpflanzen, vom Sporophyten ernährt wird. Charakteristisch im Generationswechsel der Samenpflanzen ist auch die **Heterosporie**, eine Eigenschaft, die unabhängig bei manchen Farnpflanzen, z.B. den Selaginellen, auftritt. Bei Heterosporie erzeugt der Sporophyt zweierlei Meiosporen, **Mega-** oder **Makrosporen** und **Mikrosporen**. Die Behälter, in denen die Mega- bzw. Mikrosporen gebildet werden, heißen **Megasporangien** bzw. **Mikrosporangien**. Mit der Heterosporie ist ein Geschlechtsdimorphismus

1 Die Moospflänzchen entwickeln sich auf einem zunächst aus der Meiospore hervorgegangenen algenähnlichen Vorkeim (Protonema).

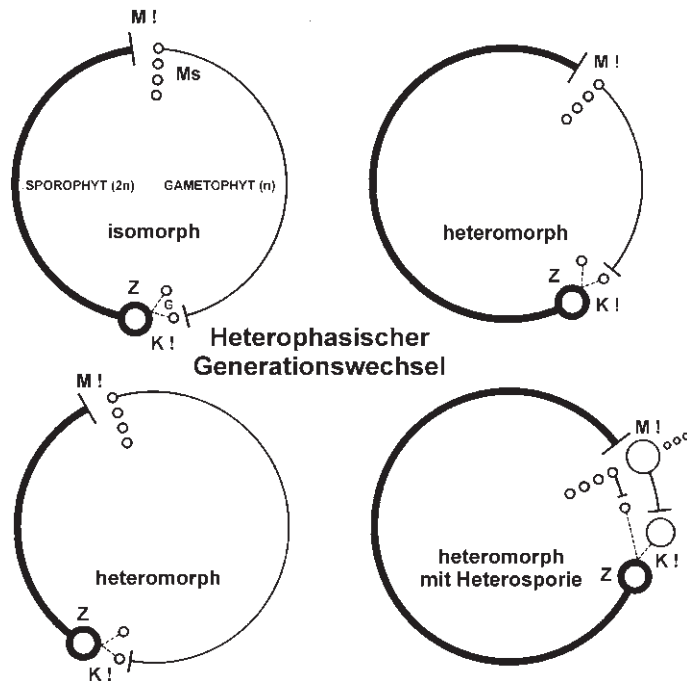


Abb. 1. Der heterophasische Generationswechsel bei Pflanzen. In den vier Lebenszyklen ist die diploide Phase (2n) dick, die haploide (n) dünn ausgezeichnet (K! = Gametenkopulation, M! = Meiose, Ms = Meiosporen, Z = Zygote). Links oben Lebenszyklus z.B. vom Meersalat (*Ulva lactuca*), einer im Meer vorkommenden Grünalge, links unten Lebenszyklus eines Mooses, rechts oben eines Farns und rechts unten einer Samenpflanze.

mus der Gametophyten verbunden. Aus den Megasporen entwickeln sich größere weibliche, aus den Mikrosporen kleinere männliche Gametophyten. Eine weitere „Komplikation“ besteht bei den Samenpflanzen in der Bildung der für sie typischen Samenkörner. Diese entwickeln sich aus den speziellen (umhüllten) Megasporangien, die man auch Samenanlagen nennt. In der Samenanlage findet nicht nur die Meiose, und zwar einer einzigen Megasporenmutterzelle, statt, sondern auch die Entwicklung des weiblichen Gametophyten meist aus einer der vier aus der Meiose resultierenden haploiden Zellen, von denen im Allgemeinen drei zugrunde gehen. Weiterhin vollzieht sich innerhalb der Samenanlage die Befruchtung, und letztlich entsteht – immer noch innerhalb der Samenanlage! – aus der Zygote der junge Sporophyt, der Embryo. Die Entwicklung des Samenkorns ist dann abgeschlossen, wenn der Embryo in eine Ruhephase eintritt und aus der den Samenpflanzen eigenen zusätzlichen Umhüllung um das Megasporangium² sich eine mehr oder weniger feste Samenschale (Testa) differenziert hat. Erst jetzt trennt sich das Samenkorn als Dauer- und Ausbreitungsorgan vom Sporophyten.

² Es handelt sich dabei um ein oder zwei sogenannte Integumente, die jeweils aus einem Ringwall an der Basis des Megasporangiums bzw. der Samenanlage hervorgehen und entsprechend ihrer Entstehung später an der Spitze eine kleine Öffnung, die sogenannte Mikropyle, aufweisen (siehe Kapitel „Die Samenanlagen“).

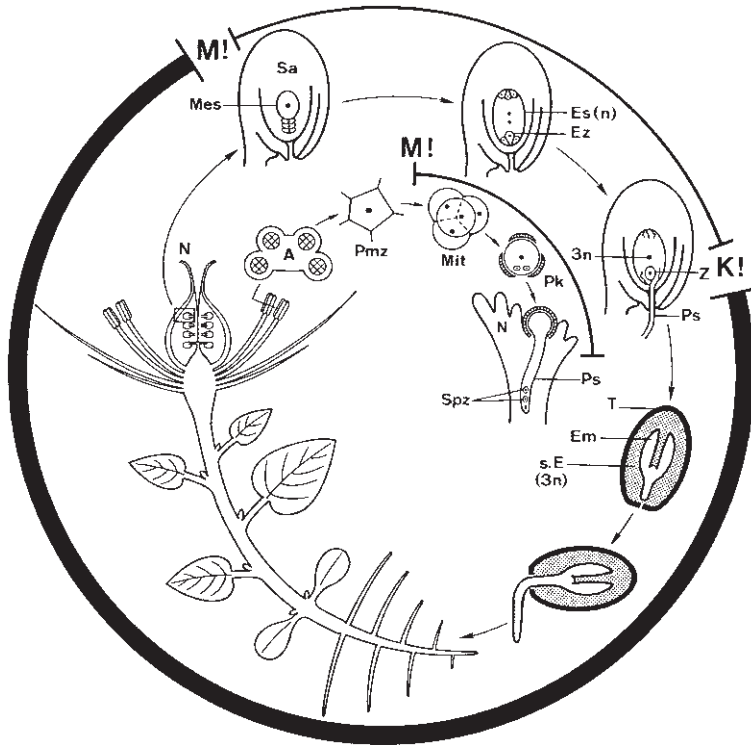


Abb. 2. Lebenszyklus einer Blütenpflanze in verkürzter Darstellung. A = Anthere, Em = Embryo, Es = Embryosack (= weiblicher Gametophyt), Ez = Eizelle, K! = Gametenkopulation, M! = Meiose, Mes = Megaspore, Mit = Mikrosporentetrade, N = Narbe, n = haploid, $3n$ = triploid, Pk = Pollenkorn, Pmz = Pollenmutterzelle (Mikrosporenmutterzelle), Ps = Pollenschlauch, Sa = Samenanlage, s.E = sekundäres Endosperm, Spz = Spermazellen, T = Testa, Z = Zygote; die diploide Phase ($2n$) dick, die haploide (n) dünn ausgezeichnet.

Wir wollen uns an Hand des Schemas in → Abb. 2 im speziellen dem Lebenszyklus der Blütenpflanzen (Angiospermae) zuwenden. Wir beginnen mit der diploiden Pflanze, dem Sporophyt. Dieser ist in seinem vegetativen Bereich im Allgemeinen in drei Grundorgane – Wurzel, Sprossachse und Blatt – gegliedert. Diese Grundorgane haben eine bestimmte Lagebeziehung zueinander. Seitensprosse und Blüten, sofern es sich nicht um Terminalblüten handelt, stehen in der Achsel von Blättern (axilläre Spross-Verkettung). In den Blüten sind die Sporangien tragenden Organe zusammengefasst, die sich an einer im Wachstum begrenzten Blütenachse befinden und meist von einer Blütenhülle umgeben sind. Sehr häufig und wohl ursprünglich sind die Blüten der Angiospermen zwittrig, das heißt, sie besitzen sowohl Mikrosporangien tragende (außen) als auch Megasporangien tragende Organe (innen). Die Mikrosporangien tragenden Organe heißen bei den Blütenpflanzen Staubgefäße oder Stamina (Einzahl: Stamen), die Megasporangien tragenden Organe Fruchtblätter oder Karpelle. Ein Stamen trägt im Normalfall vier miteinander (synangial) verbundene Mikrosporangien (Pollensäcke). Die Karpelle bringen, und dies stellt möglicherweise das ursprüngliche Verhalten dar, an ihrem Rand die Megasporangien (Samenanlagen) hervor. Ursprünglich bildet jedes Karpell für sich einen Fruchtknoten, in dem durch „Faltung“ des Fruchtblattes die Samenanlagen eingeschlossen sind. In den weitaus meisten Fällen bilden die Karpelle in einer Blüte einen gemeinsamen

Stempel mit Fruchtknoten, Griffel und Narbe. Der gemeinsame Fruchtknoten oder das Ovarium beherbergt sämtliche Samenanlagen.³

Die Samenanlagen, jene mit einer besonderen Umhüllung (Integumente) versehenen Megasporangien, sind meist gegen ihre Ansatzstelle am Karpellrand eingekrümmt (anatrophe Samenanlagen). Im Gewebe des eigentlichen Megasporangiums (Nucellus) differenziert sich eine Megasporenmutterzelle. Sie fällt durch ihre besondere Größe auf. Sie ist natürlich diploid und geht jetzt in die Meiose ein. Es resultieren im Normalfall vier haploide Zellen, die Megasporen, von denen drei, die deutlich kleiner sind, zugrunde gehen. Aus der übrig gebliebenen Megaspore entwickelt sich, vom Nucellus umgeben, der weibliche Gametophyt, der auch Embryosack genannt wird. Dieser besteht (im Normalfall) aus sieben Zellen, aus einer relativ sehr großen ovalen, zunächst zweikernigen Zelle, an deren zur Mikropyle zugewandten Ende sich die weibliche Geschlechtszelle, die Eizelle, befindet, die von zwei Zellen, die als Hilfszellen oder Synergiden bezeichnet werden, flankiert wird, sowie drei weiteren Zellen, die auf der gegenüberliegenden Seite (von der Mikropyle abgewandt) angeordnet sind und Antipoden genannt werden.

Die Entwicklung der männlichen Gametophyten beginnt, nachdem in den Mikrosporangien (Pollensäcken) aus zahlreichen Mikrosporenmutterzellen (Pollenmutterzellen) durch Meiose die Mikrosporen entstanden sind, die sich zunächst noch in einer Tetrade befinden. Noch innerhalb der Mikrosporangien teilen sich die haploiden Mikrosporen inäqual, so dass jeweils eine größere, sogenannte vegetative und eine kleinere, sogenannte generative Zelle entstehen. Es findet nur noch eine Zellteilung statt, dann ist, was die Zellzahl betrifft, der männliche Gametophyt fertig gestellt. Die generative Zelle teilt sich in zwei Spermazellen. Dies vollzieht sich entweder solange die männlichen Gametophyten sich noch in den Mikrosporangien (Pollensäcken) befinden oder später, wenn die vegetative Zelle zum sogenannten Pollenschlauch auswächst. Die jungen zwei- oder dreizelligen Gametophyten, umgeben von zwei Wandhüllen, werden durch Öffnen der Mikrosporangien, der Pollensäcke, als das, was wir Pollenkörner nennen, freigegeben. Die Pollenkörner müssen nun entweder durch Tiere oder den Wind auf ein Empfängnisgewebe (Narbe) an der Spitze der Karpelle (möglichst in Blüten eines anderen Individuums der gleichen Pflanzenart) verfrachtet werden. Dieser Vorgang heißt **Bestäubung**. Auf der Narbe keimt nun die vegetative Zelle des Pollenkorns zu einem Pollenschlauch aus. Dieser wächst durch den Griffel hin zu einer Samenanlage, wo er meistens an der Stelle der Mikropyle eindringt. Der Pollenschlauch dient der Übertragung der beiden Geschlechtszellen in den weiblichen Gametophyten. Dies vollzieht sich in der Weise, dass sich die Spitze des Pollenschlauchs unter Zerstörung einer der beiden Synergiden öffnet und die beiden Spermazellen entlässt, von denen eine mit der Eizelle verschmilzt, die andere in die große, zweikernige (oder diploide)⁴ Zelle des Embryosacks gelangt, wo es dann zur Fusion der Zellkerne, also zur Bildung eines triploiden Kerns kommt. Das Phänomen der sogenannten **doppelten Befruchtung** ist in dieser Form nur den Blütenpflanzen eigen.⁵ Aus

3 Nicht immer sitzen die Samenanlagen an einem Karpell. Sie können auch direkt aus dem Blütenvegetationskegel, also aus der Achse hervorgehen. Die Karpelle dienen dann nur der Umhüllung.

4 Die beiden Kerne der großen Zelle des Embryosacks können auch schon vor der Befruchtung miteinander zu einem diploiden, sogenannten sekundären Embryosackkern verschmolzen sein.

