

Ästhetische Ökonomie in der Gestalt der Pflanzen

CLAUDIA ERBAR & PETER LEINS

Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg – Biodiversität und Pflanzensystematik, Universität Heidelberg

Zusammenfassung

Sowohl in ihrer Entstehung als auch ihrer Funktionalität im fertigen Zustand streben Pflanzenstrukturen eine Optimierung an. Es ist die natürliche Selektion, die quasi vom Ökonomischen Prinzip bzw. Optimierungsprinzip beherrscht wird, vor dessen Hintergrund „erbarmungslose“ Konkurrenz abläuft (Evolution ist Massensterben). Häufig sind „Fibonacci-Zahlen“ bis hin zum Goldenen Schnitt im Spiel. Letztere, aber auch beispielsweise Verpackungstechniken (Verpacken empfindlicher Pflanzengewebe, zuweilen ohne Verpackungsmaterialien) oder Locksignale zum Zwecke der Blumenbestäubung können ästhetische „Empfindungen“ hervorrufen. Ist möglicherweise das „schöpferische“ Optimierungsprinzip mit dem ästhetischen „Empfinden“ des *Homo sapiens*, bewusst oder unbewusst, gekoppelt? Sind Denken und Handeln des Menschen nicht schon seit alters her vom Ökonomischen Prinzip gelenkt? Gibt es allgemein eine ökonomische Ästhetik?

1 Versetzte Fibonacci-Zahlen und Ästhetik

„Das Schöne ist eine Manifestation geheimer Naturgesetze ...“

Goethe, Aphorismen

Was ist schön? Diese Frage kann jeder subjektiv aufgrund seiner Empfindungen beantworten. Gibt es aber neben individuellen Schönheitsempfindungen auch allgemeingültige Gesetzmäßigkeiten für das „Schöne“?

1.1 Goldener Schnitt und Fibonacci-Zahlen

In der Kunst und in der Architektur spielt ein Proportionsverhältnis eine große Rolle, das als besonders harmonisch empfunden wird, der Goldene Schnitt. Zum ersten Mal wurde es in den „Elementen“ des Euklid (ca. 300 v. Chr.) definiert: „Eine gegebene gerade Linie, AB, so zu schneiden, daß das unter der ganzen und einem der Abschnitte enthaltene Rectangel dem Quadrate des anderen Abschnitts gleich sei“ (2. Buch, 11. Satz, Übersetzung von Lorenz 1824). Heute definieren wir, dass eine Strecke dann im Goldenen Schnitt¹ geteilt wird, wenn das Verhältnis aus der Gesamtstrecke zu seinem größeren Teil (a) dem Verhältnis des größeren zum kleineren Teil (b) entspricht (Abb. 1).



$$\frac{a+b}{a} = \frac{a}{b}$$

Abbildung 1: Eine Strecke im Goldenen Schnitt geteilt und dessen Formel.

Das besondere Teilungsverhältnis war aber schon Pythagoras und seinen unmittelbaren Schülern (ca. 500 v. Chr.) bekannt. Erst durch das Einzeichnen aller Diagonalen in ein regelmäßiges Fünfeck erhält man einen fünfzackigen Stern, das Pentagramm (Abb. 2), das Erkennungszeichen der philosophischen Schule der Pythagoreer. Sich im Pentagramm kreuzende Diagonalen werden im Goldenen Schnitt geteilt (z. B. Beutelspacher 2016).

Das als Zahl berechnete Teilungsverhältnis des Goldenen Schnittes ist eine irrationale Zahl, das heißt eine Zahl, die sich nicht als Bruch ganzer Zahlen darstellen lässt; anders ausgedrückt: Sie ist ein unendlicher nicht periodischer Dezimalbruch (hat also nach dem Komma eine unendliche nicht periodische Anzahl an Dezimalstellen). Als mathematisches Symbol für diese Zahl wird meist der griechische Buchstabe Phi (Φ) verwendet; ihr Wert beträgt 1,618033... .

¹ Ursprünglich wurde diese Teilung des Euklid bei der Übersetzung ins Lateinische als „proportio habens medium et duo extrema“ umschrieben (als „mittleres und äußeres Maßverhältnis“). Im späten Mittelalter findet sich die Bezeichnung „sectio aurea“ (= goldener Schnitt) und in der Renaissance dann „divina proportio“ (= göttliches Verhältnis) und „sectio divina“ (= göttlicher Schnitt). Die Bezeichnung Goldener Schnitt stammt aus dem 19. Jahrhundert (eingeführt von dem Mathematiker Martin Ohm 1835).

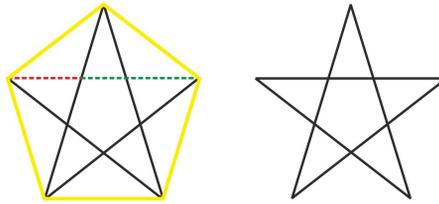


Abbildung 2: Regelmäßiges Fünfeck (gelb) und Pentagramm (fünfeckiger Stern); siehe Text.

In einem engen Zusammenhang zum Goldenen Schnitt steht die unendliche Zahlenfolge der Fibonacci-Reihe:

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, ...

Die jeweils nächste Zahl in dieser Reihe wird als Summe der beiden vorhergehenden erhalten. Das Verhältnis zweier aufeinanderfolgender Zahlen der Fibonacci-Folge strebt gegen den Goldenen Schnitt.

Als der italienische Mathematiker Leonardo da Pisa (genannt Fibonacci, Filius des Bonacci) im Jahre 1202 in seinem „Liber Abaci“ („Buch der Rechenkunst“) unter vielem anderen die später nach ihm benannte Fibonacci-Reihe entwickelte (als Lösung seines „Kaninchenproblems“; das Wachstum einer Kaninchenpopulation unter gewissen Prämissen; siehe z. B. Abb. 13 in Leins & Erbar 2008), stellte er keinen Bezug zum Goldenen Schnitt her.

Als das Symbol der Ästhetik von der Renaissance bis heute gilt die Proportionsstudie von Leonardo da Vinci, die man heute auf der Rückseite der italienischen Ein-Euro-Münze findet (Abb. 3).



Abbildung 3: Italienische Ein-Euro-Münze: Leonardo da Vincis Vitruvianischer Mann.

Die Skizze zeigt einen Mann mit gestreckten Extremitäten in zwei überlagerten Positionen: Mit den Fingerspitzen und den Sohlen berührt die Figur ein sie umgebendes Quadrat (*homo ad quadratum*) bzw. einen Kreis (*homo ad circulum*). Mit seiner Federzeichnung illustriert Leonardo da Vinci die von dem römischen Architekten Vitruv² aufgestellte Theorie des wohlgeformten Menschen (lat. *homo bene figuratus*) mit einem idealen Verhältnis der Körperteile zueinander (Vitruv, 33–22 v. Chr., 3,1,2). Die harmonisch proportionierte Gestalt entstand, da Leonardo für das Quadrat einen anderen Mittelpunkt wählte (für den „*homo ad circulum*“ setzte er den Zirkel exakt im Nabel an, beim „*homo ad quadratum*“ ist dagegen der Schritt der Mittelpunkt). Der erhaltene Teil von Leonardos Beschriftung nimmt aber weniger auf Kreis und Quadrat Bezug als auf die Proportionierung der einzelnen Körperteile. Dabei arbeitete er aber nicht mit Fibonacci-Zahlen, sondern bezieht sich auf das seit der Antike verbreitete, von Körpermaßen des Menschen abgeleitete duodezimale Maßsystem. Aber harmonische Proportionen lassen sich im Vitruvianischen Mann am besten mit Fibonacci-Zahlen erreichen.

Es war Johannes Kepler, der in seiner „*Weltharmonik*“ („*Harmonices Mundi*“, 1619), ohne sich auf Fibonacci zu beziehen, diese besondere Reihe mit dem Goldenen Schnitt in Verbindung bringt. Im Zusammenhang mit der Sphärenmusik und den Verhältnissen von Tonintervallen kommt er auf die „*proportio divina*“ zu sprechen, in der „die Idee der Zeugung verborgen liegt“, denn durch die Verhältnisse aufeinanderfolgender Fibonacci-Zahlen ist eine Näherung an den Goldenen Schnitt gegeben.

Es gilt heute als unwahrscheinlich, dass die antiken Tempel nach dem Goldenen Schnitt konstruiert wurden, obwohl dies in vielen Werken und Lexika postuliert wird (siehe Kugler & Götze 2016). Allerdings ist es erstaunlich, dass Vermessungen antiker Bauwerke und Skulpturen Harmonien nach dem Goldenen Schnitt ergeben (z. B. Beutelspacher & Petri 1995). Eine der bekanntesten Statuen der hellenistischen Kunst, die Venus von Milo bzw. Aphrodite von Melos, entstanden gegen Ende des 2. Jahrhunderts v. Chr., zeigt sich mit „göttlichen Proportionen“. Der Parthenon Tempel in Athen, etwa 450 v. Chr. erbaut, ist das oft zitierte Pa-

² Vitruvius (ca. 80–70 v. Chr. bis ca. 10 v. Chr.) verfasste eine umfassende Darstellung der Architektur sowie des damaligen Kenntnisstandes des Bauingenieurwesens („*De architectura libri decem*“, „Zehn Bücher über Architektur“). Sein Werk ist das einzige erhaltene antike Werk über diese Gebiete.

radebeispiel, das die Proportion des Goldenen Schnittes im Seitenverhältnis des Überbaus zum Unterbau zeigt. Auch im Concordia Tempel in Agrigent auf Sizilien, um 440 v. Chr. erbaut, lässt sich die harmonische Proportion finden (Abb. 4).



Abbildung 4: Dorischer Concordia-Tempel (um 440 v. Chr.), Agrigent, Sizilien. Die Proportionen von Höhe der Säulen und Fries ($a:b$) und innerhalb des Frieses ($a':b'$) entsprechen denen des Goldenen Schnittes ($\approx 1,61\dots$).

Ob nun bewusst oder intuitiv, in den Werken vieler Künstler und Architekten von der Antike bis heute findet sich der Goldene Schnitt vielfach als Voraussetzung für die harmonische Gestaltung, wenn vielleicht nicht so oft wie angenommen. Aber in der Pflanzenwelt, besonders in der Blattstellung, finden sich Goldener Schnitt und Fibonacci-Zahlen als häufiges Phänomen.

1.2 Versetzte Fibonacci-Zahlen, Blattstellung und Muster in der Entwicklung von Blüten

Blattanlagen (Blattprimordien) bilden sich an den Seiten des Sprossvegetationskegels bei jeder Pflanzenart nach einem geordneten und meist vorhersehbaren Muster. Es resultiert eine charakteristische Blattstellung an der Sprossachse, die Phyllotaxis (gr. „phyllon“ = Blatt, „taxis“ = Anordnung). Es gibt im wesentlichen drei Möglichkeiten, die sich in der Anzahl der Blätter pro sogenannten Knoten (Nodium) unterscheiden: 1, 2 oder mehrere Blätter.

Stehen Blätter entlang einer Sprossachse stockwerkweise zu mehreren an einem Knoten, wobei die Blattoorgane aufeinander folgender Knoten alternieren, also jeweils auf Lücke stehen, so bezeichnet man diese Blattstellung als quirlig oder

wirtelig (Abb. 5a). Eine solche findet sich im vegetativen Bereich der Blütenpflanzen relativ selten. Bei dem zumindest in seinem unteren Bereich im Wasser stehenden Tannenwedel (Abb. 5b) dient eine größere Anzahl nadelförmiger Blätter an einem Knoten insgesamt der Oberflächenvergrößerung, was sich für die Sauerstoffversorgung im Wasser günstig auswirkt.

