

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 Androecien 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 lebenswürdiger 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

<b>Vorworte .....</b>	<b>V</b>
<b>Vorab einige Gedanken zur Entstehung und zur Bedeutung der Blüte im Lebenszyklus der Pflanzen .....</b>	<b>1</b>
Fossilien alter Angiospermen.....	7
<b>Kurze Beschreibung einer Angiospermen-Blüte – einige Grundbegriffe ....</b>	<b>10</b>
<b>Der genetische Ansatz zur Organdetermination in einer Blüte – vom A-B-C-Modell zum A-B-C-D-E-Modell .....</b>	<b>11</b>
<b>Differentielles Wachstum und Organabgrenzung.....</b>	<b>16</b>
<b>Organzahl und Organstellung in den Blüten .....</b>	<b>20</b>
Spiralblüten mit großer und unbestimmter Organzahl .....	20
Übergang zu zyklischen Blüten .....	24
Zyklische Blüten .....	27
<b>Blütensymmetrie .....</b>	<b>40</b>
<b>Das Perianth .....</b>	<b>42</b>
Perigon, Kelch, Krone .....	42
Aestivation .....	46
Außenkelche .....	47
Röhrlige Bildungen im Bereich des Perianths – Syntepalie, Synsepalie, Sympetalie .....	47
<b>Das Androeceum .....</b>	<b>54</b>
Entwicklung (Ontogenie) eines Staubgefäßes .....	55
Abweichende Antherenformen .....	59
Die Pollenkörner .....	63
Staubgefäßbündel, Bündelandroceen.....	67
Das Kuriositätenkabinett.....	74
Der Staminodien-Begriff .....	74
<b>Das Gynoeceum .....</b>	<b>82</b>
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
<b>Die Blütenachse .....</b>	<b>103</b>
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
<b>Nektarien .....</b>	<b>116</b>
Bildungsorte von floralen Nektarien.....	118
Nektarorgane.....	119
Extraflorale Nektarien.....	127
<b>Blütendiagramme .....</b>	<b>129</b>
<b>Blütenstandsformen .....</b>	<b>133</b>
<b>Die wichtigen Blütenfunktionen und die diesbezüglichen Anpassungen.....</b>	<b>138</b>
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 Pollenportionierung.....	153
Die Mechanismen der Pollenportionierung bei primärer Pollenpräsentation.....	154
Die Mechanismen der Pollenportionierung bei sekundärer Pollenpräsentation.....	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
<b>Die Blüten und ihre Pollenvermittler – Coadaptationen.....</b>	<b>182</b>
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
<b>Die Blüte zur Zeit der Samenreife .....</b>	<b>246</b>
Samenreifung .....	246
Die Frucht und ihre Bestandteile, Versuch einer Definition .....	249
Klassifikation der Früchte .....	249
Der Diasporenbegriff .....	264
<b>Muster der Samenausbreitung .....</b>	<b>266</b>
<b>Möglichkeiten der Diasporenausbreitung und Anpassungen der Pflanzen und ihrer Diasporen an die ausbreitenden Agenzien.....</b>	<b>273</b>
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
<b>Anhang: Ein System der Blütenpflanzen zur Einordnung der im Text erwähnten Taxa .....</b>	<b>324</b>
<b>Literatur (eine Auswahl).....</b>	<b>374</b>
<b>Register .....</b>	<b>389</b>



## 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,  $\beta$ -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 Moospflänzchen<sup>1</sup> 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 Geschlechtsdimorphis-