5 Aus der doppelten Befruchtung, die bei den den nachtsamigen Gnetatae zugeordneten Gattungen *Ephedra* und *Gnetum* beobachtet wurde, resultieren zwei diploide Zellen. Bei den basalen Angiospermen, nämlich bei der Seerose *Nymphaea*, dem Sternanis *Illicium*, den Trimeniaceae und Austrobaileyaceae, findet sich entgegen dem sonst bei den Angiospermen häufig aus 8-Kernen bzw. 7-Zellen bestehenden weiblichen Gametophyten ein 4-Kern/4-Zellen-Gametophyt, und die doppelte Befruchtung führt neben der diploiden Zygote zu einem diploiden Endosperm. Bei der basalsten rezenten Angiospermenfamilie, den Amborellaceae (siehe Kapitel „Fossilien alter Angiospermen“), findet sich ein 9-Kern/8-Zellen-Gametophyt (eine vierte Zelle im Bereich der Eizelle und beiden Synergiden).

der triploiden Zelle entwickelt sich ein Nährgewebe, das sogenannte sekundäre Endosperm, das im reifen Samen den jungen Sporophyten, den Embryo, umgibt. Die Nährstoffspeicherung kann später jedoch auch von den Keimblättern des Embryos übernommen werden. Im reifen Samenkorn (Einstellung des Embryowachstums, feste Samenschale aus den Integumenten) ist vom Nucellus (Megasporangienwand) oft kaum mehr etwas zu erkennen. Er wurde von dem sich entwickelnden Endosperm bzw. dem Embryo weitgehend verdrängt. Die reifen Samen, die sich von der Mutterpflanze trennen, keimen unter Verbrauch der gespeicherten Nährstoffe zu einer selbständigen Pflanze, dem später wieder Sporangien erzeugenden Sporophyten, aus. Meist geschieht die Keimung erst nach einer Ruhepause. Eine wesentliche Rolle bei der Samenruhe spielt als Pflanzenhormon die Abscisinsäure.

Vergleicht man die Blütenpflanzen mit den heute existierenden nacktsamigen Gewächsen, so unterscheiden sich erstere nicht nur durch das Phänomen der doppelten Befruchtung und der Bedecktsamigkeit (Angiospermie), sondern auch im sehr häufigen Auftreten von **Zwitterblüten**. Solche fehlen bei den heute existierenden Gymnospermen. Zwitterblüten traten allerdings in der fossilen Gymnospermen-Klasse der Bennettitidae auf. Diese sind in der Oberen Trias, also vor etwa 190 Millionen Jahren entstanden, starben aber in der Unteren Kreide bereits wieder aus, haben quasi im Konkurrenzkampf mit den Blütenpflanzen das Feld geräumt. In die Zeit der Ober-Trias fällt auch das Auftreten einer interessanten Zwitterblüte. Sie wurde als Fossil in Nordpersien gefunden und wurde von ihrem Entdecker als *Irania hermaphroditica* Schweitzer beschrieben. Bemerkenswert an diesem Zwitterblüten-Fossil sind die komplex gebauten, Mikrosporangien tragenden Organe (siehe Rekonstruktion → Abb. 3). Diese bestehen jeweils aus einer Achse, an der dicht gedrängt aus je zwei Mikrosporangien sich zusammensetzende Untereinheiten sitzen. Schwierig ist allerdings, den die Samen tragenden mittleren Teil der Zwitterblüte zu interpretieren. Es ist unklar, ob die Samen bereits von einer (klappigen?) Hülle eingeschlossen sind oder noch frei stehen. Jedenfalls scheint *Irania* keine direkte Vorläuferin der heute lebenden Angiospermen zu sein; sie zeigt uns nur einen von mehreren „Versuchen“, Zwitterblüten zu bilden.

Die Entstehung von Zwitterblüten hängt mit der „Benutzung“ von Insekten als neues Transportmittel bei der Übertragung der Pollenkörner, bei der Bestäubung also, zusammen. Ursprünglich erfolgt bei den Nacktsamern die Bestäubung durch den Wind. Wie wir es etwa von unseren nacktsamigen Nadelgehölzen her kennen, sind dabei die Pollen produzierenden Organe mehr oder weniger weit von den Samenanlagen tragenden entfernt. Es waren wahrscheinlich Pollen fressende Insekten, möglicherweise Käfer, die am Ende der Trias, vor ca. 200 Millionen Jahren, einen Selektionsdruck auf damals vorkommende gymnosperme Samenpflanzen ausgeübt haben. Das einseitige parasitäre Verhältnis zwischen Pollen fressendem Insekt und Pflanze wurde durch einen einfachen „Trick“ in ein mutualistisches umgewandelt, nämlich durch die Zusammenfassung der Pollen produzierenden und Samenanlagen tragenden Organe zu dem, was wir als Zwitterblüte bezeichnen. Und die Insekten werden jetzt regelrecht zur Speise eingeladen, indem durch auffällige Färbung von Blütenhüllblättern und Emission von Düften optische und olfaktorische Signale geschaffen wurden. Vom Insekt auf seiner Körperoberfläche mitgebrachte Pollenkörner aus anderen Blüten können nun (bei geringerer Pollenproduktion) mit sehr viel höherer Wahrscheinlichkeit in die Nähe der Samenanlagen bzw. auf die Narbe einer Blüte gelangen, als dies in der Regel bei der Windbestäubung der Fall ist. Der Verlust an Pollenkörnern durch Fraß kann also leicht in Kauf genommen werden.⁶ Überdies wurde der Pollen als ursprüngliche „Lockspeise“ – wahrscheinlich schon früh in der Evolution der Blütenpflanzen – durch den im Überfluss vorhandenen Zuckersaft, den Nektar,

6 Beispiele für „Pollenblumen“ ursprünglichen Charakters finden sich etwa bei Magnoliengewächsen (Magnoliaceae), Seerosen (Nymphaeaceae) und Sternanisgewächsen (Illiciaceae).



Abb. 3. Die Zwitterblüte *Irania hermaphroditica* aus der Oberen Trias Nordpersiens in einer Rekonstruktion; etwa doppelte natürliche Größe. Aus Schweitzer 1977.

ersetzt. In Coevolution entstanden dabei Insekten mit den für die Nektaraufnahme geeigneten leckend-saugenden und saugenden Mundwerkzeugen (Bienen, Schmetterlinge usw.). Typische Nektarblumen besitzen verständlicherweise oft nur wenige Staubgefäße. Neben den Insekten gesellten sich dann auch andere Tiergruppen als Bestäuber hinzu.

Mit den Pollenkörnern bzw. den Mikrosporangien kommen die Insekten (und andere bestäubende Tiere) in den verschiedenen Blütenformen, die sich im Verlauf der Evolution herausgebildet haben, an unterschiedlicher Stelle ihres Körpers in Berührung. Oft sind die Körperpartien, an denen die Pollenkörner aufgenommen und weggetragen werden, eng umgrenzt und je nach Blütenform festgelegt. Dies setzt bei gleichem Verhalten des bestäubenden Insekts (oder anderer Tiere) in den Blüten derselben Pflanzenart voraus, dass die Narbe, auf der der mitgebrachte Pollen abgeladen werden soll, die gleiche Position wie die Mikrosporangien einnimmt. Dies

würde aber unweigerlich zur Selbstbestäubung bzw. Selbstbefruchtung führen,⁷ wären nicht schon gleich zu Beginn der Angiospermen-Evolution Mechanismen entwickelt worden, die dem entgegenwirken. Ohne diese Mechanismen wäre die enorme Vielfalt der Angiospermen kaum denkbar. Auf die Selbstbefruchtung hemmenden bzw. Fremdbefruchtung fördernden Mechanismen im Einzelnen wird in einem entsprechenden Kapitel eingegangen werden. Und wir werden sehen, dass diese Mechanismen erst im Zusammenhang mit dem Einschluss der Samenanlagen in ein Gehäuse, der **Angiospermie** also, möglich werden konnten. Angiospermie ist eines der Erfolgskonzepte der Blütenpflanzen.

■ Fossilien alter Angiospermen

Die Beantwortung der Frage nach dem Ursprung der Angiospermen (Blütenpflanzen) bzw. der Angiospermen-Blüte kann nur über Fossilfunde erfolgen. Für deren Interpretation und Zuordnung ist neben der Altersbestimmung die Beschäftigung mit der frühen Phylogenie (Rekonstruktion des Stammbaums) der heute lebenden Blütenpflanzen auf der Grundlage von DNA-Sequenzanalysen sehr nützlich. Das Problem ist nur, ob wir es bei den ältesten Fossilfunden tatsächlich mit den ursprünglichsten Blütenpflanzen zu tun haben. Es bleibt ungewiss, ob sich nicht noch ältere Zeugen in älteren Gesteinsschichten verborgen halten.

Nach dem derzeitigen Wissensstand der Paläobotanik finden sich die ältesten Zeugnisse angiospermer (bedecktsamiger) Reproduktionsstrukturen in der Unteren Kreide und haben ein Alter von wenigstens 125 Millionen Jahren (Pollenfunde möglicher angiospermer Pflanzen werden auf 140–130 Millionen Jahre datiert). Vorherrschend sind dabei kleine (< 5mm) oft eingeschlechtige aus wenigen Organen bestehende Blüten. Dies scheint im Einklang mit den Blütenverhältnissen der basalsten rezenten Angiospermenfamilie, nämlich der auf Neukaledonien vorkommenden Amborellaceae mit nur einer Art *Amborella trichopoda* zu stehen. Ihre ziemlich kleinen (< 5mm) Blüten sind eingeschlechtig und zweihäusig (diözisch) verteilt. Die männlichen Blüten besitzen eine einfache aus 5–11 Gliedern bestehende Blütenhülle und 10–21 Staubgefäße bei spiraliger Anordnung der Blütenorgane. Die weiblichen Blüten weisen zwischen Blütenhülle und einigen (meist 5–8) freien Karpellen (Fruchtblättern) einige wenige sterile Staubgefäße (Staminodien) auf. Unter den rezenten Blütenpflanzen folgen auf die Amborellaceae die Seerosengewächse (Nymphaeaceae) mit im Allgemeinen recht großen zwittrigen Blüten und unbestimmter Organzahl.

Aufsehen erregte neuerdings ein Fossil, das im nordöstlichen China gefunden wurde: *Archaeofructus* (mit zwei Arten *A. liaoningensis* und *A. sinensis*). Das Fossil wurde zeitlich zunächst dem späten Jura zugeordnet. Neuere Datierungen ergaben jedoch eine Zuordnung zur Unteren Kreide, aus der andernorts bereits reproduktive Strukturen alter Angiospermen bekannt sind.

Bei *Archaeofructus* (→ Abb. 4) finden sich im Reproduktionsbereich an langen Achsen terminal zahlreiche fruchtblattähnlich gefaltete Strukturen, die wenige (*A. liaoningensis*) oder viele (*A. sinensis*) Samenanlagen bzw. Samen einschließen. Unterhalb der karpellähnlichen Organe erstreckt sich an der Achse eine Zone mit zahlreichen mikrosporangiaten Organen, die vielleicht ähnlich gebaut sind wie typische Staubgefäße rezenter Blütenpflanzen; aus dem nicht sonderlich guten Erhaltungszustand der Fossilien ist nicht eindeutig zu entnehmen, ob sich die Mikrosporen bzw. Pollen produzierenden Organe aus vier Mikrosporangien (Pollen-säcken) zusammensetzen (jeweils zwei durch ein Konnektiv voneinander getrennt; siehe unter

⁷ Eine auf eine Selbstbestäubung erfolgende Selbstbefruchtung ist wegen der dadurch verminderten genetischen Rekombinationsrate in aller Regel abträglich.



Abb. 4. Das bislang älteste Fossil eines Bedecktsamers: *Archaeofructus sinensis* aus der Unteren Kreide . – a, Versteinerung (Vitrine Senckenberg-Museum Frankfurt). – b, Rekonstruktion (Original K. Simons & D. Dilcher in Sun et al. 2002). Unter den mehrsamigen gefalteten (plikaten) Fruchtblättern (♀) stehen Pollen produzierende (♂) Organe (Mikrosporangien).

Staubgefäß = Stamen). Zuweilen scheinen die Mikrosporangien-Organen auch zu fehlen, d.h. die Achse trägt dann ausschließlich „Karpelle“. Genauere Analysen machen ersichtlich, dass zumindest an manchen Stellen die Pollen produzierenden Organe nicht unmittelbar an der Achse sondern paarweise oder zu wenigen auf kurzen gemeinsamen Stielchen, die der Achse entspringen, sitzen. Auch die gestielten „Karpellstrukturen“ scheinen manchmal paarweise gruppiert zu sein. Man kann die Frage – auch wenn diese nur unbefriedigend beantwortet werden kann – stellen: Zwitterblüte oder zwittriger Blütenstand? Wenn man davon ausgeht, dass die Blüte einer rezenten Angiosperme ein im Wachstum begrenztes **einachsiges** System darstellt, ungeachtet, dass die an der Blütenachse sitzenden Organe mehr „Achsen“- (z.B. Staubgefäße) oder „Blatt“-Charakter (z.B. Blütenhüllblätter) aufweisen können, ist rein formal die geschilderte Reproduktionseinheit von *Archaeofructus* als mehrachsiges Gebilde ein Blütenstand.