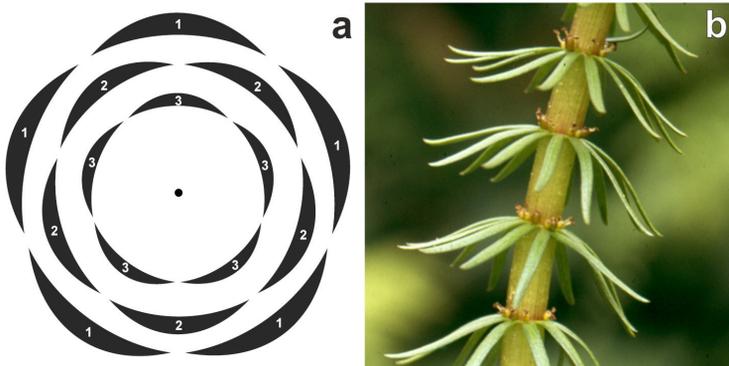


Abbildung 5: Quirlige (wirtelige) Blattstellung. – a, Diagramm. Die Blätter sind entsprechend ihrer Anlagenfolge nummeriert. – b, Tannenwedel (*Hippuris vulgaris*, Plantaginaceae).

Beträgt die Blattzahl pro Knoten zwei, ergibt sich in diesem speziellen Fall von Wirtelstellung eine sogenannte Gegenständigkeit der Blätter. Blätter aufeinanderfolgender Knoten sind um 90° versetzt, weshalb man diese Blattstellung auch als kreuz-gegenständig (= dekussiert; Abb. 6) bezeichnet. Sie ist häufig bei den Blütenpflanzen anzutreffen und ist typisch für eine ganze Reihe von Blütenpflanzenfamilien. So lässt sich die Familie der Lippenblütler (Lamiaceae) durch eine solche Blattstellung (in Kombination mit den typischen vierteiligen Klausenfrüchten) leicht erkennen.

Bei einer wechselständigen (schraubigen oder spiraligen) Blattstellung steht jeweils nur ein Blatt an einem Knoten. Die Blätter aufeinanderfolgender Knoten stehen meist in einem bestimmten (konstanten) Winkel zueinander, dem Divergenzwinkel. Häufige Winkel sind 180° , 120° , 144° , 135° , $138,46^\circ$.

Zwei geniale Gelehrte, Karl Schimper (1803 Mannheim – 1867 Schwetzingen) und Alexander Braun (1805–1877; studierte von 1824 bis 1827 in Heidelberg

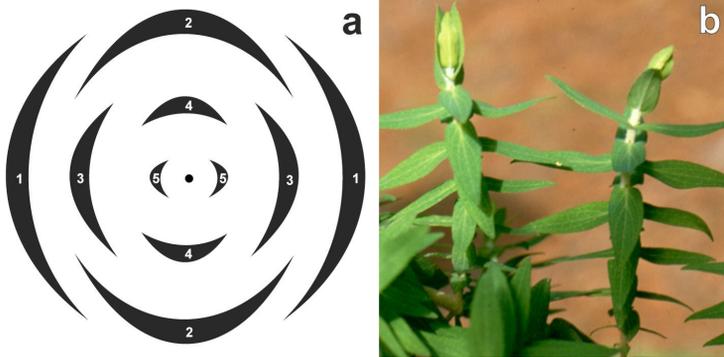


Abbildung 6: Gegenständige (dekussierte) Blattstellung. – a, Diagramm. Die Blätter sind entsprechend ihrer Anlagenfolge nummeriert. – b, Kreuzblättriges Johanniskraut (*Hypericum reflexum*, Hypericaceae) von den Kanarischen Inseln.

Medizin und Botanik), haben zum ersten Mal gezeigt (Schimper 1830³, Braun 1831, 1835), dass Divergenzwinkel ohne Gebrauch eines Winkelmessers mit Hilfe zweier versetzter Fibonacci-Reihen unschwer ermittelt werden können, indem sie daraus eine Bruch-Reihe, Schimper-Braun'sche Reihe genannt, aufstellten. Die Schimper-Braun'sche Reihe ist, wie die Fibonacci-Reihe auch, endlos und beginnt mit $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$, $\frac{13}{34}$... Während die Zähler-Zahlen einer vollständigen Fibonacci-Reihe entsprechen, beginnen die Nenner mit der Zahl zwei (die ersten beiden Glieder 1, 1 fallen weg). Die Schimper-Braun'schen Brüche beziehen sich auf den Kreisumfang (siehe Abb. 11 weiter unten). Will man die Divergenzen (Winkel zwischen zwei aufeinanderfolgenden Blättern) in Winkelgraden ausdrücken, so muss man den jeweiligen Bruch einfach mit 360 multiplizieren. Einige Beispiele mit verschiedenen Divergenzwinkeln seien kurz aufgeführt: Einen

³ Vor allem in seiner Münchener Zeit führte Schimper umfassende Untersuchungen über die Blattstellung bei Pflanzen durch, worüber er selbst nur eine Abhandlung veröffentlicht hat (1830). Da sich Schimper selbst nicht dazu entschließen konnte, weitere Arbeiten zusamzuschreiben, veröffentlichte Braun (1835) drei Vorträge Schimpers über die Blattstellung, die dieser 1834 auf der Naturforscherversammlung in Stuttgart gehalten hatte, in der Zeitschrift „Flora“, wobei er ausdrücklich auf Schimpers Urheberchaft hinwies. Beide hatten zuvor 1829 in Heidelberg erstmals von ihren Ergebnissen zur Blattstellung berichtet, auf der 8. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte.

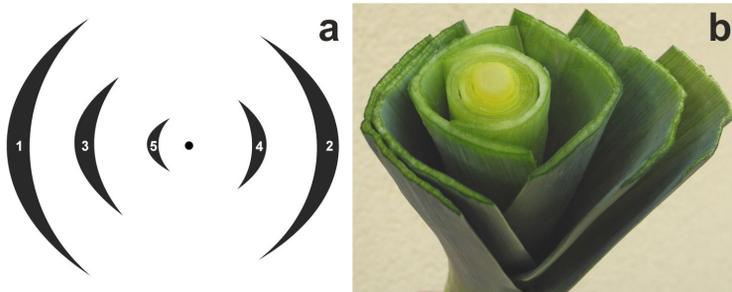


Abbildung 7: Zweizeilige (distiche) Blattstellung. – a, Diagramm. Die Blätter sind entsprechend ihrer Anlagenfolge nummeriert. – b, Lauch, Porree (*Allium porrum*, Amaryllidaceae-Allioideae).

Divergenzwinkel von 180° ($= 1/2$; Abb. 7a) – man bezeichnet die Blattstellung als zweizeilig oder distich – können wir beispielsweise beim Porree oder Lauch erkennen (Abb. 7b). Da die jungen Blattanlagen Stängel umfassend sind, findet eine nächste Blattanlage etwas höher am Stängel nur gegenüber der voraus gegangenen Platz. Mit dieser $1/2$ -Divergenz steht funktionell bei der Lauchpflanze die Eigenschaft im Zusammenhang, dass die Blätter übereinander dicht gedrängt an einer kurzen Sprossachse stehen und jedes Blatt unten eine lange ringsum geschlossene Blattscheide entwickelt (Lauch-Ringe beim Querschneiden). Insgesamt bilden alle ineinander geschachtelten Blattscheiden einen stabilen Scheinstamm über der im ersten Jahr kurz bleibenden Sprossachse. Im Spätsommer bis in den Winter hinein

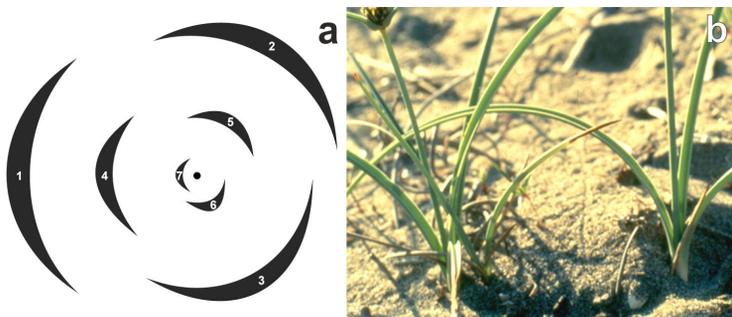


Abbildung 8: Dreizeilige (tristich) Blattstellung. – a, Diagramm. Die Blätter sind entsprechend ihrer Anlagenfolge nummeriert. – b, Dünen-Cypergras (*Cyperus capitatus*, Cyperaceae) aus dem Mittelmeergebiet.

ist der Lauch als Küchengemüse zart und, wenn man ihn unten abschneidet, nur aus Blättern bestehend; im Frühjahr und Sommer des nächsten Jahres „stört“ ein langer zäher Schaft. Inzwischen aus der kurzen Achse entstanden, schiebt er die sich entwickelnden Blütenstände aus dem Scheinstamm nach oben.

Ein Divergenzwinkel von 120° (= $1/3$ -Divergenz; Abb. 8a) – man spricht von einer dreizeiligen Blattstellung – kann typisch für eine ganze Pflanzenfamilie sein, beispielsweise für die Ried- oder Sauergräser (Cyperaceae, Abb. 8b).

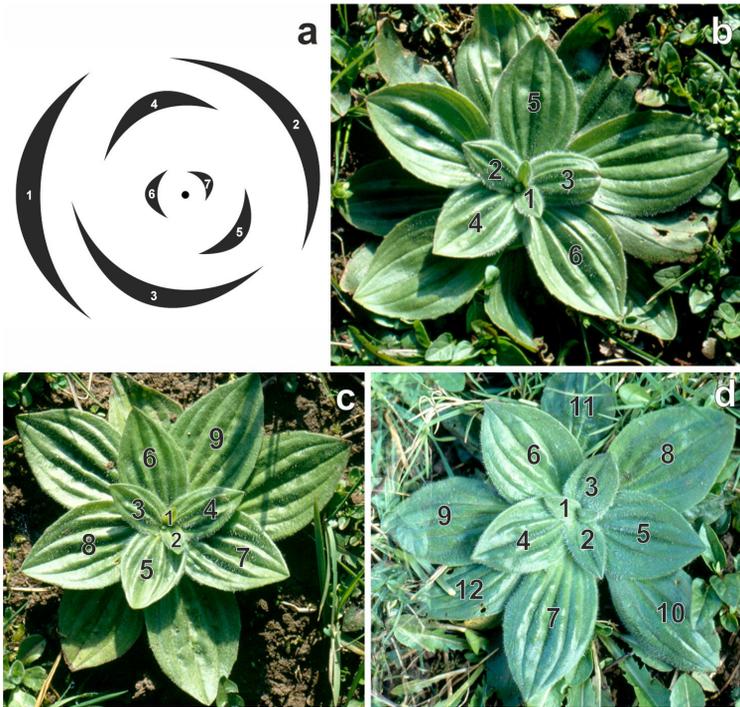


Abbildung 9: Wechselständige Blattstellung. – a, Diagramm. Die Blätter sind entsprechend ihrer Anlagenfolge nummeriert (Spirale im Uhrzeigersinn). – b–d, Verschiedene Blattrosetten des Mittleren Wegerichs (*Plantago media*, Plantaginaceae); Blätter jeweils entgegen ihrer Anlagenfolge nummeriert (die reale Entwicklungsspirale, d.h. von außen nach innen, in b+c entgegen dem Uhrzeigersinn, in d im Uhrzeigersinn). – b, $2/5$ -Sequenz (das 6. Blatt steht unter dem 1.). – c, $3/8$ -Sequenz (das 9. Blatt steht unter dem 1.). – d, Spirale annähernd nach Limitdivergenz (kein Blatt steht direkt unter einem anderen).