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

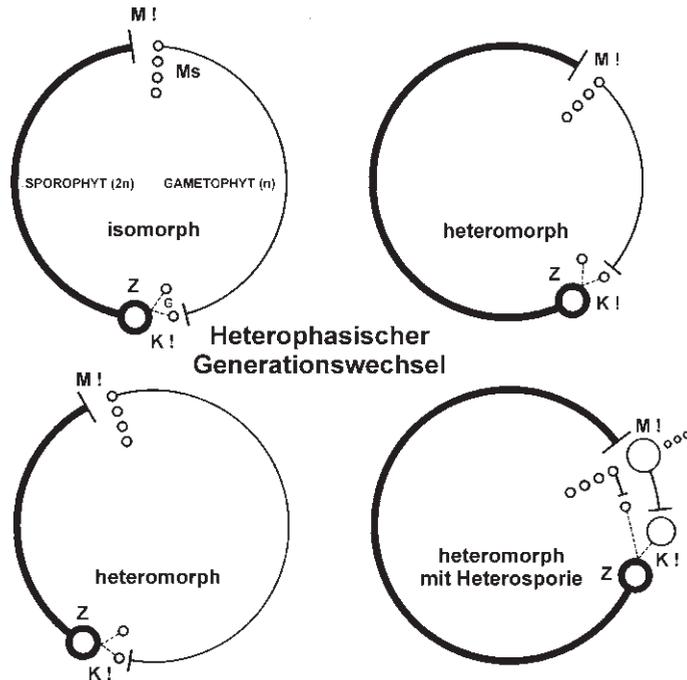


Abb. 1. Der heterophasische Generationswechsel bei Pflanzen. In den vier Lebenszyklen ist die diploide Phase ( $2n$ ) dick, die haploide ( $n$ ) dünn ausgezeichnet (K! = Gametenkopulation, M! = Meiose, Ms = Meiosporen, Z = Zygote). Links oben Lebenszyklus z.B. vom Meersalat (*Ulva lactuca*), einer im 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 Megasporangium<sup>2</sup> 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“).

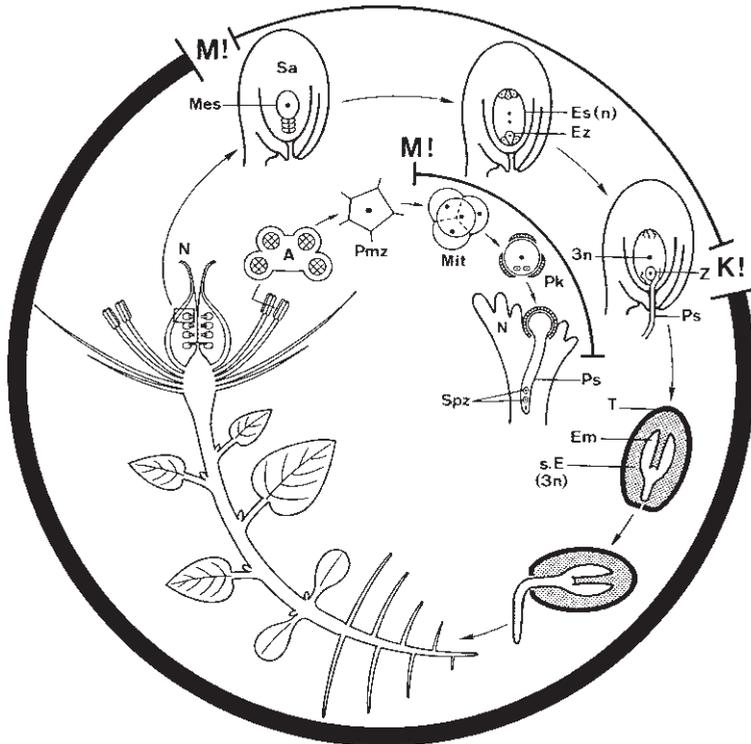


Abb. 2. Lebenszyklus einer Blütenpflanze in verkürzter Darstellung. A = Anthere, Em = Embryo, Es = Embryosack (= weiblicher Gametophyt), Ez = Eizelle, K! = Gametenkopulation, M! = Meiose, Mes = Megaspore, Mit = Mikrosporentetrade, N = Narbe, n = haploid, 3n = triploid, Pk = Pollenkorn, Pmz = Pollenmutterzelle (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.<sup>3</sup>

Die Samenanlagen, jene mit einer besonderen Umhüllung (Integumente) versehenen Megasporangien, sind meist gegen ihre Ansatzstelle am Karpellrand eingekrümmt (anatropen 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)<sup>4</sup> 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.<sup>5</sup> 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 Bennettitales 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.<sup>6</sup> 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,<sup>7</sup> 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 bedecktsamer 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 untergetaucht 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 O<sub>2</sub>-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).

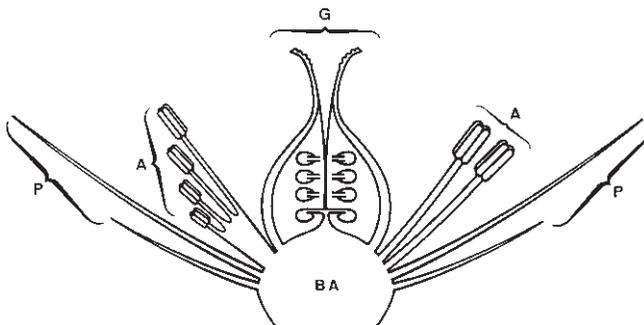


Abb. 5. Modell einer Angiospermen-Blüte. A = Androeceum (links: Staubgefäßbündel, rechts: Einzelstaubgefäße), BA = Blütenachse, P = Perianth (Perigon oder Differenzierung in Kelch und Krone), G = Gynoeceum (aus Karpellen).