Modellhaft können wir natürlich das mehrachsige Reproduktionsgebilde leicht in ein einachsiges überführen, nämlich durch Reduktion und Kondensation. Dann muss nur noch eine „Blüten“-Hülle hinzukommen – eine solche besitzt *Archaeofructus* nicht –, und wir erhalten eine Zwitterblüte (vom Pollenblumen-Typ). Diese Stammbaum orientierte „Spielerei“ lässt sich deshalb nur modellhaft betreiben, weil *Archaeofructus* mit hoher Wahrscheinlichkeit eine bereits spezialisierte frühe Blütenpflanze war, die wohl selbst nicht als direkter bedecktsamiger Vorläufer von einer solchen mit größeren Zwitterblüten, deren Organzahl relativ hoch und unbestimmt ist, in Frage kommt. *Archaeofructus* war – und dies zeigt der gut erhaltene mit den reproduktiven Strukturen verbundene vegetative Unterbau – wahrscheinlich eine untergetauchte lebende Wasserpflanze. Die Blätter sind wie bei vielen rezenten submersen Wasserpflanzen

(z.B. Tausendblatt *Myriophyllum*, Hornblatt *Ceratophyllum*) durch feine Zerteilung stark oberflächenvergrößert, eine Anpassung an den geringen O₂-Gehalt im Wasser.

Wenn wir auch heute nicht wissen, wie die Blüten der ersten Angiospermen aussahen, so können wir nach unserem derzeitigen paläobotanischen Wissen annehmen, dass bereits während der Unteren Kreide, besonders was die Zahlen- und Stellungsverhältnisse der Blütenorgane betrifft, eine hohe Plastizität im Blütenbau herrschte und vielleicht auch die Grenze zwischen Blüten (einachsig) und Blütenständen (mehrachsig) noch viel flexibler war.

Ausgewählte weiterführende Literatur

Bateman et al. 2006, Crane et al. 2004, Crepet & Friis 1987, Crepet et al. 1991, Endress 2001, Endress & Igersheim 2000a, Friedman 2006, Friis & Endress 1990, Friis et al. 2000, 2003, 2005, Hofmeister 1851, Schweitzer 1977, Stuessy 2004, Sun et al. 1998, 2002, Tobe et al. 2000, Wettstein 1924, Williams & Friedman 2002, 2004

Kurze Beschreibung einer Angiospermen-Blüte – einige Grundbegriffe

Der Gegenstand unserer Betrachtung, die Blüte, lässt sich nicht umfassend definieren; zu vielgestaltig sind die Blüten bei den Angiospermen, und zu wenig wissen wir über ihre phylogenetische Herkunft. Deshalb bleibt uns nur, die Teile, die eine Blüte aufbauen können, zu benennen. Wenn wir uns dabei dennoch eines Modells, wie es in → Abb. 5 dargestellt ist, bedienen, so müssen wir uns klar darüber sein, dass dieses Modell real nicht existiert und schon gar nicht eine „Urbüte“ im phylogenetischen Sinne vorgibt. Das Modell ist nicht mehr und nicht weniger als ein didaktisches Konstrukt, das die (vorerst) wesentlichen Teile in der Summe beinhaltet und für die Definition einiger Grundbegriffe geeignet ist.

Im vollständigen Falle besteht eine Blüte aus **Perianth** (Blütenhülle, häufig aus Kelchblättern = Sepalen und Kronblättern = Petalen), **Androeceum** (Bereich der Pollen produzierenden = Mikrosporangien tragenden Organe = Stamina = Staubgefäße) und **Gynoeceum** (Bereich der Samenanlagen bzw. Makrosporangien tragenden und/oder umhüllenden Organe = Karpelle = Fruchtblätter; diese sehr häufig einen gemeinsamen Stempel = Pistill mit Fruchtknoten = Ovarium, Griffel = Stylus und Narbe = Stigma bildend). Die Blütenorgane sitzen in der genannten Reihenfolge von außen nach innen an der **Blütenachse**, die in ihrem Wachstum begrenzt ist, das heißt, bei der Bildung des Gynoeceums aufgebraucht wird. Davon abweichend können beispielsweise im Androeceum die Staubgefäße auch gebündelt jeweils über eine gemeinsame Basis mit der Blütenachse in Verbindung stehen (Stamenbündel als komplexe Androecealorgane).

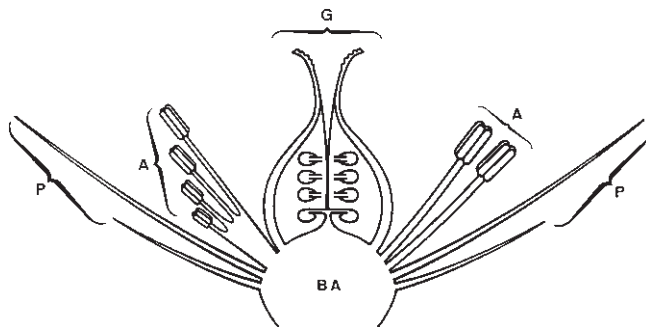


Abb. 5. Modell einer Angiospermen-Blüte. A = Androeceum (links: Staubgefäßbündel, rechts: Einzelstaubgefäße), BA = Blütenachse, P = Perianth (Perigon oder Differenzierung in Kelch und Krone), G = Gynoeceum (aus Karpellen).

Der genetische Ansatz zur Organdetermination in einer Blüte – vom A-B-C-Modell zum A-B-C-D-E-Modell

Genetische Untersuchungen auf molekularer Grundlage lassen sich bevorzugt an *Arabidopsis thaliana* (Acker-Schmalwand, Brassicaceae) durchführen. Der Vorteil dieser Versuchspflanze besteht einmal in der Kürze ihres Lebenszyklus – von der Samenkeimung bis zur Fruchtreife vergeht nur ein Monat –, zum anderen darin, dass sie das kleinste bekannte Genom unter den Höheren Pflanzen aufweist (seit 2000 als erstes Genom einer Blütenpflanze vollständig sequenziert) und durch eine gewisse „Mutierfreudigkeit“ ausgezeichnet ist. *Arabidopsis* kann damit mit dem genetischen Versuchstierchen *Drosophila* verglichen werden. Die Blüten von *Arabidopsis* besitzen nach Kreuzblütlermanier vier Kelchblätter, vier Kronblätter, zwei äußere kürzere und vier innere längere Staubgefäße sowie einen für die Familie typischen aus zwei Karpellen aufgebauten Fruchtknoten (Diagramm → Abb. 6a). Genetische Untersuchungen an der *Arabidopsis*-Blüte haben ergeben, dass für die Determination dieser vier Organkategorien sogenannte homöotische⁸ Gene verantwortlich sind, die sich auf drei Genklassen verteilen, nämlich A, B und C. Die Organidentität wird nun entweder durch die Funktion von nur einer Genklasse oder durch Expressionsüberlagerung zweier Klassen determiniert; letzteres trifft für die Blumenkrone und das Androeceum zu: Genklasse A ist für die Kelchblätter bestimmend, die Genklassen A und B zusammen für die Kronblätter, die Genklassen B und C für die Staubgefäße und die Genklasse C allein für die Fruchtblätter (→ Abb. 6b). Übergangsformen zwischen den einzelnen Organkategorien, seien sie teratologischer Natur oder wie im Falle der Seerosen-Blüte (*Nymphaea*) mit Übergängen zwischen der Blütenhülle und dem Androeceum permanent auftretend, können nach dem A-B-C-Modell durch geringere oder stärkere Expression der betreffenden, sich in ihrer Wirkung überlappenden Gene interpretiert werden (siehe auch Kapitel „Nektarorgane“).

Bestimmte Mutanten von *Arabidopsis thaliana* zeigen, dass unabhängig von der Organidentität die Organorte am Blütenvegetationskegel bzw. an der Blütenachse fixiert sind (→ Abb. 7). In der Mutante „*apetala 2-1*“ nehmen beispielsweise vier zusätzliche Stamina die Orte der vier Kronblätter ein. In der Mutante „*apetala 3-1*“ („*pistillata-2*“) sind sämtliche Stamina am gleichen Ort durch sechs zusätzliche Karpelle ersetzt. Wir können daraus schließen, dass die Stellungsverhältnisse in der Blüte auf einer anderen genetischen Ebene als auf der der Organidentität reguliert werden.⁹

Entsprechende molekulargenetische Analysen zur Blütenentwicklung wurden bald darauf auch beim Löwenmäulchen (*Antirrhinum majus*) durchgeführt. Die erzielten Ergebnisse

8 Der Begriff leitet sich von „Homöosis“ ab. Darunter wird das Auftreten einer Organkategorie an einer falschen Stelle verstanden (z.B. die Bildung von Karpellen anstelle von Staubgefäßen; siehe oben im Folgenden).

9 Eine Rolle könnten dabei Glutaredoxine spielen. Diese Oxidoreduktasen, die sonst beispielsweise bei der Abwehr von oxidativem Stress eine wichtige Rolle spielen, haben wohl auch die Fähigkeit, nachträglich Proteine zu verändern, die in die Blütenentwicklung involviert sind.

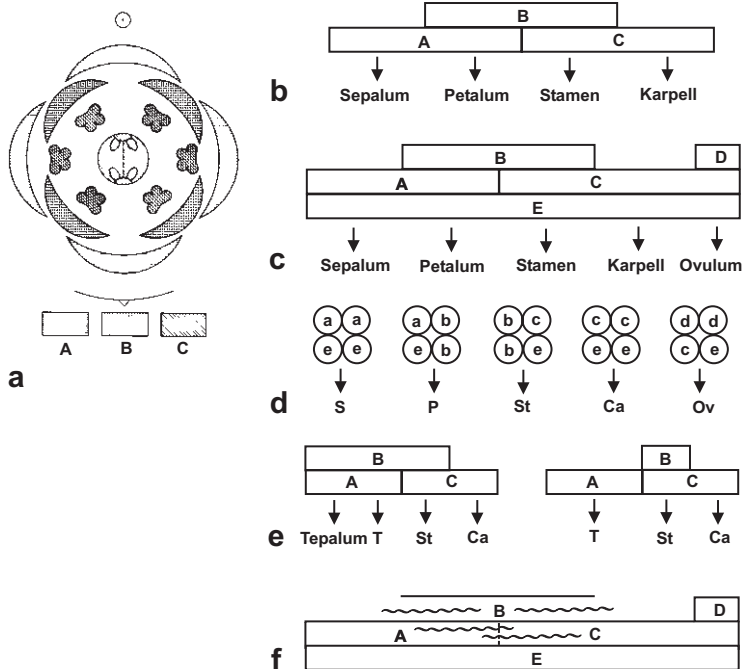


Abb. 6. Das genetische Modell zur Blütenorgandetermination. – a, Blütendiagramm von *Arabidopsis* (Brassicaceae). Die morphogenetische Wirkung der Gene A (horizontale Schraffur), B (vertikale Schraffur) und C (schräge Schraffur): Die vier Organregionen einer Blütenanlage sind der Wirkungsbereich dreier Klassen homöotischer Gene. In Anlehnung an Coen & Meyerowitz 1991. – b, Klassisches A-B-C-Modell in Blockdarstellung (vgl. a). – c, A-B-C-D-E-Modell der Blütenorgan-Spezifizierung bei den Kern-Eudikotylen (vgl. Kladogramm Abb. 258 im Anhang; verändert aus Theissen 2001, Zahn et al. 2005). – d, „Blüten-Quartett-Modell“ der Blütenorgan-Spezifizierung (bei *Arabidopsis*). Dieses Modell beschreibt die Bestimmung der Organidentität durch die Aktivität von fünf verschiedenen mutmaßlichen Tetrameren von Transkriptionsfaktoren, gebildet von MADS-Box-Proteinen (modifiziert nach Theissen & Saedler 2001, Zahn et al. 2005). – e, A-B-C-Modell Modifikationen (links: *Tulipa*, rechts: *Rumex*): „Modell der sich verschiebenden Grenzen“ („sliding-boundary-model“). D+E-Funktion zur Vereinfachung nicht berücksichtigt. – f, A-B-C-D-E-Modell für basale Angiospermen: „Modell der verwischten Grenzen“ („fading-borders-model“). e + f konstruiert nach den Ergebnissen von Kanno et al. 2004, Buzgo et al. 2005, Kim et al. 2005. – A, B, C, D, E: Wirkungsorte der Gene (bzw. Zusammenspiel der Proteine a, b, c, d, e), Ca = Karpell, P = Petalum, S = Sepalum, St = Staubgefäß, Ov = Samenanlage (Ovulum).

entsprechen denen von *Arabidopsis thaliana*. Da die Organidentitätsgene zwischen diesen nicht näher miteinander verwandten Blütenpflanzenarten – das Löwenmäulchen gehört zu den „Rachenblütlern“ (Plantaginaceae-, Scrophulariaceae) – austauschbar sind und dabei ihre Wirkung beibehalten, wurde auf eine gewisse Ubiquität dieser Genklassen innerhalb der Blütenpflanzen geschlossen, was durch entsprechende Untersuchungen an einigen weiteren Blütenpflanzen-Arten Bestätigung fand.

Untersuchungen zunächst an Petunien (Solanaceae) und dann an anderen Arten haben gezeigt, dass die Samenanlagen als fünfte Organkategorie aufzufassen sind, die durch die Funktion einer zusätzlichen Genklasse, nämlich D, determiniert wird. Das A-B-C-Modell konnte also auf ein A-B-C-D-Modell erweitert werden.