Höhere Divergenzen mit kleineren Winkeln lassen sich leichter an Rosetten als an lang gestreckten Stängeln verfolgen. Ein gutes Beispiel liefert uns der Mittlere Wegerich, ein häufiges Ruderalgewächs. Schauen wir uns verschiedene Blattrosetten an und ermitteln wir die Divergenz (Abb. 9). Es finden sich solche mit einer $\frac{2}{5}$ -Divergenz (= 144° ; Abb. 9a-b). Es gibt jedoch auch Individuen dieser Art mit einer Blattdivergenz von $\frac{3}{8}$ (Abb. 9c) und schließlich solche, die, misst man die Blattdivergenz mit dem Winkelmesser, einen Durchschnittswert von ungefähr 137° annehmen (Abb. 9d).

Die Brüche nähern sich bei gleichzeitig immer kleineren Differenzen zwischen aufeinander folgenden Gliedern der sogenannten Limitdivergenz, die es natürlich im eigentlichen Wortsinn gar nicht gibt: Die Bruch-Reihe hat ja keine Grenze und wird zu einer irrationalen Zahl, die ungefähr $137,5^\circ$ entspricht. Die Divergenzen $\frac{5}{13}$ (= $138,46\dots^\circ$), $\frac{8}{21}$ (= $137,14\dots^\circ$) und $\frac{13}{34}$ (= $137,64\dots^\circ$) kommen dem

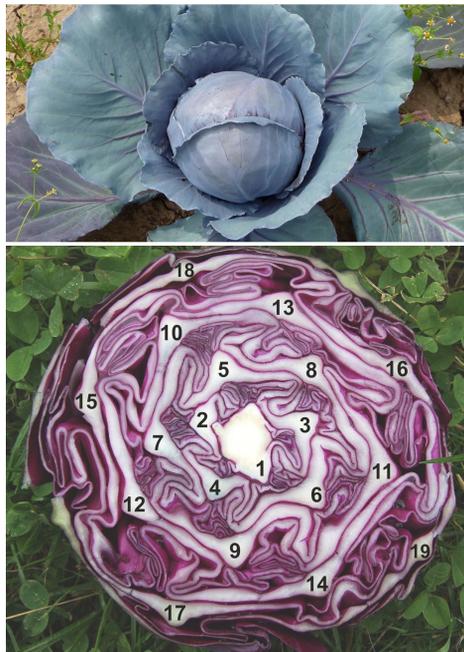


Abbildung 10: Rotkohl (*Brassica oleracea* convar. *capitata* var. *capitata* f. *rubra*, Brassicaceae). Im Querschnitt der Blattrosette (unten) sind die Blätter (Zahlen in den Blattrippen) entgegen ihrer Anlagefolge nummeriert: Blätter 1 und 14 stehen übereinander → $\frac{5}{13}$ -Divergenz.

Grenzwert (im Unendlichen) bereits so nahe, dass in der Praxis alle weiteren den Grenzwert mehr und mehr „einkreisenden“ Divergenzen vernachlässigbar werden.

Nun weg mit dem Winkelmesser! Es genügt, wenn wir aufeinander folgende Blätter von unten nach oben, also in ihrer Entstehungsfolge, oder aber – was oft einfacher ist – in entgegengesetzter Richtung nummerieren und zwar so lange, bis ein Blatt über dem ersten (dem Ausgangsblatt) steht. Letzteres wird nicht mehr mitgezählt. Es ergibt sich (bei einer annähernden Konstanz der Winkel) eine Fibonacci-Zahl und zwar der Nenner eines Bruches; der Zähler gibt zwar die Zahl der Schrauben- bzw. Spiralwindungen an, die man umfahren hat, bis das Blatt über dem ersten gefunden ist, resultiert aber ganz einfach auch aus dem betreffenden Glied der Schimper-Braun'schen Reihe. Eine nette Spielerei ist es, wenn man einen Rotkohl-Kopf (eine riesige Blattknospe; Abb. 10a) vor dem Zerkleinern in seinem unteren Teil quer aufschneidet und die stark hervortretenden Mittelrippen der in der Knospenlage gefalteten Blätter nummeriert (Abb. 10b).

Wenn wir nun wie bei einem Teil der Individuen des Mittleren Wegerichs nach mehreren Schraubenwindungen kein Blatt über dem Ausgangsblatt finden, sind wir nahe dem Goldenen Schnittwinkel (Abb. 9d). Der Goldene Winkel bezieht sich auf einen geschlossenen Kreisbogen (Abb. 11). Dabei steht der Kreisumfang (360° ; $a+b$) zum Kreisbogen (a) über dem größeren Winkel ($\approx 222,5^\circ$) im gleichen Verhältnis wie der längere Kreisbogen (a) zum kürzeren (b ; über dem kleineren Winkel von $\approx 137,5^\circ$).

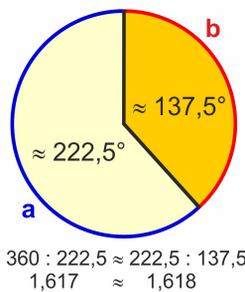


Abbildung 11: Der Goldene Winkel wird erhalten, wenn der Vollwinkel (360°) im Goldenen Schnitt geteilt wird. Der Goldene Winkel ($\approx 137,5^\circ$) ist der Kreiswinkel des kleineren Kreisbogens b , wenn er mit dem größeren Kreisbogen a einen Kreis vom Umfang $a+b$ bildet und das Verhältnis $a:b$ dem Goldenen Schnitt entspricht.



Abbildung 12: Romanesco (*Brassica oleracea* convar. *botrytis* var. *botrytis*, Brassicaceae), eine Variante des Blumenkohls.

Beispiele für eine spiralgige Phyllotaxis finden sich fast überall, auf den Spaziergängen im Wald, auf den Ruderalflächen in den Städten bis hin in die eigene Küche. Als „Spirale Plus“ könnte man eine Zuchtform des Blumenkohls bezeichnen, den Romanesco (Abb. 12). Der stark kondensierte Gesamtblütenstand setzt sich aus Blütenständen („Röschen“) 1., 2. und 3. Ordnung zusammen, allesamt spiralgig angelegt. Zur Blütenbildung kommt es nicht.

Spiralgige Anlagenfolgen in dichter Packung vermitteln wie beim Romanesco eine besondere Ästhetik. Eine solche „offenbart“ sich ebenso in den dichten Blütenständen der Asteraceae (oder Compositae), also in der Gänseblümchen- und Sonnenblumenverwandtschaft; mit etwa 25.000 Arten ist sie die größte Blütenpflanzenfamilie. In der dichten Verpackung von Blüten in einem kopfigen Blütenstand zeigt sich bei fast allen Vertretern der Köpfchen- oder Korbblütler wieder der Goldene Schnitt als Optimierer. Dies lässt sich an einer rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme eines Blütenköpfchens vom Gänseblümchen (Abb. 13a) wahrnehmen. An einer anfänglich halbkugeligem Blütenstandsachse entstehen von unten nach oben dicht gepackt in Spiralfolge die einzelnen Blüten.

Ganz an der Basis befinden sich die Anlagen der später in weiße Strahlen auswachsenden weiblichen Blüten, die infolge ihres einfacheren Baus in der Entwicklung zunächst zurückbleiben. Dann folgen die später (gelben) zwittrigen Blüten. Die einzelnen Anlagen lassen sich zwischen sich keinen Raum, also eine ideale platzsparende (optimale) Packung – unter anderem dadurch erzielt, dass jede der Anlagen von sechs unterschiedlich alten weiteren Anlagen umgeben ist (Wabeneffekt; Leins & Erbar 2016).

Blickt man auf ein blühendes Gänseblümchen (Abb. 13b) oder eine Sonnenblume (Abb. 13d), so lassen sich aus dem Goldenen Schnitt sich ergebende Schrägzeilen (Parastichen) in der gesamten Blütenschraube besonders gut erkennen, auch noch bei alten Blüten (Abb. 13e) und an den Narben der abgefallenen Früchte (Abb. 13c). Auf die Suche nach Schrägzeilen gehen wir nochmals, wenn wir uns mit aus vielen Organen bestehenden Einzelblüten befassen.

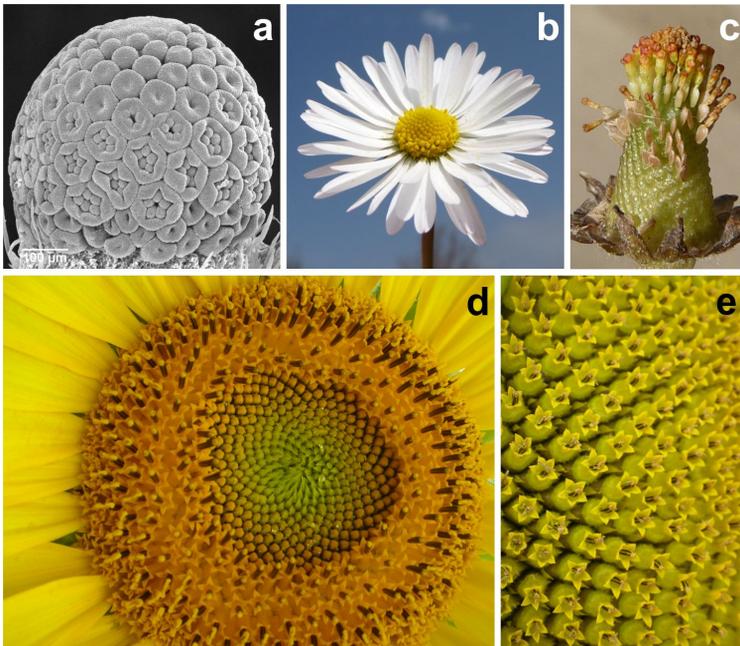


Abbildung 13: Schrägzeilen (Parastichen) in den Köpfchen der Asteraceae (siehe Text). – a, Junges Entwicklungsstadium des Ausdauernden Gänseblümchens *Bellis perennis* im rasterelektronenmikroskopischen Bild. – b–c, Mediterranes Wald-Gänseblümchen *Bellis sylvestris*. – c, Fruchstand. Basale Nussfrüchte bereits weggeholt. – d–e, Gewöhnliche Sonnenblume *Helianthus annuus*.

Ist überhaupt der Goldene Schnitt in einzelnen Blüten der großen Verwandtschaftsgruppe der Blütenpflanzen wahrnehmbar? Auf den ersten Blick nicht, wenn wir die meisten Blumen in Betracht ziehen. Schon als Kind haben wir typischerweise Blumen mit einem (meist fünfblättrigen) grünen Kelch und einer bunten Blumenkrone und mittendrin etwas undefinierbarem (meist gelb) gemalt. Viele Blüten sind denn auch aus Blütenwirteln aufgebaut: Kelchwirtel, Blumenkronwirtel, Staubgefäßwirtel und Stempel (vereinigter Fruchtblattwirtel).

Aber gehen wir zu den Anfängen. Nach unserer heutigen Kenntnis sind die Blütenpflanzen (= Bedecktsamige Samenpflanzen = Angiospermen) wahrscheinlich schon im oberen Jura vor etwas mehr als 140 Millionen Jahren entstanden, jedenfalls tauchen aber in der Unteren Kreidezeit schon recht unterschiedliche Blütenformen auf (Fossilfunde; Friis et al. 2011). Es haben sich während der Blütenpflanzen-Evolution bis heute nur relativ wenige ursprüngliche Blütenformen erhalten (Endress 2001). Unter diesen gibt es tatsächlich Formen mit zahlreichen (bis sehr zahlreichen) Blütenorganen; den Rekord halten wohl *Annona*-Arten (Rahmapfelgewächse, Annonaceae; als tropisches Obst ist *Annona cherimola*, die Cherimoya, bekannt). *Annona montana* hat etwa 2000 Staubgefäße und *A. muricata* etwa 500 Fruchtblätter. Etwas moderatere Zahlen weisen Blüten von Magnolien, vom Tulpenbaum oder von den Sternanisgewächsen auf.