## 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 homöotische<sup>8</sup> 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.<sup>9</sup>

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.

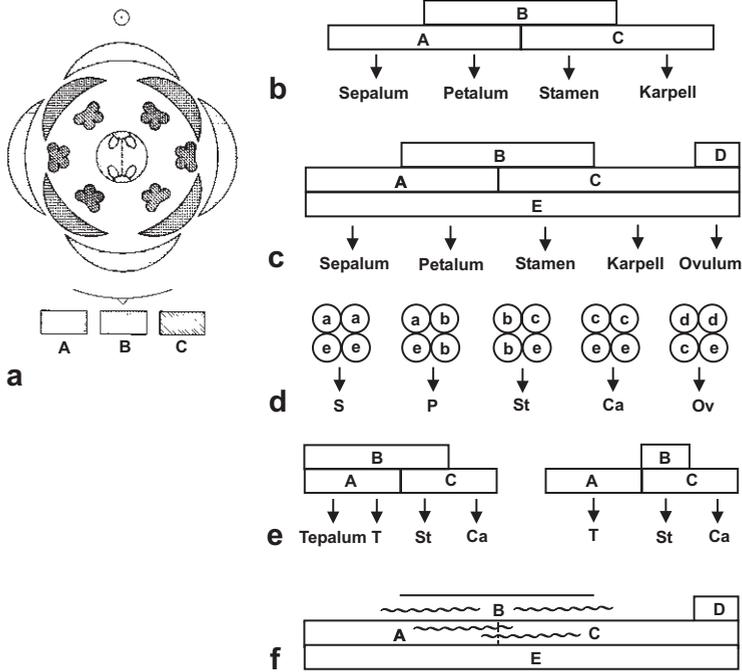


Abb. 6. Das genetische Modell zur Blütenorgandetermination. – a, Blütendiagramm von *Arabidopsis* (Brassicaceae). Die morphogenetische Wirkung der Gene A (horizontale Schraffur), B (vertikale Schraffur) und C (schräge Schraffur): Die vier Organregionen einer Blütenanlage sind der Wirkungsbereich dreier 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-Eudikotyten (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

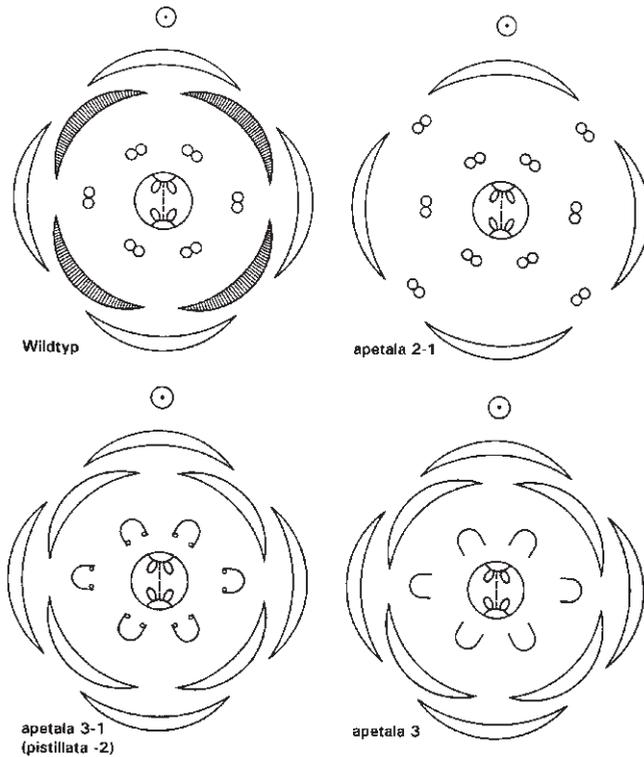


Abb. 7. Blütendiagramme vom Wildtyp und von homöotischen Mutanten von *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae; Mutanten nach Meyerowitz et al. 1989, 1991).

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.<sup>10</sup> 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-

<sup>10</sup> 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 Kreisen<sup>11</sup> 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 Austrobaileyales 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-