Die ABCD-Gene alleine sind aber nicht ausreichend für die Bestimmung der Organidentität. Dazu ist eine weitere Klasse von Genen nötig, die als Genklasse E bezeichnet wird. Daher

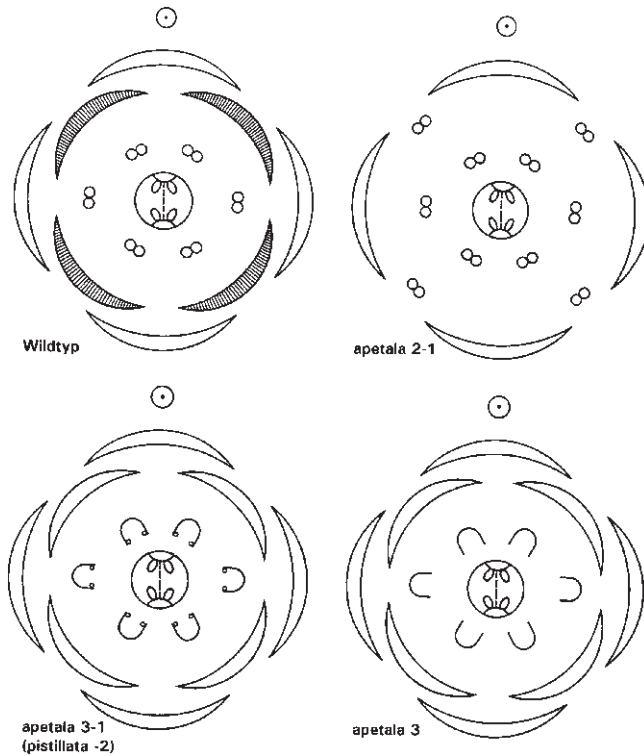


Abb. 7. Blütendiagramme vom Wildtyp und von homöotischen Mutanten von *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae; Mutanten nach Meyerowitz et al. 1989, 1991).

wurde das 1991 aufgestellte klassische A-B-C-Modell im Jahr 2000 zum A-B-C-D-E-Modell erweitert, wobei die E-Funktion in allen Organkategorien für die Bestimmung der Identität erforderlich ist (→ Abb. 6c).

Wie aber spielen die verschiedenen Gene zusammen? Die Gene A, B, C, D und E codieren Transkriptionsfaktoren, d.h. Proteine, die spezifische DNA-Regionen anderer Gene erkennen und deren Transkription beeinflussen. Ein gemeinsames Merkmal der (meisten) A-, B-, C-, D- und E-Gene ist eine konservative DNA-Sequenz, MADS-Box genannt.¹⁰ Diese Sequenz codiert für den DNA-bindenden Abschnitt des jeweiligen Transkriptionsfaktors. Die entsprechenden A-, B-, C-, D- und E-Proteine binden an das Zielgen, dessen Transkription sie kontrollieren, nicht als Dimere sondern in größeren Komplexen. So postuliert das „Blüten-Quartett-Modell“ fünf verschiedene tetramere Komplexe von MADS-Proteinen, die dann die Blütenorganidentität beeinflussen (→ Abb. 6d).

Da bei den bisher untersuchten Angiospermen jeweils homologe A-, B-, C-, D- und E-Gene gefunden wurden, darf angenommen werden, dass die Festlegung der Blütenorganidentität nach weitgehend konservierten Grundprinzipien erfolgt. Das bisher vorgestellte A-B-C-D-E-

¹⁰ Der Name MADS-Box leitet sich ab von den Initialen der ersten vier – diesen Genabschnitt enthaltenen – analysierten Gene (= MADS-Box-Gene → MADS-Box-Proteine): MCM1 aus Hefe, AGAMOUS aus *Arabidopsis*, DEFICIENS aus *Antirrhinum*, SRF aus dem Menschen. Gene der A-Funktion gehören teilweise zu einer anderen Familie von Transkriptionsfaktoren (APETALA2-Familie).

Modell erfasst die Verhältnisse in Blüten wie sie bei den meisten **Eudikotylen** (= Rosatae, siehe → Abb. 258 im Anhang) zu finden sind. Ungefähr 74% aller Angiospermen-Arten gehören zu dieser Gruppe, bei der die Blütenorgane in fixierter Zahl in vier oder fünf Kreisen¹¹ angeordnet sind. Im Gegensatz dazu sind bei den **Monokotylen** (= Liliatae), die ungefähr 22% aller Angiospermen-Arten stellen, die Blütenorgane typischerweise in fünf dreizähligen Kreisen angeordnet, und die Blütenhüllblätter sind in vielen Fällen gleich gestaltet. Wie muss das A-B-C-D-E-Modell „abgewandelt“ werden? In der Tulpe (*Tulipa*) – wie wahrscheinlich bei vielen anderen Monokotylen – werden die B-Gene in beiden Blütenhüllblattkreisen (und in den Staubgefäßen) exprimiert, d.h. es kommt verglichen mit dem Eudikotylen-Modell zu einer Ausdehnung der B-Funktion zur Peripherie der Blüte hin (→ Abb. 6e links). Eine andere Möglichkeit ist beim (dikotylen) Sauer-Ampfer (*Polygonum acetosa*, Polygonaceae) verwirklicht, wo das Perigon ohne die Mitwirkung der B-Funktion realisiert wird (→ Abb. 6e rechts). Die Modifikationen bei der Tulpe und beim Ampfer lassen sich als „Modell der sich verschiebenden Grenzen“ („sliding-boundary model“) in den Wirkungsorten der B-Gene beschreiben, da das Perigon durch eine Verschiebung der B-Funktion nach außen (Expansion) oder nach innen (Kontraktion) erhalten wird.

Die verbleibenden ca. 4% der Blütenpflanzen-Arten gehören zu den **Basalen Angiospermen** (= Magnoliatae), die neben *Amborella*, den Seerosengewächsen (Nymphaeaceae) und den Austrobaileyaales mit dem Sternanis *Illicium* hauptsächlich den „Verwandtschaftsbereich der Magnolien“ umfassen. Diese Gruppe zeigt trotz der geringen Artenzahl eine beträchtliche Diversität in den Blütenformen und -strukturen. Die Blüten variieren in Größe, Organzahl und -stellung. Gene der B-Klasse werden sowohl in spiralig oder wirtelig angeordneten Blütenhüllblättern als auch in den Stamina (und eventuell vorkommenden Staminodien) exprimiert. Allerdings scheint das Expressionsmuster in der Perianthentwicklung weder einheitlich noch konstant zu sein (in den Eudikotylen ist die B-Wirkung in allen Entwicklungsstadien der Petalen und Stamina gleichmäßig). In ähnlicher Weise ist die Expression der A- und C-Gene in einem größeren Bereich des Blütenvegetationskegels zu beobachten. Diesen Befunden wird im „Modell der verwischten Grenzen“ („fading borders model“) der Wirkungsorte der Gene A, B und C Rechnung getragen (→ Abb. 6f), das postuliert, dass in den Basalen Angiospermen die Organidentität durch eine breite und überlappende Expression der Blütene Gene reguliert wird, wobei die Expression zu den Grenzen der Wirkungsweise hin schwächer wird.

Das A-B-C-D-E-Modell mit festgelegten Grenzen der Wirkungsorte der Gene (→ Abb. 6c) trifft innerhalb der Dikotylen also nur auf die Kern-Eudikotylen zu und dürfte den Endpunkt einer Entwicklungsreihe mit fließenden und überlappenden Wirkungsorten der Gene (→ Abb. 6f) darstellen. Mit anderen Worten: Das Muster der breiten Genexpression der homologen A-, B- und C-Gene ist ursprünglich und das A-B-C-D-E-Modell mit den definierten Grenzen der Wirkungsorte der Gene ist abgeleitet.

Die B-Gene der Basalen Angiospermen, der Monokotylen und auch der basalen Eudikotylen, etwa der Ranunculales, die die Schwestergruppe zu allen anderen Kern-Eudikotylen bilden (siehe → Abb. 258 im Anhang), gehören zu den sogenannten „Paläo-Linien“ der verschiedenen homologen B-Gene. Diese zeigen, wie erwähnt, ein räumliches und zeitliches Expressionsmuster, das auf komplexere Funktionen und Wechselwirkungen schließen lässt als dem fixierten und (wohl) einheitlicheren A-B-C-D-E-Modell der Kern-Eudikotylen zugrunde liegt. Die Paläo-Linien resultieren aus Gen-Vervielfältigungen nach der Spaltung der Gymnospermen und

11 In der morphologischen Terminologie wird ein Androeceum als zweikreisig bezeichnet, wenn ein äußerer und ein innerer Kreis von Staubgefäßen alternierend und nacheinander angelegt werden. In den genetischen Modellen wird, gleichgültig ob ein oder zwei Kreise von Staubgefäßen vorhanden sind, das Androeceum als ein Organkreis behandelt. In den genetischen Ansätzen ist also der Wirtelbegriff unglücklicherweise für die Wirkungsorte der homöotischen Gene übernommen worden. Es ist besser, in den genetischen Modellen statt von Organkreisen von Organkategorien zu sprechen.

Angiospermen noch vor deren weiteren Entfaltung. Ein zweiter Schub von Gen-Vervielfältigungen fand an der Basis der Kern-Eudikotylen statt und führte wahrscheinlich zu der engen Petalen-spezifischen Funktion der B-Gene.

Homologe der floralen homöotischen Gene der Klassen B, C und D finden sich bereits bei den Nacktsamern (Gymnospermen). Da zudem die homologen B-Gene bei den Gymnospermen nur in männlichen Reproduktionsstrukturen exprimiert werden, kann angenommen werden, dass die ursprüngliche Funktion der B-Gene in der Differenzierung von männlichen (B-Gen-Expression „an“) bzw. weiblichen Reproduktionsorganen (B-Gen-Expression „aus“) liegt. Das „A-B-C-D-E-System“ der Blütenorganidentität ließe sich damit also von einem älteren „B-C-D-System“ ableiten. Das Fehlen der A-Gene und die ursprüngliche Funktion der B-Gene in der Geschlechtsdifferenzierung bei den Gymnospermen passt zu der Annahme, dass die ersten Angiospermen-Blüten vielleicht noch keine Blütenhülle besaßen (siehe Fossil *Archaeofructus* → Abb. 4; allerdings kann, wie vorne dargelegt, der reproduktive Komplex von *Archaeofructus* auch als zwittriger Blütenstand interpretiert werden).

Bei der Angiospermen-Evolution muss also eine Veränderung in der B-Funktion von der reinen Kontrolle der Geschlechtsbestimmung vielleicht über schon gefärbte Tepalen zur eindeutigen Spezifizierung der Petalen stattgefunden haben. A- und E-Gene sind wohl in der Samenpflanzen-Evolution erst später als die B-, C- und D-Gene entstanden. Da speziell die Gene der Klasse E für die eindeutige Bestimmung der Organidentität in allen Organkategorien nötig sind, scheint diesen eine Schlüsselrolle bei der Entstehung der Zwitterblüten zuzukommen.

Ausgewählte weiterführende Literatur

Albert et al. 1998, Buzgo et al. 2005, Coen & Carpenter 1992, Coen & Meyerowitz 1991, Colombo et al. 1995, Cui et al. 2006, Endress 1992a, Erbar in press, Erbar & Leins 1997a, Greyson 1994, Jack 2004, Jordan 1993, Kanno et al. 2003, Kim et al. 2004, 2005, Kramer & Hall 2005, Kramer & Irish 1999, Kramer & Zimmer 2006, Leins & Erbar 1997, Meyerowitz et al. 1989, 1991, Park et al. 2004, Smyth et al. 1990, Theißen 2001, 2005, Theißen & Saedler 2001, Theißen et al. 2002, Xing et al. 2006, Zahn et al. 2005a, b

Differentielles Wachstum und Organabgrenzung

Die ersten erkennbaren Entwicklungsprozesse der Blüten bestehen in der Aufwölbung eines Blütenvegetationskegels. Dies geschieht sehr oft in der Achsel einer Blattanlage, welche sich in der Regel zu einem gegenüber den Laubblättern reduzierten sogenannten Hochblatt entwickelt. Der aus meristematischem Gewebe (Bildungs- bzw. Teilungsgewebe) bestehende Blütenvegetationskegel zeigt, nachdem er sich vergrößert hat, oft eine typische histologische Differenzierung in eine, häufiger zwei, in selteneren Fällen drei oder mehrere Außenschichten, deren Zellen plasmareich sind und sich nur antiklin teilen, das heißt, bei der Zellvermehrung neue Wände einziehen, die senkrecht zur Oberfläche des Vegetationskegels verlaufen (→ Abb. 8a). Plasmareiches Bildungs- oder Teilungsgewebe bezeichnen wir als **embryonales Meristem**. Der embryonale Meristemmantel des Vegetationskegels umgibt einen Kern ebenfalls teilungsfähiger Zellen, deren embryonaler Charakter durch die Bildung kleinerer oder größerer Vakuolen schwindet. Dabei kann die Teilungsaktivität in diesem als **vakuolisiertes Meristem** zu bezeichnenden Gewebe noch lange Zeit anhalten. Die Vakuolisierung der Zellen geht natürlich einher mit einer Zellvergrößerung (Zellstreckung).