Beim Sternanis werfen wir einen Blick ins Innere einer sehr jungen Blütenanlage nach dem Abpräparieren der Blütenhülle (Abb. 14). Sowohl die schützenden (und später der optischen Anlockung von Bestäubern dienenden) Blütenhüllblätter als auch die Staubgefäßanlagen (bzw. -primordien) sind zu mehreren und in unbestimmter Anzahl vorhanden (jeweils 15–18 Organe), während die Fruchtblätter auf die Zahl Acht fixiert sind. Aber sämtliche Organe fügen sich in eine durchgehende Goldene-Schnitt-Spirale ein: In der Knospe der Abb. 14b wird die Blütenhülle angelegt; in 14c-d sind sämtliche Organe am Blütenvegetationskegel angelegt (Erbar & Leins 1981, 1983, Leins & Erbar 2008, 2010); eine Besonderheit ist der übrig bleibende und sich vergrößernde zentrale Achsenrest; er hält später die Früchtchen, wie wir es vom Sternanis-Gewürz kennen, zusammen (in der Blüte hat er eine wichtige Funktion bei der sog. Pollenschlauchkonkurrenz; Williams et al. 1983).

Je mehr Organanlagen sich nach der Limitdivergenz am Vegetationskegel beziehungsweise an der Blütenachse befinden, umso deutlicher treten bogenförmige im Zentrum zusammenlaufende Verbindungslinien einzelner Anlagen in Erschei-

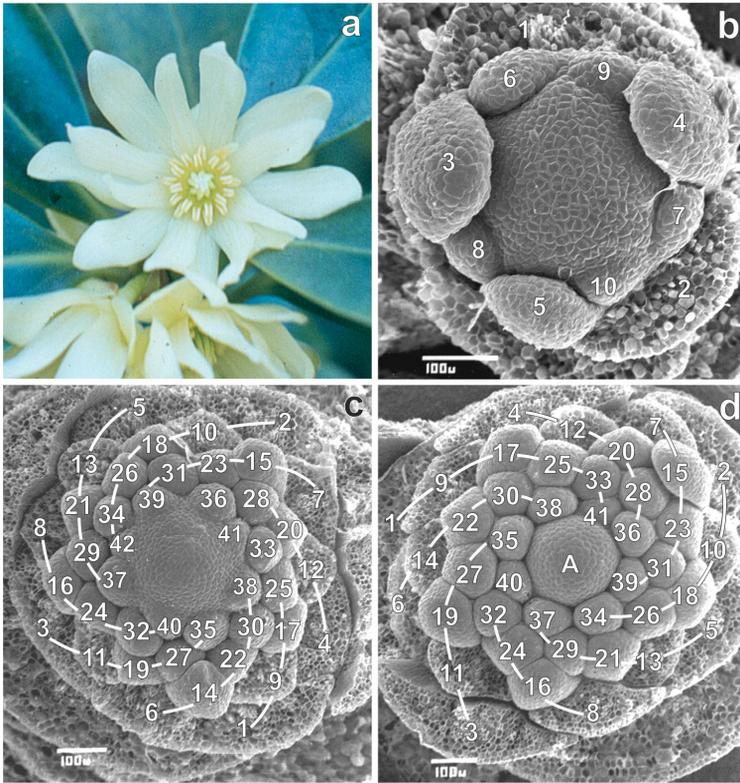


Abbildung 14: Japanischer Sternanis *Illicium anisatum* (Illiciaceae; im Gegensatz zur Gewürzpflanze *Illicium verum* giftig). Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien von Blütenknospen die spiralförmige Anlagensequenz der Organe zeigend (Nummerierung in den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen nach der Sequenz, Limitdivergenz). Die Parastichen mit der Kontaktzahl 8 sind durch die Bogenlinien verdeutlicht. – b, Anlage Blütenhülle. – c–d, Durchgehende Blütenspirale bis ins Gynoeceum hinein; zum Gynoeceum gehören die letzten acht Anlagen. – d, Eine Besonderheit bei *Illicium* ist die zapfenförmige Vergrößerung des Achsenrestes (A). Verändert aus Erbar & Leins 1983.

nung. Es sind die bereits erwähnten Schrägzeilen oder Parastichen. Besonders augenfällig sind Schrägzeilen mit der Kontaktzahl 8 (Fibonacci-Zahl), d.h. acht Schrägzeilen verbinden jeweils jedes achte Organ in der spitzwärts fortschreitenden Anlagensequenz. Weniger deutlich sind weitere Schrägzeilen. Diese werden deutlicher erkennbar in Blüten mit zahlreicheren Organen wie beim Tulpenbaum

(Abb. 15) und bei Magnolien (Abb. 16, 17; Erbar & Leins 1983, Leins & Erbar 2008, 2010).

In der Abb. 15b sind (ca. 40) Staubgefäß- und die ersten (der ca. 80) Fruchtblattanlagen entsprechend der Anlagenfolge (Limitdivergenz, ca. $137,5^\circ$) nummeriert. Zusätzlich sind durch Farben verschiedene Schrägzeilen bzw. Parastichen deutlich gemacht, die man erheblich einfacher als die sog. Grundspirale, die die Primordien in der Reihenfolge ihrer Entstehung miteinander verbindet, erkennt. Ins Auge fällt wieder eine Kontaktparastiche, nämlich die mit der Kontaktzahl 8 (rote Zahlen: 1 – 9 – 17 – 25 – 33 – 41 – 49 – 57 – 65), was so viel bedeutet, dass die Zahlendifferenz der hintereinander auf dieser Parastiche liegenden Organe jeweils 8 beträgt. Außerdem lassen sich noch die flacheren 3er- (grüne Zahlen: 1 – 4 – 7 – 10 – 13 – 16 – 19 – 22 etc.) und 5er-Parastichen (gelbe Zahlen: 1 – 6 – 11 – 16 – 21 – 26 – 31 etc.) ausmachen, sowie die steilere 13er Parastiche (orangefarbene Zahlen: 1 – 14 – 27 – 40 – 53 – 66). Natürlich gehören alle Primordien mehreren Parastichen an.

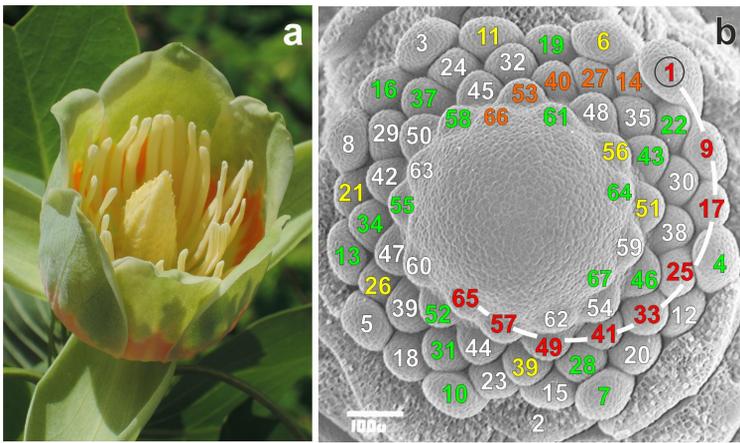


Abbildung 15: Tulpenbaum *Liriodendron tulipifera* (Magnoliaceae). Im rasterelektronenmikroskopischen Bild (b) sind die Schrägzeilen mit unterschiedlichen Kontaktzahlen entsprechend farbig dargestellt; eine der 8er-Parastichen ist zusätzlich durch eine Bogenlinie markiert (siehe Text).

In den Blüten der Stern-Magnolie (Abb. 16a) werden die zahlreichen Organe (15–17 Blütenhüllblätter, ca. 50 Staubgefäße, ca. 40 Fruchtblätter) durchgängig spiralig mit Limitdivergenz angelegt (Abb. 16b; die Fruchtblattanlagen sind entgegen ihrer Anlagenfolge nummeriert). Bei der Yulan-Magnolie (Abb. 17a) folgt

die spirale Anlage der (ca. 75) Staubgefäß- und (ca. 65) Fruchtblattprimordien auf eine Blütenhülle aus 3+3+3 Gliedern. Auch beim Blick von der Seite fallen die 8er-Kontaktparastichen auf (Abb. 17d). Es wird wiederum deutlich, dass keine Organanlage genau über einer anderen steht.

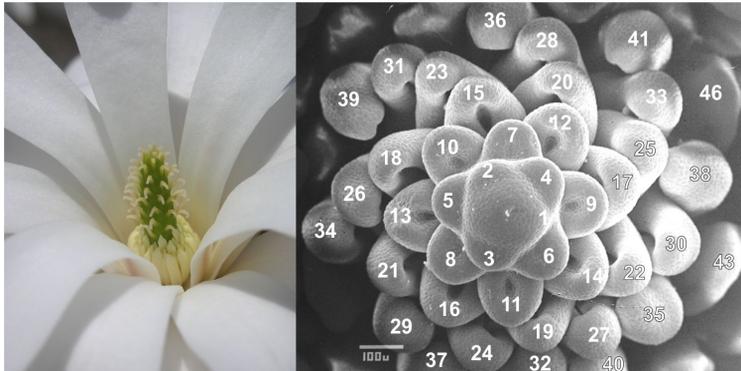


Abbildung 16: Stern-Magnolie *Magnolia stellata* (Magnoliaceae). Die Anlagen der Fruchtblätter sind im rasterelektronenmikroskopischen Bild (b) in umgekehrter Folge ihrer Entstehung nummeriert. Es ergibt sich eine Limitdivergenz.

1.3 Rhythmisierung von Spiralen

Häufiger als eine unbestimmte Zahl von Organen in spiraler Anlagenfolge findet sich in den Blüten heutiger Blütenpflanzen eine konstante Anzahl von Organen, die in Kreisen angeordnet sind. Bei vielen Einkeimblättrigen ist es die Zahl drei (Beispiel: Tulpe), bei vielen Zweikeimblättrigen die Zahl fünf (Beispiel: Storchschnabel). Nach dem bisher schon Ausgeführten fällt sofort auf, dass es sich um Zahlen aus der Fibonacci-Reihe handelt⁴. Johannes Kepler (1619) beschrieb nicht nur erstmals den Zusammenhang zwischen den Fibonacci-Zahlen und dem Goldenen Schnitt (siehe oben), sondern erwähnte auch das häufige Vorkommen der Zahl 5 in Blüten- und Blattanordnungen (in seiner Studie zu den sechsstrahligen

⁴ Folgt auch die Mehrzahl der Wirtel der Fibonacci-Reihe, so gibt es auch Pflanzenfamilien, deren Symmetrie auf dem Quadrat beruht mit ihren vier Organen pro Wirtel (Onagraceae) oder zumindest in den Blütenhüll-Wirteln Kelch und Krone (Kreuzblütler, Brassicaceae).