Wenn der Blütenvegetationskegel eine bestimmte Größe erreicht hat, gliedern sich an ihm in der Regel von unten nach oben bzw. außen nach innen (akropetal bzw. zentripetal) die Primordien (Anlagen) der Blütenorgane aus. Dabei teilen sich embryonale Zellen der zweiten oder/und der dritten Außenschicht periklin, das heißt, es werden nach einer antiklinen Zellstreckung und anschließenden Mitose Wände, die parallel zur Vegetationskegeloberfläche verlaufen, eingezogen (→ Abb. 8b–c). Die äußerste Schicht folgt der Vorwölbung mit einer Flächenvergrößerung ausschließlich durch antikline Zellteilungen. Sie bleibt auch während der weiteren Entwicklung in der Regel einschichtig und wird, als spätere Epidermis, Dermatogen genannt. Die Vorwölbungen der jungen Organanlagen sind im Querschnitt oft kreisförmig und bestehen anfangs nur aus embryonalem Teilungsgewebe. In der Regel setzt jedoch bald auf der Außenseite der Organanlagen, also auf der der Spitze bzw. dem Zentrum des Vegetationskegels abgewandten Seite, die man auch die Dorsalseite nennt, ein stärkeres Wachstum ein. Dieses wird nicht nur von Zellteilungen, sondern auch von Zellstreckungen verursacht, welche letztere natürlich von Vakuolisierung begleitet sind. Die Folge ist, dass sich die Anlagen zur Blütenmitte hin krümmen (Hyponastie, Akrovergenz, → Abb. 8d). In der weiteren Differenzierung der Organe kann es an unterschiedlichen Stellen zu höherer bzw. niedrigerer Teilungsaktivität kommen. Je nach Lage eines Meristems unterscheiden wir zwischen **Spitzen-** (Apikal-), **Flanken-** und **Randmeristem**. Ist im Innern eines Organs oder unterhalb desselben (z.B. in der Blütenachse) ein Teilungsgewebe tätig, so handelt es sich um ein sogenanntes **interkalares Meristem**. Spitzen- und Randmeristeme haben oft embryonalen Charakter, was jedoch nicht bedeuten muss, dass in ihnen häufiger Mitosen auftreten als in den benachbarten bzw. von ihnen umgebenen vakuolisierten Teilungsgeweben (beim Flächenwachstum eines Kronblattes beispielsweise können in verschiedenen Entwicklungsstadien die Mitosen einigermaßen gleichmäßig verteilt sein; → Abb. 9). Ein interkalares Meristem kann durch zweierlei

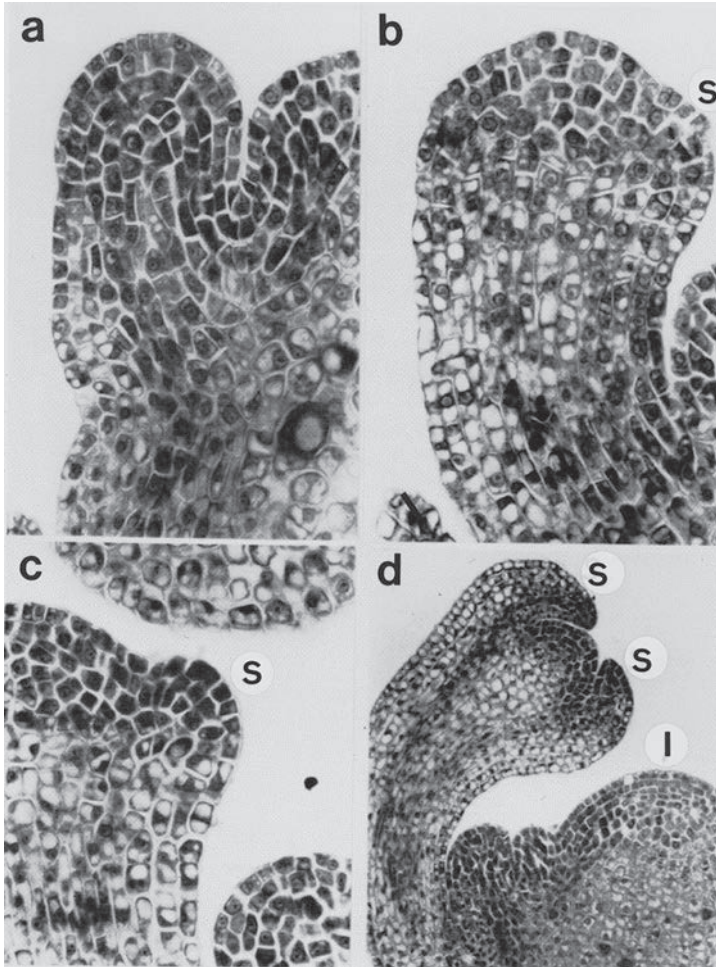


Abb. 8. *Sisymbrium strictissimum* (Steife Rauke, Brassicaceae). – a, Längsschnitt durch eine Blütenanlage mit noch organfreiem Vegetationskegel. – b, Blütenanlage mit Vorwölbung eines Kelchblattprimordiums. – c, Kelchblattprimordium etwas älter. – d, Längsschnitt durch eine ältere Blütenanlage mit zwei Kelchblattprimordien. – I = Infloreszenzspitze, S = Sepalum (Kelchblatt). Aus Merxmüller & Leins 1967.

Zellteilungsmuster gekennzeichnet sein und entsprechend als **Initialmeristem** (mit einer Initialzone, in der gehäuft Mitosen stattfinden; → Abb. 10) oder als **diffuses Meristem** (mit einer gleichmäßigen Verteilung der Mitosen und einer Vergrößerung des Teilungsgewebes im gleichen Maße wie der betreffende Organabschnitt; siehe → Abb. 101) bezeichnet werden. Auch nach der Herkunft der Meristeme lässt sich eine Unterscheidung treffen: Ein **primäres Meristem** leitet sich direkt vom Blütenvegetationskegel ab, ein **sekundäres Meristem** entsteht neu (de novo-Meristem). Zu den letzteren können wir auch Bereiche höherer Zellteilungsaktivität mit bevorzugter Teilungsrichtung innerhalb eines bereits bestehenden Meristems mit geringerer Teilungsaktivität rechnen.

Zusammenfassend halten wir fest, dass Entwicklung differenzielles Wachstum bedeutet, das sich letztlich auf differentieller Genaktivierung gründet. Anfänglich ist mehr das Teilungs-

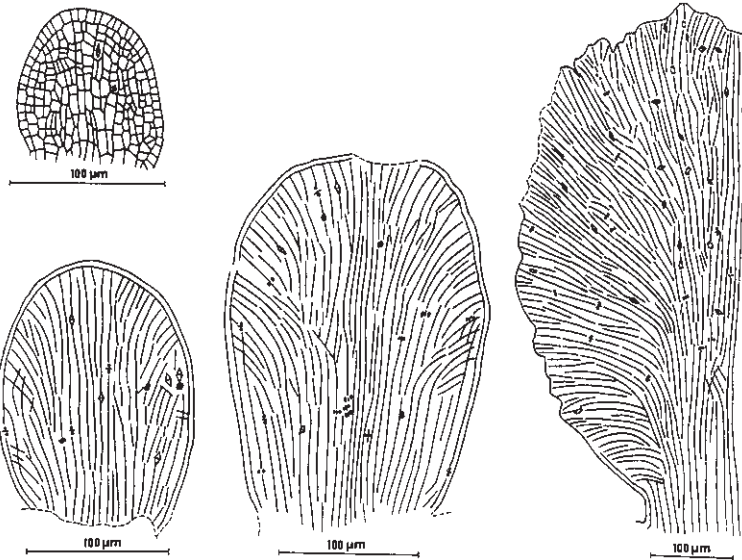


Abb. 9. Flächenschnitte durch unterschiedlich weit entwickelte (innere) Kronblattanlagen von *Hypecoum imberbe* (Lappenblume, Fumariaceae) mit gerade zu beobachtenden Mitosestadien. In den drei unteren Bildern sind Zellreihen durch einfache Linien wiedergegeben. Original R. Lehming.

wachstum, späterhin immer mehr das Streckungswachstum betont. Sämtliche Blütenorgane entstehen am Blütenvegetationskegel exogen. Der Blütenvegetationskegel selbst entwickelt sich zur Blütenachse. Zwischen Blütenachse und Blütenorgan besteht naturgemäß ein räumliches Kontinuum. Jede Grenzziehung zwischen beiden ist daher willkürlich. In der Praxis wollen wir eine Abgrenzung in der Insertionsfläche des Blütenorgans festlegen, dessen wohl bewusst, dass unsere künstliche Grenzfläche mitten durch Zellen hindurch führt.

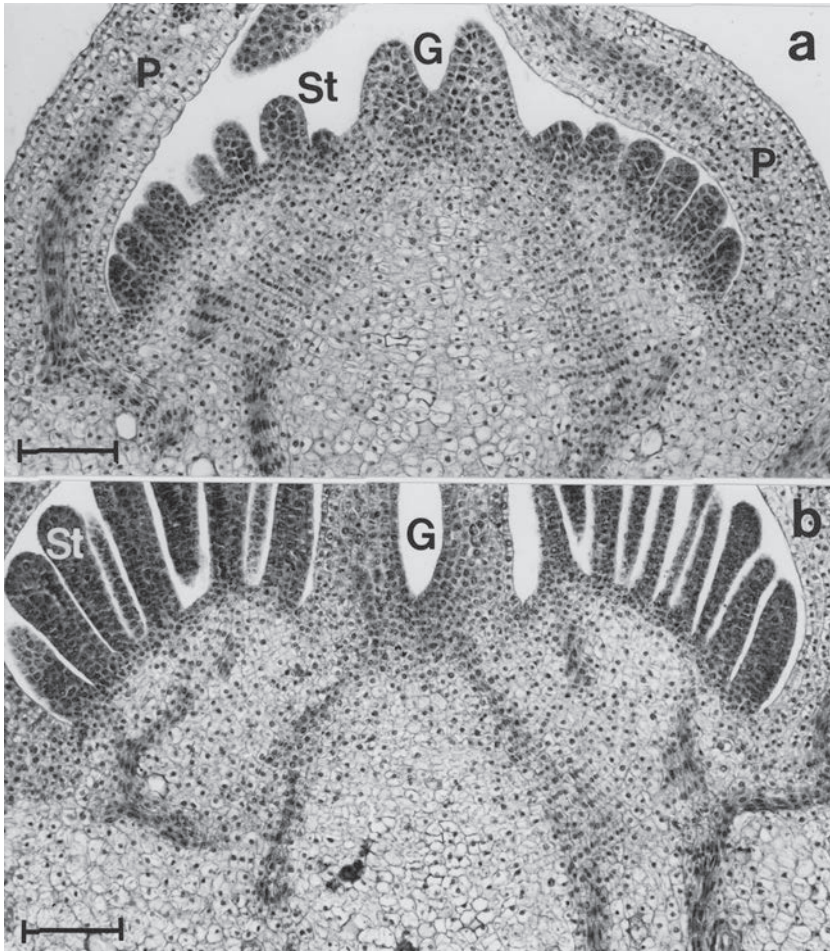


Abb. 10. Interkalärer Meristemring in der Blütenachse eines Rahmapfelgewächses (*Monodora crispata*, Annonaceae). – a, Junges Stadium. – b, Älteres Stadium im Knospenlängsschnitt. – G = Gynoeceum, P = Petalum, St = Stamen; der Messbalken entspricht 100 μ m. Aus Leins & Erbar 1980.

Ausgewählte weiterführende Literatur

Guttenberg 1960, Leins 1983, Schüepp 1926

Organzahl und Organstellung in den Blüten

Hinsichtlich der Zahlen- und Stellungsverhältnisse der Blütenorgane herrscht bei den Angiospermen eine große Vielfalt. Im einen Extrem kann eine Blüte in einzelnen oder allen Bereichen (Perianth, Androeceum und Gynoeceum) aus zahlreichen, in der Zahl nicht fixierten Organen aufgebaut sein (z.B. *Magnolia*-Arten, Magnoliaceae; Androeceum von *Annona montana*, Annonaceae, aus etwa 2000 Stamina; Gynoeceum von *Annona muricata* aus etwa 500 Karpellen). Im anderen Extrem besteht eine Blüte nur aus einem einzigen Staubgefäß (z.B. bei *Euphorbia*, Euphorbiaceae, siehe → Abb. 122) oder einem einzigen Karpell (z.B. bei *Ascarina*, Chloranthaceae).

■ Spiralblüten mit großer und unbestimmter Organzahl

Blüten mit großer (aber auch kleinerer) und unbestimmter Organzahl zeigen oft ein spiralgiges (schraubiges) Bildungsmuster ihrer Organe. So entstehen etwa beim Sternanis (*Illicium*, Illiciaceae, → Abb. 11) alle Blütenglieder streng von unten nach oben (akropetal bzw. zentripetal) am Blütenvegetationskegel in einer Schraube mit einem einigermaßen konstanten Winkel zwischen aufeinander folgenden Organen (→ Abb. 12). Dieser Winkel wird **Divergenzwinkel** genannt. Sein durchschnittlicher Wert liegt beim Sternanis und manchen anderen Arten mit vielgliedrigen



Abb. 11. Blüte vom Sternanis *Illicium floridanum* (Illiciaceae).

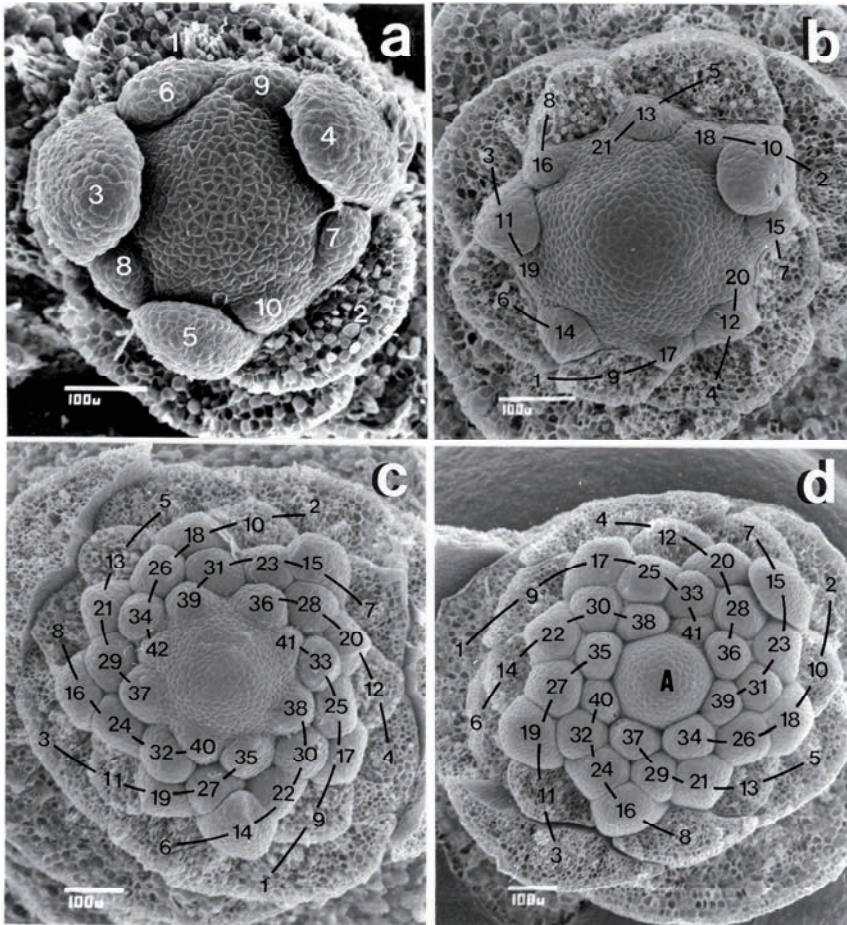


Abb. 12. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien von Blütenknospen des Sternanis (*Illicium anisatum*, Illiciaceae) die spirale Anlagenfolge der Organe zeigend (Nummerierung in den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen nach der Sequenz, Limitdivergenz). Die Parastichen mit der Kontaktzahl 8 sind durch die Bogenlinien verdeutlicht. – a, Anlage Blütenhülle. – b, Übergang Perianth-Androeceum. – c, Durchgehende Blütenspirale bis ins Gynoeceum hinein; zum Gynoeceum gehören die Anlagen 35-42. – d, Eine Besonderheit bei *Illicium* ist die zapfenförmige Vergrößerung des Achsenrestes (A; siehe dazu Seite 90). Aus Erbar & Leins 1983.

Blüten (z.B. *Magnolia*-Arten) zwischen 137 und 138 Winkelgraden. Im Einzelnen können die Winkel von ihrem Durchschnittswert stärker abweichen (etwa 125° bis 150°).¹² Im Allgemeinen lässt sich jedoch sagen, dass die Divergenzwinkel einen Wert anstreben, welcher dem Winkel entspricht, der den Kreis im Goldenen Schnitt teilt (→ Abb. 13). Der „Goldene Schnitt“-Winkel beträgt etwa 137,5°. Sein genauer Wert ist eine irrationale Zahl, die sich aus der sogenannten

¹² Für einigermaßen genaue Messungen mit dem Winkelmesser eignen sich REM-Aufnahmen von präparierten Blütenknospen in exakter Aufsicht (→ Abb. 12). Nach Abschätzung des Mittelpunktes des Blütenscheitels wird dieser mit den Mittelpunkten der Organprimordien verbunden.

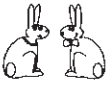
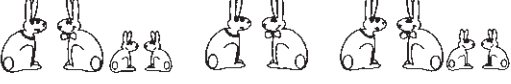
SAISON	PAARE
1. 	1
2. 	1
3. 	2
4. 	3
5. 	5
6. 	8
7. 8 Paare (der letzten Saison) + 5 Paare (gezeugt von den Erwachsenen der letzten Saison)	13
8. 13 Paare (der letzten Saison) + 8 Paare (gezeugt von den Erwachsenen der letzten Saison)	21

Abb. 13. Das „Hasenproblem“ des Leonardo da Pisa (genannt Fibonacci): Wie vergrößert sich eine Hasenpopulation unter folgenden Prämissen? 1. Am Anfang existiert ein Paar junge Hasen. 2. Ein Hasenpaar braucht eine Saison, um erwachsen zu werden. 3. Jedes erwachsene Hasenpaar zeugt pro Saison ein Paar junge Hasen, das in der nächsten Saison geboren wird. 4. Die Hasen sterben nie. (Idee: C. Erbar, Entwurf der Hasen: R. Knieling).

Schimper-Braunschen Hauptreihe¹³ ergibt. In dieser Reihe sind mögliche Divergenzwinkel in Brüchen (bezogen auf den Kreisumfang) ausgedrückt, wobei Zähler und Nenner zwei versetzte Fibonacci-Reihen¹⁴ darstellen (→ Abb. 14). Die Zahlen einer Fibonacci-Reihe ergeben sich aus der Addition der beiden vorausgegangenen Glieder (beginnend mit 1, 1, 2, 3, 5). Die Angabe des durchschnittlichen Divergenzwinkels in einem Bruch, der sich auf den Kreisumfang bezieht, erweist sich als praktisch: Will man die durchschnittliche Divergenz spiralig angelegter Organe in einer Blüte (oder einem vegetativen Spross) ermitteln, ohne den komplizierten Weg des Gebrauchs eines Winkelmessers zu beschreiten, so zählt man entweder von außen nach innen oder umgekehrt (was manchmal einfacher ist) aufeinander folgende Blütenglieder (oder Blätter an einem vegetativen Spross) und zwar so lange, bis eines über jenem Glied liegt, von dem man

¹³ Carl Schimper (1803–1867), Alexander Braun (1805–1877).

¹⁴ Leonardo Fibonacci (wahrscheinlich 1170–1230), Mathematiker, Pisa. Die nach ihm benannte Reihe entwickelte er aus dem „Hasenproblem“ (siehe → Abb. 13).

FIBONACCI-Reihe:	1,	1,	2,	3,	5,	8,	13,	21,	34,	55,	89	
SCHIMPER-BRAUNsche Hauptreihe:	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{5}{13}$	$\frac{8}{21}$	$\frac{13}{34}$					
Divergenzwinkel:	180°	120°	144°	135°	138,46°	137,14°	137,64°	... ca. 137,5°				
								Limitdivergenz				

Abb. 14. Die Reihen zur Erklärung der Divergenzwinkel.

ausgegangen ist. Die Zahl (das über dem Ausgangspunkt liegende Organ wird nicht mitgezählt) ergibt eine Fibonacci-Zahl, die ein Nenner-Wert der Schimper-Braunschen „Bruchreihe“ ist. Damit ist auch der Zähler-Wert festgelegt, der übrigens die Zahl der Spiralwindungen, die die betreffenden Glieder verbinden, ausdrückt. Bei einer $\frac{2}{5}$ -Stellung der Organe wie in der Blüte vom Hopfen (*Humulus lupulus*, Cannabaceae, siehe → Abb. 30) zieht die Spirale mit 2 Windungen durch 5 Glieder bis das 6. über dem 1. steht. Bei einem durchschnittlichen Winkelwert, der den Goldenen Schnitt anstrebt (Limitdivergenz, „Endglied“ der Schimper-Braunschen Reihe), steht natürlich kein Organ exakt über einem anderen. Es gibt also keine sogenannten Orthostichen (Geradzeilen), die übereinander liegende Organe verbinden würden. Lediglich sogenannte Parastichen (Schrägzeilen) machen sich bemerkbar, wovon eine Parastiche besonders ins Auge fällt, nämlich die – nummeriert man die Anlagen nach ihrer Sequenz (→ Abb. 12; oder umgekehrt, → Abb. 15) – mit der Kontaktzahl 8 (Fibonacci-Zahl!), was soviel bedeutet, dass die Zahlendifferenz der hintereinander auf dieser Parastiche liegenden Organe jeweils 8 beträgt.

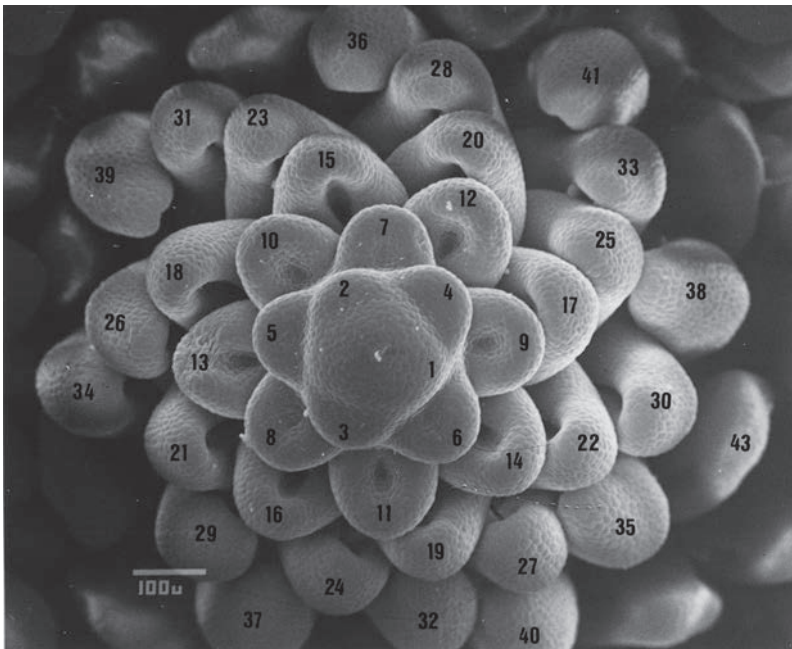


Abb. 15. Die spirale Anlage der Karpelle bei der Stern-Magnolie (*Magnolia stellata*); die Primordien sind in umgekehrter Folge ihrer Entstehung nummeriert. Die Parastichen mit der Kontaktzahl 8 (z.B. die Reihe 1-9-17-25-33-41) treten hier besonders deutlich hervor.

Nun muss natürlich beachtet werden, dass die bereits erwähnten Schwankungen der Divergenzwinkel in einer Spiralblüte mit annähernder Limitdivergenz ihrer Organe so groß sein können, dass einzelne Winkelwerte sich sogar im Bereich der ersten drei Glieder der Schimper-Braunschen Reihe bewegen. In Anbetracht dieses Sachverhalts (die Entwicklung eines Pflanzenkörpers verläuft nur innerhalb gewisser Grenzen exakt) und der Tatsache, dass die beiden nach $5/13$ folgenden Glieder mit ihren Winkelwerten von $137,1^\circ$ ($8/21$) und $137,6^\circ$ ($13/34$) dem Limitwert schon ziemlich nahe sind, kommen diesen und den folgenden Divergenzbrüchen praktisch keine Bedeutung mehr zu. Eine Rolle scheinen im Blütenbereich lediglich die Limitdivergenz und die $2/5$ -Divergenz zu spielen.

Der Betrachtung spiraliger Blütenmuster einen physiologischen Touch verleihend, können wir bei der Formierung der Blütenorgane am Vegetationskegel rein theoretisch von einem sogenannten Sperrmuster ausgehen. Nach der **Hemmfeldtheorie** wird der Ort einer neuen Organanlage durch das Zusammenwirken unterschiedlich starker Hemmfelder bestimmt: Jedes gerade entstandene Organprimordium „umgibt“ sich mit einem Hemmfeld, das die frühzeitige Bildung eines weiteren Primordiums in unmittelbarer Nachbarschaft verhindert. Die Hemmfelder werden mit zunehmendem Alter der Organanlagen sukzessive wieder abgebaut. Eine zusätzliche Hemmwirkung geht von der Spitze des im Wachstum begriffenen Vegetationskegels aus. Es ist ein Hemmgradient, der für die streng akropetale Anlage der Primordien verantwortlich ist. Eine neue Organanlage kann erst entstehen, wenn eine gewisse Distanz vom Gipfel des Vegetationskegels durch Heranwachsen desselben erreicht ist.

■ Übergang zu zyklischen Blüten

Erfährt eine spiralige Anlagenfolge eine Rhythmisierung etwa dergestalt, dass wie bei der Yulan-Magnolie (*Magnolia denudata*) oder beim Tulpenbaum (*Liriodendron tulipifera*, Magnoliaceae) nach Anlage von jeweils drei Organen eine längere Pause eintritt,¹⁵ so kommt es zu einer ungefähren Alternanzstellung der Glieder, die den jeweils dreizähligen Wirteln (Zyklen, Kreisen), wie man jetzt sagt, angehören (→ Abb. 16). Die Glieder aufeinanderfolgender Wirtel stehen also auf Lücke.

Bei den genannten Arten beschränkt sich die Wirtelbildung auf das Perianth, das aus 3+3+3 Perianthblättern aufgebaut ist (→ Abb. 17a, b). Das Androeceum und Gynoeceum schließen sich mit einer großen Zahl von Staubgefäßen bzw. Karpellen an, deren Primordien deutlich auf Parastichen angeordnet sind (siehe → Abb. 59b). Die Primordien des Androeceums und Gynoeceums sind dabei im Vergleich zu jenen der Blütenhülle recht klein. Blüten mit teils wirteliger, teils spiraliger Organstellung bezeichnen wir als **spirozyklisch** oder hemizyklisch.