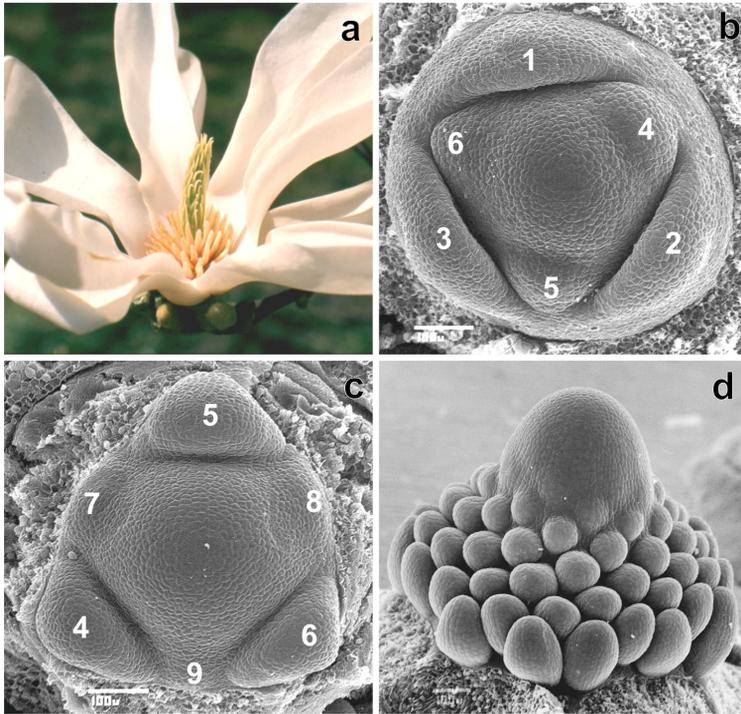


Abbildung 17: Anlage dreigliedriger Blütenhüllwirtel bei der Yulan-Magnolie *Magnolia denudata* (Magnoliaceae). – b, Auf die drei äußeren Blütenhüllprimordien (1–3) folgen nach einer längeren Pause nach innen drei weitere (4–6), die mit den äußeren alternieren. – c, Die drei äußeren Blütenblattanlagen sind abpräpariert, ein dritter Anlagenkreis (7–9) hat sich gebildet. – d, Junger Blütenvegetationskegel mit Anlagen der Staubgefäße und der ersten Fruchtblätter von der Seite gesehen: Man beachte wiederum die Schrägzeilen. b+c aus Leins & Erbar 2008 verändert.

Schneeflocken 1611 und in seiner „Weltharmonik“ 1619). Er stellt dabei einen Zusammenhang mit der Ästhetik und den harmonischen Verhältnissen her, die in den Blüten vieler Bäume und Sträucher zu finden sei. Die nächst höhere Fibonacci-Zahl 8 ist schon seltener anzutreffen, beispielsweise in Kelch und Krone der Weißen Silberwurz, einem Rosengewächs (Abb. 25a).

Wirtelbildung beschränkt sich in einigen Blüten auf die Blütenhülle, während der Staubgefäß- und der Fruchtblattbereich noch aus einer relativ großen und unbestimmten Zahl von Organen aufgebaut sind. Solche spirozyklischen Blüten mit teils wirteliger, teils spiralförmiger Organstellung eignen sich für blütenentwicklungs-

geschichtliche (ontogenetische) Studien, um dem Phänomen der Wirtelbildung im Verlauf der Evolution auf die Spur zu kommen.

Eine spiralgige Anlagenfolge ist durch eine gewisse Kontinuität geprägt: Die Primordien folgen in gleichen räumlichen und zeitlichen Abständen aufeinander. Erfährt eine spiralgige Anlagenfolge eine Rhythmisierung etwa dergestalt, dass wie bei der Yulan-Magnolie (Abb. 17) oder beim Tulpenbaum (Abb. 15, 18) nach Anlage von jeweils drei Organen eine längere Pause eintritt, so resultieren dreizählige Wirtel (= Kreise), die in diesen Fällen der Blütenhülle angehören. Anders ausgedrückt: Zwei kurze Zeitintervalle wechseln jeweils mit einem längeren Zeitintervall ab (die Zeitintervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Organanlagen am Vegetationskegel nennt man Plastochrone). Es kommt zu einer ungefähren Alternanzstellung der Glieder, d.h. die Glieder aufeinanderfolgender Wirtel stehen auf Lücke. Beim Tulpenbaum herrscht im Gegensatz zur Yulan-Magnolie noch mehr Kontinuum zur Spiralfolge der sich anschließenden Staubgefäßprimordien, d.h. das Plastochron zwischen letztem Blütenhüllblatt- und ersten Staubgefäßprimordium ist beim Tulpenbaum kürzer; außerdem ist der Unterschied in der Größe der Primordien nicht so groß.

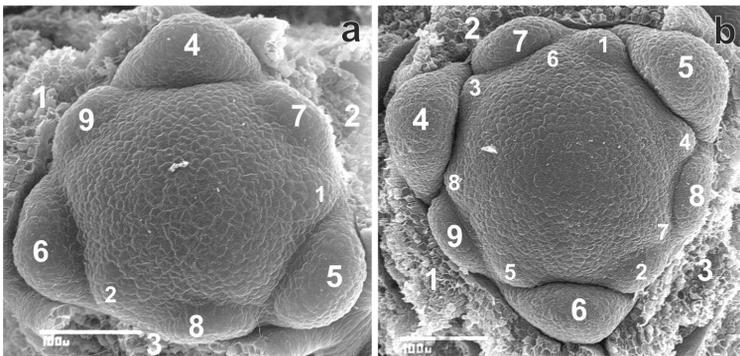


Abbildung 18: Tulpenbaum *Liriodendron tulipifera* (Magnoliaceae). Anlage der Blütenhülle (große Zahlen) und der ersten Staubgefäße (kleine Zahlen; 1–2 in a, 1–8 in b), äußerer Blütenhüllkreis (grüner Kelch in Abb. 15) abpräpariert. Auf den dritten Wirtel der Blütenhülle (7–9) mit noch deutlicher Spiraltendenz folgen die Staubgefäßanlagen in einer Spirale mit anstrebender Limitdivergenz.

Eine bis ins Blüteninnere durchgehende wirtelige Anlage der Blütenorgane ist korreliert mit einem Größenausgleich der Primordien am Blütenvegetationskegel (z. B. in den dreizähligen Blüten der Traubigen Graslilie, Abb. 19).

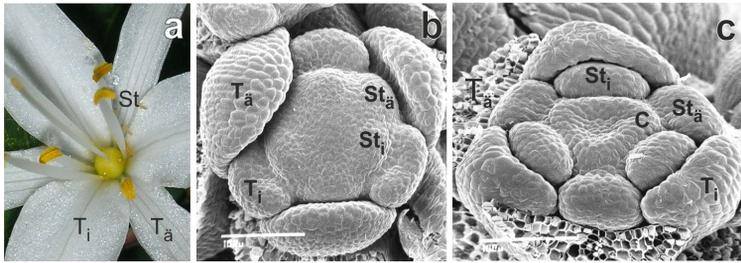


Abbildung 19: Manifestation alternierender Blütenorganwirtel. Dreizählige Wirtel am Beispiel der Monokotyle Traubige Graslilie *Anthericum liliago* (Asparagaceae-Agavoideae). – b, Zwei Blütenhüllkreise und zwei Staubgefäßkreise angelegt. – c, Alle fünf Blütenhüllkreise angelegt (äußere Blütenhüllblätter abpräpariert). C = Fruchtblatt, St = äußere und innere Staubgefäße, T = äußere und innere Blütenhüllblätter.

Vielfach lassen sich in allen oder einzelnen Wirteln noch Spiraltendenzen beobachten. Betroffen hiervon ist vor allem der Kelch. Beispielsweise lässt sich im Kelch der Rosen noch in adulten Blüten eine Spiralfolge leicht erkennen (Abb. 20a). Albertus Magnus (gest. 1280) wird bereits folgendes Merkgedicht zugeschrieben: „Fünf Brüder sind’s, zur gleichen Zeit geboren, doch zweien nur erwuchs ein voller Bart, zwei andern blieb die Wange unbehaart, dem dritten ist der Bart zur Hälfte’ geschoren.“ Die fünf Kelchblätter sind natürlich nicht zur gleichen Zeit „geboren“, sondern in einer klaren $2/5$ -Sequenz mit zunehmender Vereinfachung der Kelchblattränder entstanden. In sehr jungen Blütenanlagen des Gänseblümchens lässt sich im Staubgefäßkreis bisweilen eine Größenabfolge der Primordien beobachten, die einer $2/5$ -Spirale entspricht (Abb. 20b; Leins & Erbar 1987).

1.4 Steuerung der Anlagenfolge: Die Feldtheorie

„Wenn Sie wünschen, mich von einem elenden Tode zu erretten, sagen Sie mir, warum die Winkelreihen von $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$ usw. vorkommen und keine anderen Winkel. Es genügt dies, den ruhigsten Menschen verrückt zu machen.“⁵

⁵ “If you wish to save me from a miserable death, do tell me why the angles of $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$ & series occur, & no other angles. It is enough to drive the quietest man mad.” (Letter no. 4153, 1863).

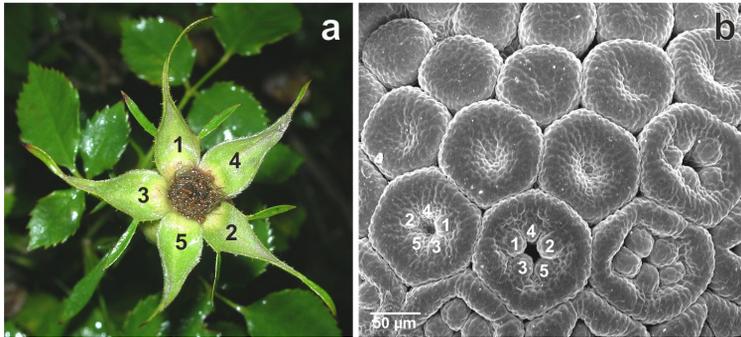


Abbildung 20: Spiralige Anlage innerhalb eines Organwirtels. – a, Bei der Hecken-Rose *Rosa canina* (Rosaceae) sind die Kelchblätter in der Reihenfolge ihrer Entstehung nummeriert; man beachte die sukzessive Vereinfachung der Kelchblattformen (siehe Text). – b, Beim Gänseblümchen *Bellis perennis* (Asteraceae) entstehen vielfach die Staubgefäße nach $\frac{2}{5}$.

So schrieb Charles Darwin 1863 an den Botaniker Asa Gray. Lässt sich Darwins Frage heute beantworten?

Die organismische Evolution ist beherrscht vom Ökonomischen – beziehungsweise Optimierungsprinzip. Die Vorgabe dieses Prinzips ist die Erreichung einer möglichst großen Effizienz bei einem möglichst kleinen Aufwand. Dabei sind beide Parameter (input und output) Variable. Zu den großen Erfolgskonzepten zählt die Anordnung von Blatt-, Blüten- und deren Organanlagen im Zusammenhang mit ihrer Funktion, wie Lichtnutzung (Blätter), Raumnutzung (Organe in den Blüten und Blüten in kopfigen Blütenständen) und Einpassung in ein hoch komplexes Korrelationsnetz, beispielsweise die Reproduktion und damit die Evolution selbst betreffend.

Goldener Schnitt und Ökonomisches Prinzip treffen sich, wenn ein bestimmtes Größenverhältnis zwischen Sprossachsenspitze (Vegetationskegel) und den auf ihr entstehenden Blattanlagen existiert. Dieser recht häufige Fall erlaubt, wie bereits erwähnt, eine optimale Platzausnutzung, ganz zu schweigen von der besten Nutzung des Lichtes bei der Photosynthese, wenn die Blätter ihrer Entstehungsfolge entsprechend an Größe abnehmen. Ein optimales Größenverhältnis zwischen Sprossachsenspitze und Blattanlagen hat sich vermutlich bereits bei der Entstehung der ersten sogenannten Kormus-Pflanzen vor etwa 400 Millionen Jahren vielfach eingeschpielt. Es handelt sich zunächst um Farne und später Samenpflanzen, die durch einen Kormus, einen Vegetationskörper aus den drei Grundorganen

Wurzel, Sprossachse und Blatt bestehend, charakterisiert sind. Von den Schachtelhalmen (mit wirteliger Blattstellung) abgesehen, ist die Beblätterung vielfach wechselständig, und möglicherweise wurden bereits mittlere und höhere Divergenzwerte der Schimper-Braun'schen Reihe, die dem Goldenen-Schnitt-Winkel nahekommen, eingehalten.

Es ist zwar keine Erklärung, aber für das Verständnis einer optimalen Formierung von Blattoorganen in raum-zeitlicher Hinsicht von Nutzen, wenn wir uns einer Sperrmuster- oder Hemmfeldtheorie den wachsenden Vegetationskegel betreffend bedienen. Arbeiten zur physiologischen Interpretation der Blattstellung (u.a. Schwabe 1971, Veen & Lindenmayer 1977, Richter & Schraner 1978) beziehen sich meist auf die Feldtheorie, die in ihrem Grundgedanken auf Schoute (1913) zurückgeht. Nach dieser Hemmfeldtheorie wird der Ort einer neuen Blattanlage durch das Zusammenwirken unterschiedlich starker Hemmfelder bestimmt: Zum einen ist es ein Hemmgradient, der vom Gipfel des Vegetationskegels ausgeht und dessen Hemmwirkung bei seiner Verlängerung basal immer mehr nachlässt, wobei schließlich eine Distanz von der Spitze zu den bereits vorhandenen Blattoorganen – man nennt sie Minimaldistanz – erreicht ist, die die Anlage eines neuen Blattorgans erlaubt. So ist es auch zu verstehen, dass bei der im vegetativen Bereich selten vorkommenden Wirtelstellung (mehrere Blätter an einem Knoten), wie beim Tannenwedel, die Blätter aufeinander folgender Knoten alternieren (Abb. 5). Die Minimaldistanz ist nämlich in den Lücken zwischen den jungen Blattanlagen zuerst erreicht („Hofmeister'sche Lückenregel“, 1868; Abb. 21). Bei wechselständiger Blattstellung ist zum anderen die zuletzt (also gerade) entstandene Anlage von einem eigenen Hemmfeld umgeben, das die frühzeitige Bildung einer weiteren Anlage in unmittelbarer Nachbarschaft verhindert. Diese „eigenen“ Organ-Hemmfelder werden mit zunehmendem Alter sukzessive wieder abgebaut. Ein solches Sperrmuster garantiert (in Abhängigkeit von den Größenverhältnissen zwischen Vegetationskegel und Blattprimordien) eine Anlagenfolge am Vegetationskegel von unten nach oben beziehungsweise außen nach innen bei gleichzeitig dichtester Packung.

Neuere Untersuchungen (z. B. Reinhardt et al. 2003, Reinhardt 2005a, b) zeigen, dass die Verteilung des Pflanzenhormons Auxin eine wichtige Rolle bei der Bildung der Blattanlagen spielt. Von einem gerade gebildeten Primordium wird Auxin absorbiert und somit aus der näheren Umgebung entfernt. Das neue Primordium kann nicht direkt neben der gerade erst gebildeten Blattanlage entstehen,

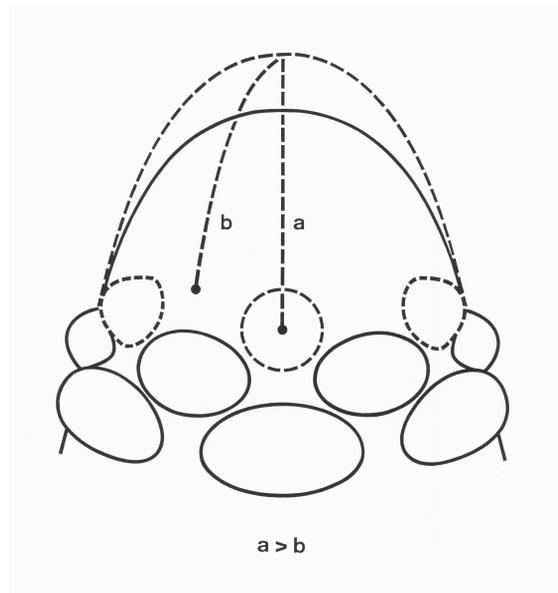


Abbildung 21: Schematische Darstellung eines vegetativen Sprossscheitels mit alternierenden Blattwirteln. Bei Vergrößerung des Vegetationskegels (gestrichelt) wird die Minimaldistanz für die Anlegung neuer Organe (gestrichelt) in den Lücken zwischen bereits vorhandenen Organen eher erreicht (a) als vor diesen (b). Aus Leins & Erbar 2008.

da eine notwendige Mindest-Akkumulation von Auxin erst in einem bestimmten (minimalen) Abstand gegeben ist. Weil die jüngste Blattanlage das Auxin stärker absorbiert als die zweitjüngste, entsteht das neue Primordium näher zum zweitjüngsten als zum jüngsten Primordium. Die Hemmfelder bestehen danach also in einem Mangel an Auxin. Wo genau sich das neue Blatt ausbildet, darüber entscheidet eine lokal hohe Konzentration des Auxins, die durch eine Reihe von Transport-Proteinen bestimmt wird; der eigentliche Signalgeber aber ist noch unbekannt (Schopfer & Brennicke 2010). Möglicherweise spielen Minimaldistanzen vom Gipfel des Vegetationskegels ebenfalls eine Rolle. Außerdem ist zu beachten, dass die Funktion bei der Blattstellung nur schwer von der Rolle des Auxins als Wachstumshormon bei der Blatentwicklung zu trennen ist (Korn 2008).

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 in Abb. 17c ersichtlich: Die Anlagen 7, 8 und 9 (des dritten Blütenhüllkreises) befinden sich bei genauerer Betrachtung nicht exakt in der Mitte der Lücken zwischen den Anlagen 4, 5 und 6 (des zweiten Blütenhüllkreises). Vielmehr steht Anlage 7 näher bei der älteren Anlage 4, wird quasi von der jüngeren Anlage 5 „abgestoßen“; 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 noch deutlicher ausgeprägt (Abb. 18).

2 Buntheit der Blumen

„Doch davon hoffe ich Sie schon jetzt überzeugt zu haben: Dass die Blumenfarben 'um der Insekten willen' da sind, und nicht als Laune der Natur.“

Karl von Frisch, 1913

Es ist aber sicherlich vor allem die Buntheit der Blumen, die die meisten Menschen diese als schön empfinden lässt. Bunte Blumen erfreuen uns draußen in der Natur, aber auch im Garten und im Winter holen wir uns manchmal mit ihnen schon frühzeitig den Frühling ins Haus. Aber bunte Blumen gibt es schon viel, viel länger als den Menschen. Die Färbung der Blüten spielt als optisches Signal bei der Anlockung von bestäubenden Tieren eine außerordentlich wichtige Rolle. Wir schauen dabei auf etwa 140 Millionen Jahre einer erfolgreichen Partnerschaft zwischen Blüten und Insekten zurück, die im Wesentlichen geprägt ist von Coadaptationen (Resultate einer Coevolution) und Mutualismen (Wechselbeziehungen zwischen artverschiedenen Organismen, aus der beide Partner einen Nutzen ziehen). Die Insekten besorgen den ortsfesten Pflanzen die Bestäubung, also den Transport der Pollenkörner vom Ort ihrer Produktion, den Staubbeuteln (Antheren) der Staubgefäße (Stamina) einer Blüte, in die Nähe der Samenanlagen, genauer auf ein Empfängnisgewebe, die Narbe, möglichst einer anderen Blüte derselben Art.

In den Samenanlagen (diese sind bei den Blütenpflanzen in einem Fruchtknoten eingeschlossen) befindet sich jeweils ein haploider weiblicher Organismus, meist aus 7 Zellen und 8 Zellkernen bestehend. Von den 7 Zellen ist eine die Eizelle. Der weibliche Organismus verlässt die Mutterpflanze nicht. Auf den Weg gebracht werden müssen hingegen die Pollenkörner, die haploiden männlichen Organismen, die neben der vegetativen Zelle zwei Spermazellen ausbilden. Nach einer

erfolgreichen Bestäubung wächst dann die vegetative Zelle des Pollenkorns zum Pollenschlauch aus und transportiert die beiden männlichen Geschlechtszellen zur Samenanlage. Die Eizelle wird zu einer Zygote befruchtet, und die andere männliche Geschlechtszelle verschmilzt mit einer zweikernigen Zelle des weiblichen haploiden Organismus zu einem sich daraus entwickelnden triploiden Nährgewebe, in das die aus der Zygote entstehende neue diploide Pflanze hineinwächst und schließlich als Embryo in eine Ruhephase eintritt. Das Samenkorn ist jetzt fertig (siehe Abb. 2 in Leins & Erbar 2008).

Bei den Vorläufern der Blütenpflanzen (Angiospermae), den Nacktsamern (Gymnospermae), waren (und sind) die Pollenkörner produzierenden Organe mehr oder weniger weit von den Samenanlagen tragenden entfernt angeordnet und der Wind besorgt(e) die Bestäubung. Käfer (so zeigen Pollenfunde im Verdauungstrakt von Fossilien) und andere Insekten fraßen Pollenkörner, besuchten allerdings nur die männlichen Organe. Es war wahrscheinlich der Selektionsdruck der Pollen fressenden Insekten, der durch einen vom Zufall bestimmten einfachen „Trick“, nämlich die Zusammenlegung von Pollen produzierenden und Samenanlagen tragenden Organen zu dem, was wir Zwitterblüte nennen, das parasitäre Verhältnis in ein mutualistisches umwandelte. Bei einem Blütenbesuch können nun Tiere die Bestäubung besorgen.⁶

Die Entstehung der angiospermen Zwitterblüte hängt also mit der „Benutzung“ von Insekten als neues Transportmittel bei der Übertragung der Pollenkörner zusammen. Die Insekten werden jetzt regelrecht zur Speise eingeladen. Wenn auch der Transport der Pollenkörner auf der Oberfläche der Insekten, natürlich völlig unbeabsichtigt, durchgeführt wird, so ist doch die Wahrscheinlichkeit, dass Pollenkörner auf der Narbe landen höher als bei Windbestäubung und der Verlust durch Fraß kann jetzt „in Kauf genommen“ werden. Neben Käfern gehören Fliegen, Grabwespen, Motten ohne Saugrüssel (Urmotten) und Thripse zu den Insektengruppen, die schon existierten, als die Blütenpflanzen mit ihren Zwitterblüten entstanden. Da sie zur Aufnahme von Pollenkörnern und/oder zuckrigen

⁶ Genetisch ist das Zusammenlegen der Pollen produzierenden und Samenanlagen tragenden Organe relativ einfach: Es muss nur ein „Ein-Aus-Schalter“ für die männliche Funktion „betätigt“ werden (Theissen 2005). Nicht so einfach ist der genetische Hintergrund für den Einschluss der Samenanlagen (Angiospermie). Hier kam es wohl nach einer Genom-Duplikation zu neuen Genfunktionen.

Narben-Sekreten in der Lage waren, kommen sie auch als frühe Bestäuber in Frage. Bienen (incl. Hummeln) und Schmetterlinge mit Saugrüssel gibt es, wie Fossilfunde zeigen, erst seit etwa 100 bzw. 70 Millionen Jahren.

Optische (und olfaktorische) Signale durch auffällige Färbung von Blütenhüllblättern und Emission von Düften wurden zu unverwechselbaren Werbemitteln der Blüten, zumal es in den verschiedenen Insektengruppen bevorzugte Farben und Düfte gibt. Auch unterscheiden sich die visuellen Fähigkeiten der blütenbesuchenden Insekten: Während nach heutigem Forschungsstand wohl bei den Insekten der Spektralbereich zum kurzwelligen hin verschoben ist (sie können also UV-Licht wahrnehmen), ist die Rot-Wahrnehmung nicht einheitlich. Käfer und Tagschmetterlinge sehen Rot, manche Fliegen nehmen den roten Farbbereich zumindest als eigene Qualität wahr, aber die bisher darauf untersuchten Bienen sind rotblind.