Die Alternanzstellung der bei den oben genannten Arten auftretenden (noch spiraligen) „Dreierwirtel“ im Perianth lässt sich ganz gut mit der Feldtheorie in Einklang bringen: Nach den längeren Pausen, in denen sich die Hemmwirkung der zuletzt gebildeten, mittlerweile erstarkten Organprimordien abgeschwächt hat, gelangt die Anlage der neuen Organe mehr unter den Einfluss der Vegetationskegelspitze. Das heißt: Der für die Organausgliederung notwendige Abstand von der Vegetationskegelspitze bzw. dem Mittelpunkt des Blütenapex wird bei Vergrößerung des Vegetationskegels über den Lücken zwischen den bereits vorhandenen Organanlagen zuerst erreicht. Dasselbe gilt bei wirteliger Blattstellung natürlich auch für den vegetativen Bereich (→ Abb. 18).

15 Anders ausgedrückt: Zwei kurze Zeitintervalle wechseln jeweils mit einem längeren Zeitintervall ab. Die Zeitintervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Organanlagen am Vegetationskegel nennt man auch **Plastochrone**.

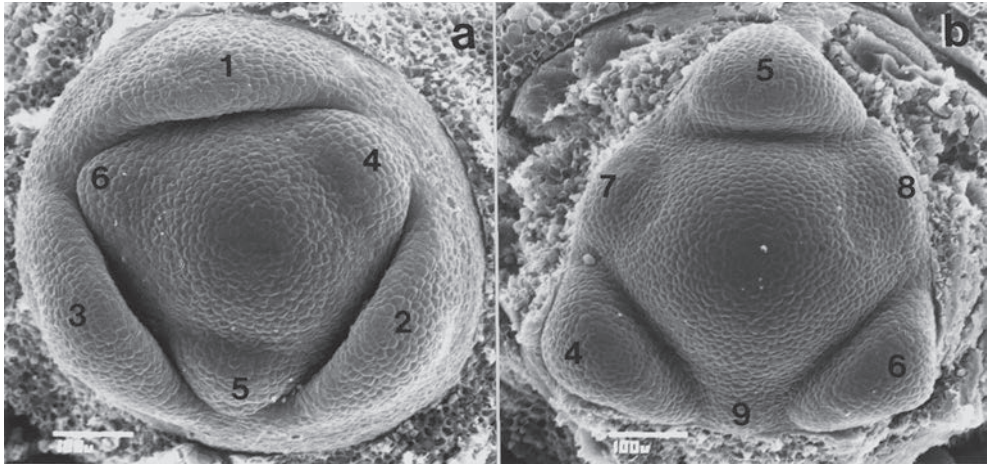


Abb. 16. Anlage dreigliedriger Blütenhüllwirtel bei der Yulan-Magnolie (*Magnolia denudata*). – a, Auf die drei äußeren Blütenhüllprimordien (1-3) folgen nach einer längeren Pause nach innen drei weitere (4-6), die mit den äußeren alternieren. – b, Die drei äußeren Blütenblattanlagen sind abpräpariert, ein dritter Anlagenkreis (7-9) hat sich gebildet.



Abb. 17. Wirtelbildung in der Blütenhülle. – a, Blüte der Yulan-Magnolie (*Magnolia denudata*) mit 3+3+3 Perianthblättern. – b, Blüte des Tulpenbaums (*Liriodendron tulipifera*, Magnoliaceae). Von den 3+3+3 Perianthblättern sind die äußeren (grün gefärbten) zurückgeschlagen und können als Kelch bezeichnet werden.

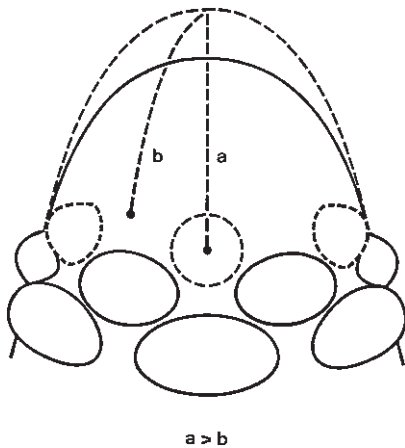


Abb. 18. Schematische Darstellung eines vegetativen Sprossscheitels mit alternierenden Blattwirteln. Bei Vergrößerung des Vegetationskegels (gestrichelt) wird die Minimaldistanz für die Anlegung neuer Organe (gestrichelt) in den Lücken zwischen bereits vorhandenen Organen eher erreicht (a) als vor diesen (b).

Ein schönes Indiz für die Gültigkeit der Hemmfeldtheorie und zwar für die Annahme, dass Hemmwirkungen existieren, die von den jungen Organanlagen ausgehen und kontinuierlich mit zunehmendem Alter abnehmen, wird aus der Blütenknospe der Yulan-Magnolie (*Magnolia denudata*) in → Abb. 16b ersichtlich: Die Anlagen 7, 8 und 9 (des dritten Perianthkreises) befinden sich bei genauerer Betrachtung nicht exakt in der Mitte der Lücken zwischen den Anlagen 4, 5 und 6 (des zweiten Perianthkreises). Vielmehr steht Anlage 7 näher bei der älteren Anlage 4, ist quasi von der jüngeren Anlage 5 „abgestoßen“ worden; entsprechend steht Anlage 8 näher bei Anlage 5 als bei Anlage 6 und Anlage 9 näher bei 4 als bei 6. Dieser Effekt ist beim Tulpenbaum (*Liriodendron tulipifera*) noch deutlicher ausgeprägt (→ Abb. 19a), und es herrscht im Gegensatz zur Yulan-Magnolie mehr Kontinuum zur Spiralfolge der sich anschließenden Staubgefäßprimordien (→ Abb. 19a–b). Dennoch macht sich auch schon beim Tulpenbaum – wohl als Folge des wirteligen Arrangements der Blütenhüllblätter – im Anschluss der Stamina ein Trend bemerkbar, wie er uns in ähnlicher Form bei der Yulan-Magnolie begegnet: Von den ersten acht der zahlreichen Stamenprimordien fügen sich – vom Limitdivergenzwinkel teilweise stärker abweichend – die Anlagen 1 und 4, 2 und 5, 8 und 3 (vergleiche in → Abb. 19a die entsprechend nummerierten Primordien im Uhrzeigersinn) in die Lücken zwischen dem mittleren und inneren Blütenhüllkreis. Dabei tendieren die Zeitintervalle zwischen den Anlagen 6, 7 und 8 gegen Null, und manchmal vermitteln die rasterelektronenmikroskopischen Bilder sogar den Eindruck, dass Anlage 8 die Anlagen 6 und 7 „überholt“ und am Vegetationskegel nach unten „rutscht“ (→ Abb. 19a). Das von den Anlagen 1–5 und 8 gebildete Sechser-Muster am Anfang der Androecealentwicklung manifestiert sich bei einigen Rahmapfelgewächsen (Annonaceae) in der Weise, dass die betreffenden Stamina (in den Lücken zwischen mittlerem und innerem Perianthkreis) mehr oder weniger gleichzeitig entstehen (→ Abb. 19c). Ein entsprechendes „Sechser-Muster“ findet sich interessanterweise auch in der monokotylen Ordnung Alismatales (Froschlöffelgewächse i.w.S., → Abb. 19d). Allerdings besteht dort die Blütenhülle nur aus einem Kelch- und einem Kronblattkreis, und weitere Stamina – falls noch welche gebildet werden – „schieben“ sich entweder kollateral (seitlich), zentripetal (zum Blütenzentrum hin) oder zentrifugal (zur Blütenperipherie hin) „ein“; ein Spiralmuster tritt hier in keinem Fall mehr auf.

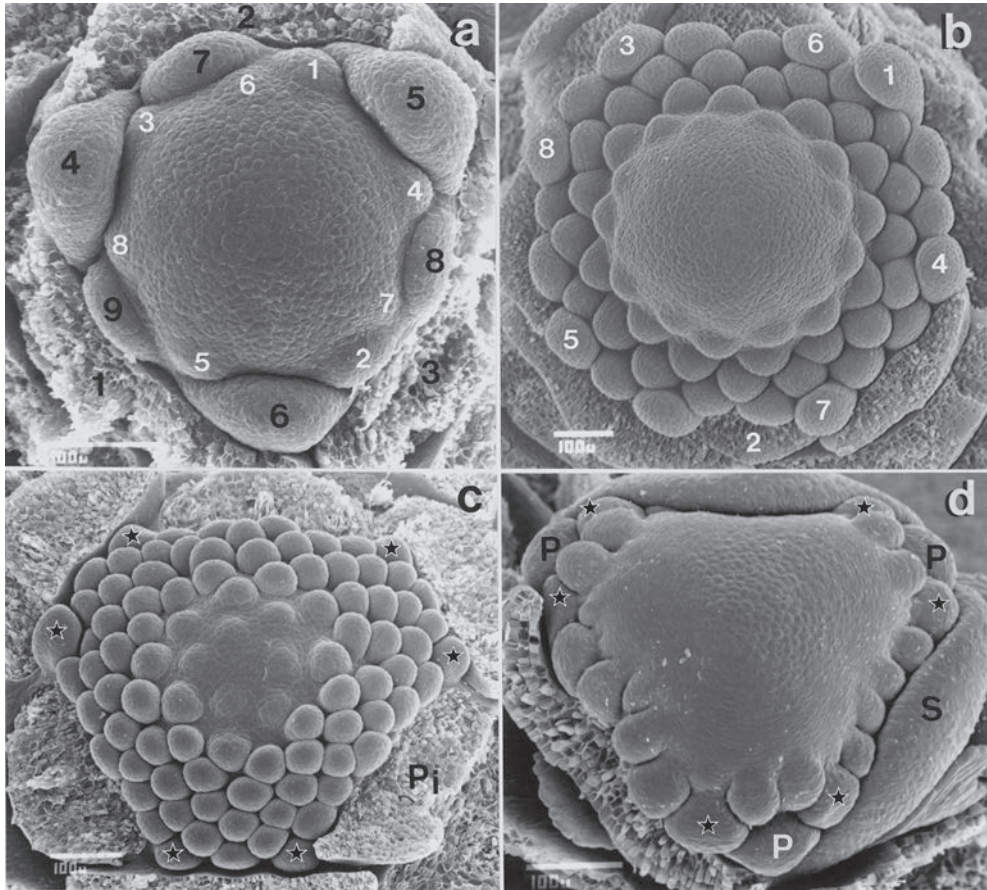


Abb. 19. Anschlüsse multistaminater Androeceen an dreizählige Blütenhüll-„Wirtel“. – a, Aufpräparierte Blütenknospe des Tulpenbaums (*Liriodendron tulipifera*, Magnoliaceae), Kelch (1-3) entfernt. Auf den dritten Wirtel der Blütenhülle (7-9; schwarze Zahlen) mit noch deutlicher Spiraltendenz folgt das spiralgige Androeceum (die ersten Staubgefäßanlagen 1-8; weiße Zahlen). – b, *Liriodendron tulipifera*. Anlage des vielgliedrigen (spiraligen) Androeceums. Die ersten acht Primordien wie in Abb. a beziffert. – c, *Artabotrys hexapetalus* (Annonaceae). Anlage des vielgliedrigen Androeceums (ein Teil der inneren Primordien gehört dem chorikarpen Gynoeceum an); die etwa gleichzeitig entstandenen ersten sechs Stamina sind durch Sternchen gekennzeichnet. Die Spiralsequenz der Staubgefäße (und Fruchtblätter) ist aus den Fugen geraten. – d, *Echinodorus spec.* (Alismataceae). Auf die ersten sechs Staubgefäßanlagen (durch Sternchen markiert) folgen weitere in einer mehr oder weniger reihigen Anordnung. – P = Petalum, P_i = inneres Petalum, S = Sepalum.

Zyklische Blüten

Eine bis ins Blüteninnere durchgehende wirtelige Anlage der Blütenorgane ist korreliert mit einem Größenausgleich der Primordien am Blütenvegetationskegel. Durchgehend zyklische Blüten mit dreizähligen Blütenwirteln (Zyklen) finden sich hauptsächlich bei den Einkeimblättrigen Blütenpflanzen (Monocotyledoneae, → Abb. 20). Häufig sind dabei die Blüten aus fünf Wirteln, zwei Blütenhüllwirteln, zwei Staubgefäßwirteln und einem Karpellwirtel, aufgebaut

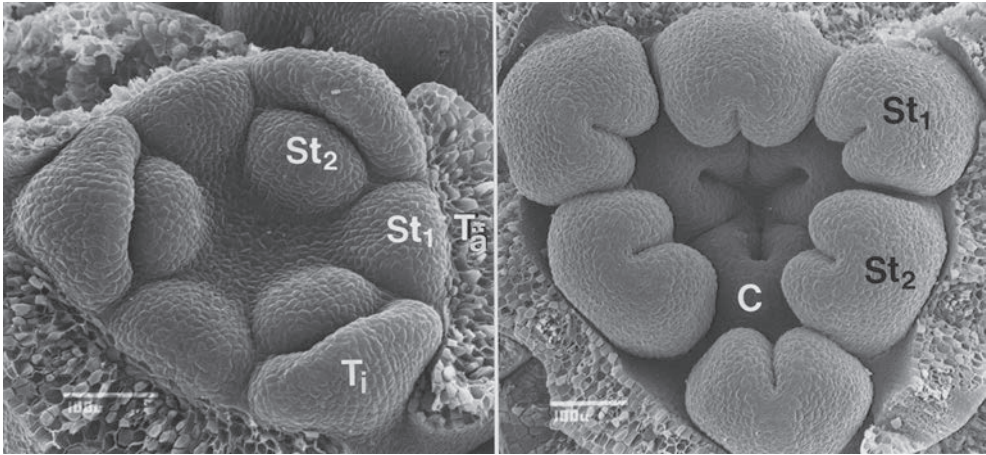


Abb. 20. Junge Blütenknospen der Tagilie (*Hemerocallis fulva*, Hemerocallidaceae). – a, Die Anlagen der drei äußeren Perianthblätter (T_a = äußere Tepalen) sind abpräpariert; es folgen nach innen zu in jeweils alternierenden Kreisen drei innere Perianthblätter (T_i = innere Tepalen) und die Staubgefäßkreise (St_1 = Staubgefäß des ersten Kreises, St_2 = Staubgefäß des zweiten Kreises). – b, Alle sechs Perianthblätter sind entfernt; zu den beiden Staubgefäßkreisen (St_1 , St_2) ist im Zentrum das dreiteilige Gynoeceum hinzugekommen (C = Karpell). Aus Leins & Boecker 1981.

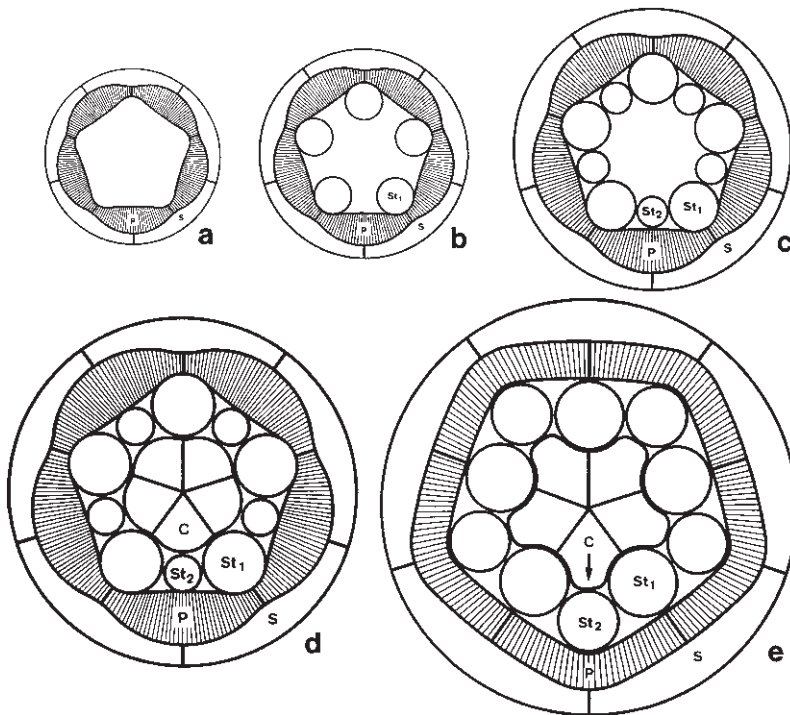


Abb. 21. Entwicklungsdiagramme einer pentazyklischen isomeren Blüte, z.B. von *Rhododendron* (Ericaceae). – a, Kelch und Krone angelegt (P = Petalum, S = Sepalum). – b, Erster Staubgefäßkreis (St_1) angelegt. – c, Zweiter Staubgefäßkreis (St_2) angelegt. – d, Die Karpelle (C) alternieren **nicht** mit dem zweiten Staubgefäßkreis (St_2). – e, Obdiplostemoner Zustand.

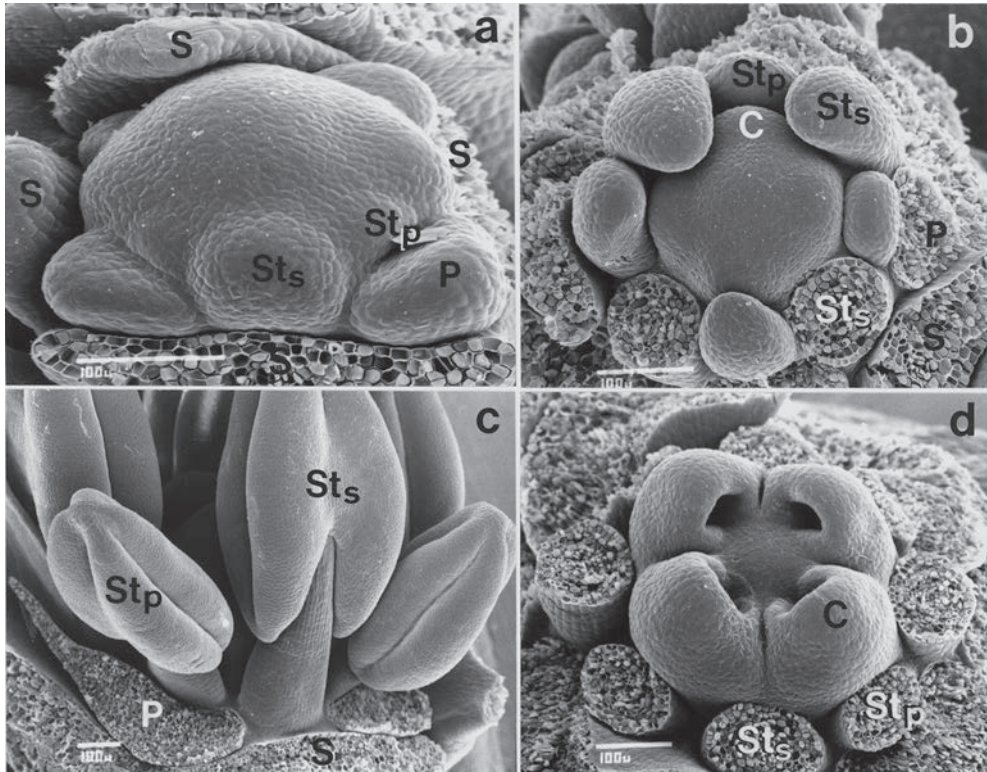


Abb. 22. Alternanzstörung im Gynoeceum von pentazyklischen isomeren Blüten. Die Lageverhältnisse der Organe bzw. Organanlagen sind am Beispiel von vierzähligen Blüten bei *Ruta graveolens* (Weinraute, Rutaceae) aufgezeigt. – a, Blütenknospe vor der Anlage des Gynoeceums; die Abstände vom Vegetationskegel-Mittelpunkt zu den jüngsten Organkreisen sind über den epipetalen Staubgefäßanlagen größer als über den episepalen. – b, Anlage der Karpelle über den epipetalen Staubgefäßen (Alternanzstörung). – c-d, Obdiplostemonieeffekt durch Ausdehnung der epipetalen Karpelle; die kürzeren epipetalen Staubgefäße werden nach außen gedrängt. – d, Blütenhülle und Staubgefäße abpräpariert, um die dorsale Ausbuchtung der Karpelle zu zeigen. – C = Karpell, P = Petalum, S = Sepalum, St_p = epipetales Stamen, St_s = episepales Stamen.

(pentazyklische Blüten), wobei die einzelnen Wirtel die gleiche Anzahl an Blütengliedern besitzen. Wir bezeichnen solche Wirtel als gleichzählig oder **isomer**. Die pentazyklischen, isomeren Blüten der Monokotylen zeigen eine durchgehende Alternanz der Glieder aufeinanderfolgender Wirtel.

Bei den Zweikeimblättrigen Blütenpflanzen (Dicotyledoneae) finden sich häufig fünf- oder vierzählige (penta- oder tetramere) Blütenwirtel. In pentazyklischen, durchgehend tetra-, penta- (oder poly-)meren Blüten (mit zwei Blütenhüll- und zwei Androecealkreisen sowie einem Karpellkreis), wie sie hauptsächlich in verschiedenen Gruppen des mittleren Organisationsniveaus der Zweikeimblättrigen vorkommen, ist bis auf wenige Ausnahmen im Gynoeceum eine Alternanzstörung zu beobachten. Diese Alternanzstörung lässt sich jedoch, verfolgt man die Entwicklungsgeschichte (→ Abb. 21, 22), mit der Hemmfeldtheorie in Einklang bringen. Der zweite Staubgefäßkreis „quetscht“ sich nämlich mit viel kleineren Anlagen zwischen die zuerst angelegten, mit den Kronblättern alternierenden Staubgefäße (→ Abb. 21c, 22a),

so dass die größeren Lücken sich vor den Gliedern dieses zweiten Kreises befinden. Es kann geradezu gefordert werden, dass die Fruchtblätter über diesem zuletzt angelegten Kreis zu liegen kommen (→ Abb. 21d, 22b). Bei der Entwicklung des Gynoeceums werden die hinter den Karpellanlagen, also über den Kronblättern (epipetal) befindlichen Staubgefäße oft mehr oder weniger weit nach außen gedrängt (→ Abb. 21e, 22c–d), eine Erscheinung, die unter dem Begriff der „Obdiplostemonie“ schon lange bekannt ist.

Dieses Phänomen ist für die Systematik (Verwandtschaftsforschung) natürlich nicht relevant, da es, wie erwähnt, regelmäßig in verschiedenen Verwandtschaftsbereichen auftritt, wenn die genannten Voraussetzungen (Blüten aus fünf gleichzähligen Wirteln bestehend) gegeben sind. Die Tatsache, dass dieser Effekt bei den Einkeimblättrigen nicht auftritt, hängt möglicherweise mit einer stärker ausgeglichenen Anlagengröße im Staubgefäßbereich zusammen (→ Abb. 20). Diese wiederum mag korreliert sein mit einer raschen Aufeinanderfolge der beiden dreizähligen Staubgefäßkreise.

Vielfach werden in wirteligen Blüten die Glieder innerhalb eines Wirtels mehr oder weniger gleichzeitig angelegt. Es kann sich jedoch auch oft (noch?) eine Spiralsequenz bemerkbar machen. Dies trifft vor allem auf fünfzählige Kelche zu (Anlage der Kelchblätter in einer $\frac{2}{5}$ -Spirale). Aber auch Wirtel anderer Blütenbereiche zeigen bisweilen eine Tendenz zu einer spiralförmigen Anlage ihrer Organe. Schöne Beispiele liefern uns die im adulten Zustand recht einheitlich gebauten wirteligen Blüten der Apiaceen (Doldenblütler). Die Blüten der Apiaceen sind tetrazyklisch, mit einem jeweils fünfgliedrigen Kelch-, Kron- und Staubgefäßkreis und einem dimeren Karpellkreis. Die Staubgefäße alternieren mit den Kronblättern. Trotz der Einheitlichkeit im Blütenbau zeigen die Apiaceen vielfältige Unterschiede in der Organsequenz ihrer Blütenwirtel (→ Abb. 23). So haben z.B. die Endblüten bei *Eryngium campestre* (Feld-Mannstreu) eine fast durchgehend spiralförmige Organfolge (→ Abb. 24) mit der Einschränkung natürlich, dass Alternanz zwischen Kelch, Krone und Androeceum vorliegt. Lediglich innerhalb der Blütenkrone sind die Plastochrone (siehe Fußnote 15) äußerst kurz, ja gegen Null tendierend! Bei *Foeniculum vulgare* (Fenchel) entstehen simultan die Primordien von Kelch und Krone und das erste Staubgefäß, und bei *Levisticum officinale* (Liebstöckel) treten sogar drei Stamina gleichzeitig mit den Sepalen und Petalen auf (Diagramme → Abb. 23). Außergewöhnlich erscheint in ihrem Entwicklungsmuster die Blüte von *Astrantia major* (Große Sterndolde; → Abb. 25). Die Blütenentwicklung beginnt mit drei großen Vorwölbungen am Vegetationskegel (→ Abb. 25a), die nacheinander entstehen (Divergenz etwa $\frac{2}{5}$) und in der gleichen Folge sich in je eine Kelchblatt- und eine davor befindliche Staubgefäßanlage aufgliedern (→ Abb. 25b–c). Gleich nach der Aufgliederung dieser drei „Stamen-Sepalum-Primordien“ werden die Primordien der fünf Kronblätter rasch nacheinander in einer $\frac{1}{5}$ -Spirale angelegt, beginnend mit dem ersten Petalum zwischen dem ersten und dritten Sepalum (→ Abb. 25b–e). Während der Anlage der Blumenkrone entstehen fast gleichzeitig mit dem vierten Petalum ein viertes Kelchblatt (→ Abb. 25d) und danach – wieder etwa gleichzeitig mit dem fünften Kronblatt – ein letztes Kelchblatt (→ Abb. 25e). Jetzt erst wird mit der Bildung zweier weiterer Staubgefäßanlagen die Spirale im Androeceum abgeschlossen (→ Abb. 25f). Ganz zum Schluss beginnt mit deutlicher Verzögerung das Gynoeceum seine Entwicklung.

Übertragen wir die zeitlichen Überlappungen bei der Entstehung der Blütenkreise von *Astrantia* auf das A-B-C-Genklassen-Modell der Organdetermination (siehe Seite 11–12), so können wir – vorausgesetzt, dass das Sichtbarwerden der Organanlagen sich mit dem Zeitpunkt der Expression der jeweiligen homöotischen Gene deckt – folgern, dass an drei Sektoren (nacheinander!) Gen A und die Gene B/C jeweils simultan wirken und nach der anschließenden Expression der Gene A/B für die Determination von drei Petalen noch einmal Gen A für die Vervollendung des Kelchkreises und gleichzeitig mit diesem die Gene A/B für den