2.1 Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen

Hatte der „Vater der Blütenökologie“, Christian Konrad Sprengel schon 1793 vermutet, die Blütenfarben könnten Werbemittel sein, so ist doch erst durch die Farbdressur-Versuche von Karl von Frisch (1913, 1914) das Farbsehen bei der Honigbiene nachgewiesen worden (1973 bekam er dafür den Nobelpreis). Karl Daumer (1956, 1958), ein Schüler von Karl von Frisch, konnte dann zeigen, dass Bienen definitiv anders sehen, da der Spektralbereich um rund 100 nm zum kurzwelligen hin verschoben ist. Für Menschen sichtbares Licht liegt im Wellenlängenbereich von etwa 380 nm (Violett) bis 780 nm (Rot), das der Biene von 300 nm (Ultraviolett) bis 650 nm (Bienen-Purpur). Bienen sind also rotblind, können aber die kurzwelligere Strahlung (UV) wahrnehmen. Mensch und Biene nehmen jeweils nur drei Grundfarben wahr (trichomatisches Sehen, entsprechend dreier Sehzelltypen). Die drei Grundfarben sind beim Menschen Rot, Grün und Blauviolett, bei der Biene Ultraviolett, Gelb und Blau. Alle anderen Farben sind Mischfarben (Abb. 22).

Wie können wir den Farbeindruck der Bienen erfassen? Blüten werden hintereinander durch die Farbfilter fotografiert, deren Durchlässigkeit mit den drei Grundfarbenbereichen des Bienensehens übereinstimmt. Da die Bienen aber die Farben sicherlich anders wahrnehmen als wir, werden eigene Bienenfarben beschrieben (Daumer 1956, 1958; siehe auch Autrum & von Zwehl 1964, von Helversen 1972, von Frisch 1977). Da Bienen UV wahrnehmen können, „erscheinen“

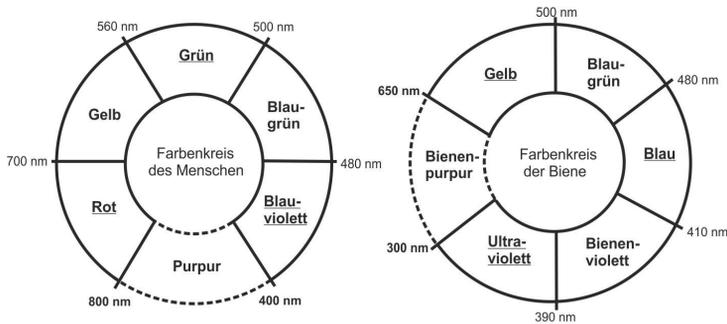


Abbildung 22: Schemata der Farbkreise von Mensch und Biene (Farbübergänge sind nicht dargestellt). Die Enden des linearen Farbspektrums (Rot und Blauviolett beim Menschen, Gelb und UV bei der Biene) sind zum Kreis geschlossen: Durch die Mischung der entsprechenden Lichtstrahlen entstehen die Purpurtöne, die im Spektrum selbst nicht enthalten sind. Die drei Grundfarben, die wahrgenommen werden können, sind unterstrichen (trichomatisches Sehen). Alle anderen Farbwahrnehmungen kommen durch Mischung zustande. Komplementärfarben, die sich zu Weiß ergänzen, stehen gegenüber. Erstellt nach Daumer 1956 und von Frisch 1977.

ihnen die Blütenfarben in einer anderen Vielfalt als uns Menschen. „Bienenblau“ entspricht in etwa der menschlichen Blauwahrnehmung, da eine Reflektion nur im Blaubereich stattfindet wie etwa bei den blauen Enzianen (Abb. 23a). Kommt zur Blaureflektion eine UV-Reflektion dazu, spricht man von „Bienenviolett“ (beispielsweise bei blauen Veronica-Arten und beim Lein, Abb. 23b).

Die Blüten von Schlüsselblume, Hornklee und Berberitze (Abb. 24a) zeigen eine Reflektion im Gelbbereich, so dass ein „Bienengelb“ entsteht. Kommt wie bei gelben Hahnenfuß-Arten, der Sumpfdotterblume oder dem Sonnenröschen (Abb. 24b) eine UV-Reflektion hinzu, erhält man „Bienenpurpur“.

„Bienenblaugrüne“ Blüten umfassen im Wesentlichen dem Menschen weiß erscheinende Blüten wie die der Silberwurz (Abb. 25a) oder des Buschwindröschens. Hier findet sich eine starke Reflektion im Gelbbereich und eine weniger starke im Blaubereich, aber keine Reflektion im UV-Bereich. Dies trifft auch zu für uns helllila erscheinende Blüten des Echten Dost (Abb. 25b). Blüten, bei denen sich das Verhältnis umkehrt (also mehr Reflektion im blauen als im gelben Bereich) wie bei Schnee-Heide (Abb. 25c) und Rotem Fingerhut (Abb. 30), zeigen einen Übergang von „Bienenblaugrün“ zu „Bienenblau“. Die für uns „weißen Sterne der Gänseblümchen“ (Abb. 13b, 27b) „leuchten den Bienen“ laut von Frisch (1977) als „blaugrüne Sternchen entgegen“.



Abbildung 23: Blau durchs „Bienenauge“. – a, Clusius-Enzian *Gentiana clusii* (Gentianaceae): „Bienenblau“. – b, Ausdauernder Lein *Linum perenne* (Linaceae): „Bienenviolett“.

Reines Rot ist in unserer heimischen Flora relativ selten. Es ist besonders bei den in Europa nicht vorkommenden Vogelblumen verbreitet sowie bei den Tagfalterblumen wie der Kartäusernelke. Rote Bienenblumen, die gerne als „rot“ bezeichnet werden, wie z. B. die Blüten des Beinwells oder des Wiesen-Klees sind eher purpurrot. Die Bienen nehmen vor allem die enthaltenen Blauanteile des zurückgestrahlten Lichtgemisches wahr, während der Anteil an rein roten Strahlen auf den Gesamteindruck verdunkelnd wirkt. Dunkelrote Gartenformen der Rose sind für die rotblindenden Bienen „Bienenschwarz“; unter den Wildpflanzen konnte Daumer (1958) lediglich das für unsere Augen schwarzviolette Mönchskraut

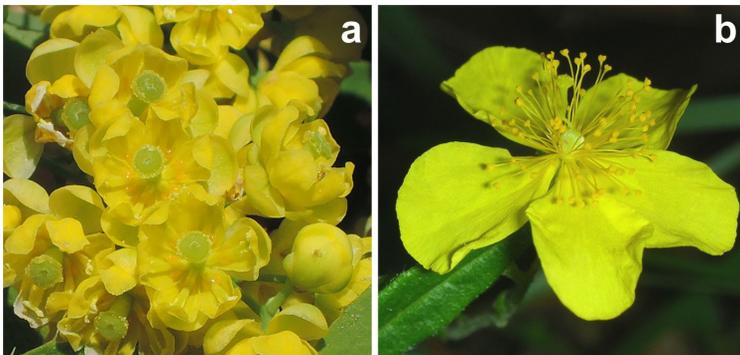


Abbildung 24: Gelb durchs „Bienenauge“. – a, Sauerdorn *Berberis vulgaris* (Berberidaceae): „Bienengelb“. – b, Gewöhnliches Sonnenröschen *Helianthemum nummularium* (Cistaceae): „Bienenpurpur“.

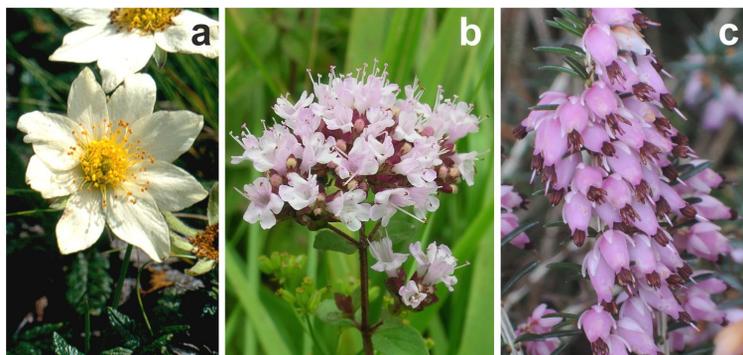


Abbildung 25: Im Bienenauge „Bienenblaugrün“. – a, Weiße Silberwurz *Dryas octopetala* (Rosaceae). – b, Echter Dost oder Oregano *Origanum vulgare* (Lamiaceae). – c, Schnee-Heide *Erica carnea* (Ericaceae): Übergang „Bienenblaugrün“ - „Bienenblau“.

Nonea pulla als rein „Bienenschwarz“ ausmachen (mit einer Reflektion in allen Bienenbereichen kleiner als 0,5%). Der für uns rote Klatsch-Mohn (Abb. 26) ist für die Bienen wegen der UV-Reflektion „Bienenultraviolett“. Im Zentrum der Blüte befindet sich aber ein UV-freies Mal.



Abbildung 26: Im Bienenauge „Bienenultraviolett“ mit UV-absorbierendem Zentrum: Klatsch-Mohn *Papaver rhoeas* (Papaveraceae).

Infolge schwacher, relativ gleichmäßiger Reflektion in allen Bienenspektralbereichen erweisen sich die grünen Blätter als „Bienen grau“ mit schwachem Farbstich ins „Bienen gelb“, so dass, egal wie der Farbeindruck auch sein wird, sich für die Bienen die Blüten als bunte Farbflecken vom mehr oder minder unbuntem Hintergrund gut abheben (Daumer 1958).

2.2 „Wirtshausschilder“ für bestäubende Insekten

Die Staubgefäße (in ihrer Gesamtheit als Androeceum = Männerhaus bezeichnet) und insbesondere die Pollenkörner waren das phylogenetisch ursprüngliche Nahrungsangebot der Blüten an die bestäubenden Insekten (z. B. Käfer). Offene Blüten sind meist so gestaltet, dass sich ein UV-Licht schluckendes Zentrum gegen eine UV-Licht reflektierende Peripherie abhebt. Dies lässt sich mit Hilfe einer UV-Kamera für unser Auge sichtbar machen (Abb. 27). UV-absorbierend sind hauptsächlich die Staubbeutel und die Pollenkörner. Verantwortlich für eine UV-Absorption sind wasserlösliche gelbe oder blauviolette Flavonoide oder fettlösliche orangefarbene bis gelbe Carotinoide, bei den Pflanzen häufig vorkommende Farbstoffe. Solche Pflanzenfarbstoffe treten schon bei den windbestäubten Nacktsamern, den Gymnospermen, auf. Die Farbe hat hier nichts mit einer Anlockung zu tun, sondern mit dem Schutz des Staubbeutelinhalts vor UV-Licht (die bei der Bildung der haploiden Pollenkörner notwendige Meiose kann durch UV-Strahlen gestört werden). Die spätere Signalwirkung ist bei den Gymnospermen also schon präadaptiv vorhanden.

Oft absorbieren zusätzlich die Fruchtblätter das UV, so dass in den Blüten etwa der Hahnenfußgewächse (Ranunculaceae) ein UV-schluckender Innenbereich gegen eine UV-reflektierende Peripherie der Blütenhülle kontrastiert ist (Abb. 27b). Dieses Signalphänomen „offener“ Blüten findet sich auch in Blütenständen, besonders in kopfigen, wie wir sie von den Köpfchenblütlern (Asteraceae) kennen. Die Zungenblüten (Strahlenblüten) der Asteroideae, wie beim Gänseblümchen, sind dabei der reflektierende, die Röhrenblüten (Scheibenblüten) der absorbierende Blumenteil (Abb. 27b unten). Häufig sind zusätzlich noch die basalen Abschnitte der Zungenblüten am UV-Schlucken beteiligt. Aber auch rein zungenblütige Asteraceae (die Lactuceae innerhalb der Cichorioideae), wie der Löwenzahn, zeigen in ihren Köpfen das entsprechende Muster (Abb. 27c unten). Egal, wie die Farben von den Insekten wahrgenommen werden (siehe oben), entscheidend ist, dass sich für sie auf jeden Fall das Zentrum der Bestäubungseinheit (Blüte oder dichter

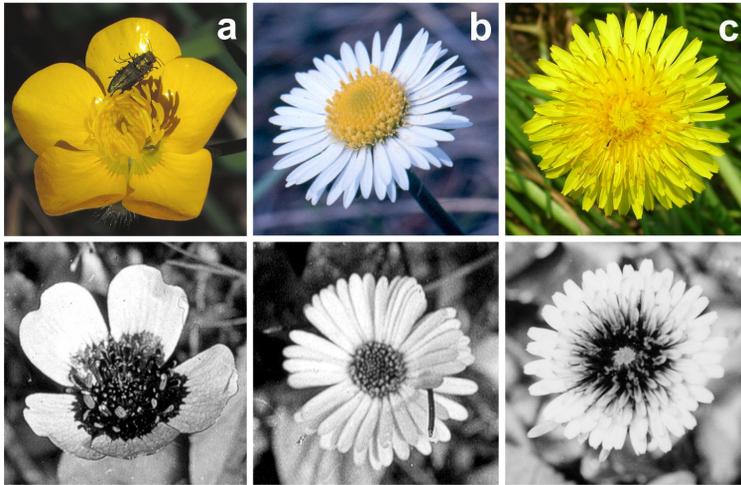


Abbildung 27: Blumen im Normalbild (oben) und in der UV-Aufnahme (unten). – a, Hahnenfuß. – b, Gänseblümchen. – c, Löwenzahn. Unabhängig von der Farbe, ist das Muster „innen UV schluckend, außen UV reflektierend“ sowohl in Einzelblüten (Hahnenfuß) als auch in dichten, köpfchenförmigen Blütenständen (Gänseblümchen, Löwenzahn) zu finden.

Blütenstand = Blume) – in der Regel der Ort der Belohnung mit Pollen und/oder Nektar – von der übrigen Blume abhebt.

Auf das Signal der ursprünglichen Lockspeise, nämlich die in oft großer Anzahl vorhandenen und gegen eine gefärbte Blütenhülle kontrastierten Staubgefäße, bleiben viele im Verlauf der Coevolution entstandene, Nektar zu sich nehmende und z.T. Pollen sammelnde Insekten fixiert. Nektarblumen, bei denen die meist zahlenmäßig reduzierten Staubgefäße zusammen mit dem Nektar, z. B. in einer Kronröhre, schützend versteckt werden, konnten somit unter dem Konkurrenzdruck der das Androeceum offen zur Schau stellenden Pollenblumen sich nur behaupten, indem sie Attrappen des Androeceums als entsprechende Signale ausbildeten. Vielfach sind es mannigfaltige Zeichnungen, die sich durch eine andere Farbe von ihrer Umgebung abheben. Bereits Christian Konrad Sprengel (1793) erkannte ihre Bedeutung als optische, zum Nektar führende Wegmarkierungen für die bestäubenden Insekten. Dementsprechend nannte er sie „Saftmale“. Da, wie sich später herausstellte, Farbmuster auf den Blüten auch allgemein eine anziehende Wirkung auf sich nähernde Blüten besuchende Insekten ausüben, bezeichnet man sie heute besser als Blütenmale.



Abbildung 28: Blütenmale I. – a, Gelbliche Schwertlilie *Iris lustescens* (Iridaceae) in der blauen Variante; Pfeil weist auf Narbenlappen. – b, Sumpf-Schwertlilie *Iris pseudacorus*.

Nach der „Signalattrappen-Theorie“ von Osche (1979, 1983) stellen, wie schon erwähnt, viele Blütenmale Kopien des Androeceums oder Teile von diesem dar. Quasi werden „Wirtshausschilder“ für die Insekten ins Schaufenster gestellt. Aus der Fülle der Beispiele seien nur einige herausgegriffen. Ein aus vielen Staubgefäßen bestehendes Androeceum täuscht an den drei Blüteneingängen mancher Schwertlilien-Arten (z. B. *Iris lutescens*⁷, Abb. 28a) eine vollplastische Attrappe

⁷ Diese weit gefasste Art umfasst auch die ehemalige *Iris chamaeiris*. *Iris lutescens* kommt im westlichen und zentralen Mittelmeergebiet vor. Auffällig ist, dass am selben Standort meist blau-violett und gelb-violett blühende Exemplare nebeneinander vorkommen. Dieser Farbdi-

vor, und tatsächlich landen bestäubende Insekten auf dieser Attrappe, bevor sie sich, geleitet durch konvergierende Strichmale auf den äußeren Blütenhüllblättern und den Spitzen der verbreiterten Griffeläste, ins Innere der Blüte zum (vermeintlichen) Nektar begeben. Dabei streifen sie eventuell mitgebrachten Pollen an einem Narbenlappen (Pfeil in Abb. 28a) ab, der nur auf seiner Innenseite rezeptiv ist, d.h. nur dort befindet sich ein Narbengewebe. Der Bestäuber biegt den Narbenlappen beim Hineinkriechen in geeigneter Weise nach unten und kommt anschließend mit dem sehr langen Staubbeutel (Anthere) rückenseits in Berührung. Beim Verlassen des Blütenschlundes biegt sich das Narbenhütchen nach oben. Es wird dadurch verhindert, dass eigener Pollen auf die rezeptive Seite gelangt. Dies bedeutet, Einschränkung von Selbstbestäubung, wenngleich eine solche nicht ganz auszuschließen ist, da das Insekt alle drei Blütenzugänge hintereinander benutzen kann (was wir allerdings im Falle der Nektar-Täuschblume *Iris lutescens* nie beobachtet haben). Bei anderen Iris-Arten genügen offensichtlich auch nur verblüffend ähnliche Zeichnungen an den betreffenden Stellen der Anlockung. Bei der Gelben Schwertlilie (Abb. 28b) stellen dünne Striche, die nach außen zu verdickt sind, Staubgefäßkopien dar. Sie täuschen Staubfäden mit jeweiligen Staubbeuteln vor. Die gesamte Zeichnung kombiniert durch das Zusammenlaufen der Striche in Richtung Blüteninneres das Anlockungs- mit dem Wegweisersignal.

Wenige, aber sehr deutliche, hervortretende vollplastische Staubgefäß-Dummies versetzen uns bei der im Mittelmeergebiet vorkommenden Goldlackblättrigen Hundszunge (Abb. 29) ins Staunen. Die echten (fertilen) Staubgefäße befinden sich in der Kronröhre versteckt (Abb. 29b).

Zeichnungen von vielen sich öffnenden Antheren (also von Teilen des *Androecium*) finden sich in den schrägen Glocken des Roten Fingerhutes (Abb. 30). Sie

morphismus lässt vermuten, dass es wie bei der nah verwandten Zwerg-Iris *Iris pumila* ein Zusammenhang besteht mit einem fehlenden Nektarangebot (Vogel 1993). Für *Iris lutescens* konnten wir an einem Standort auf Sizilien (Felsgarigue beim Santuario Madonna della Scala) bei der blauen und gelben Farbmorphie (letzte mit bräunlich-purpurfarbenen Bereichen auf den äußeren Blütenhüllblättern) keine sichtbare Nektarabscheidung feststellen. Die Überprüfung jedoch mit Zucker-Teststreifen lässt eventuell auf eine geringe Nektarmenge schließen. Da die Bestäuber – in diesem Fall sind es Hummeln – lernfähig sind und bei mehrmaliger Nahrungsfrustration die Blüten mit dieser Farbe meiden, werden sie, durch die andere Blütenfarbe angelockt, letztlich doch Blüten dieser Art besuchen und somit eine Fremdbestäubung bewirken. Die Täuschblume hat damit ihr „Ziel erreicht“.



Abbildung 29: Blütenmale II. Goldlackblättrige Hundszunge *Cynoglossum cheirifolium* (Boraginaceae). – a, Fünf vollplastische Staubgefäß-Dummies säumen den Blüteneingang. Die echten, Pollen produzierenden Staubgefäße befinden sich darunter, verborgen in der Kronröhre. – b, Blüte längs aufpräpariert.

leiten das Insekt (Hummeln) bis ins Innere der Blüte, wo sich dann die Kronröhre plötzlich verengt und nur noch dem Saugrüssel Zugang zum Nektar gewährt. Vier Staubgefäße, die nach oben gebogen sind, berühren mit ihren echten Staubbeuteln den Rücken des Bestäubers.

Nicht selten wirkt eine einzelne, halb-plastisch in Erscheinung tretende übernormierte Staubbeutelattrappe als Signal. Sie ist wie im Original zweiteilig, entspre-



Abbildung 30: Blütenmale III. Roter Fingerhut *Digitalis purpurea* (Plantaginaceae). Zeichnungen auf dem unteren Blütensaum kopieren geöffnete Staubbeutel und locken hauptsächlich Hummeln ins Blüteninnere. Rechts Blick in den Blütenschlund.

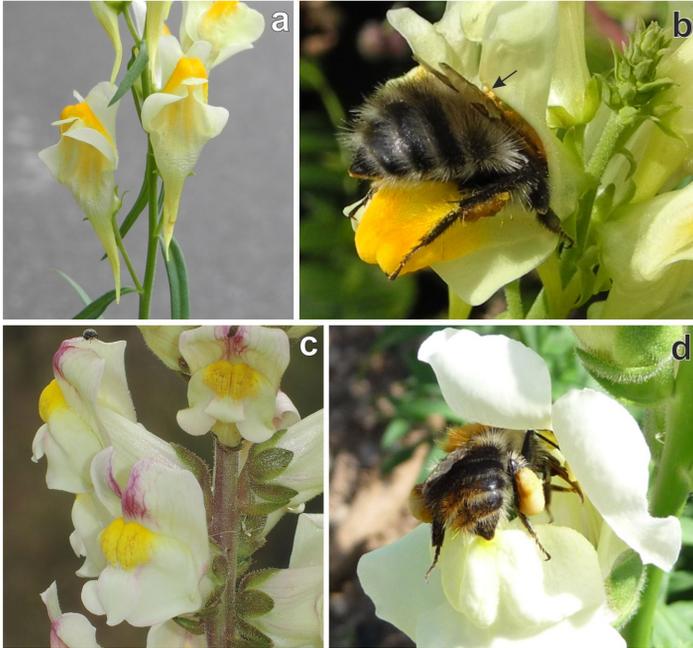


Abbildung 31: Blütenmale IV. Übernormierte, halbplastische Antherenattrappen in der Löwenmäulchen-Verwandtschaft (Plantaginaceae). – a–b, Gewöhnliches Leinkraut *Linaria vulgaris*. – c, Sizilianisches Löwenmäulchen *Antirrhinum siculum*. – d, Großes Löwenmäulchen *Antirrhinum majus*. Nur kräftigere Insekten wie Hummeln (in den Bildern Acker-Hummel *Bombus pascuorum*) vermögen ins Innere zu gelangen. Die eigentlichen Staubgefäße (Pfeil in b) befinden sich unter der Oberlippe der Blüte (Rückenbestäubung).

chend der beiden Staubbeutelteile, den sogenannten Theken (jede Theka besitzt zwei dicht hintereinander stehende Pollensäcke). Als Beispiele wählen wir das Leinkraut (Abb. 31a-b) und zwei Löwenmäulchen-Arten (Abb. 31c-d). Nur kräftigere Bienen (beispielsweise Hummeln) sind in der Lage, die den Blütenschlund verschließende Attrappe nach unten zu drücken, um sich Zugang ins Blüteninnere zu verschaffen.

Das Kapitel wollen wir mit einem bescheidenen Ausschnitt aus einem schier unüberblickbarem Kaleidoskop schöner Zeichnungen und Oberflächengestaltungen im Bereich von Blütenmalen abschließen (Abb. 32). Ihre (ästhetische) Vielfalt (bei ähnlicher Funktion) bestätigt den Zufall, der die evolutionären Faktoren beherrscht, bevor die entscheidende Selektion einsetzt.

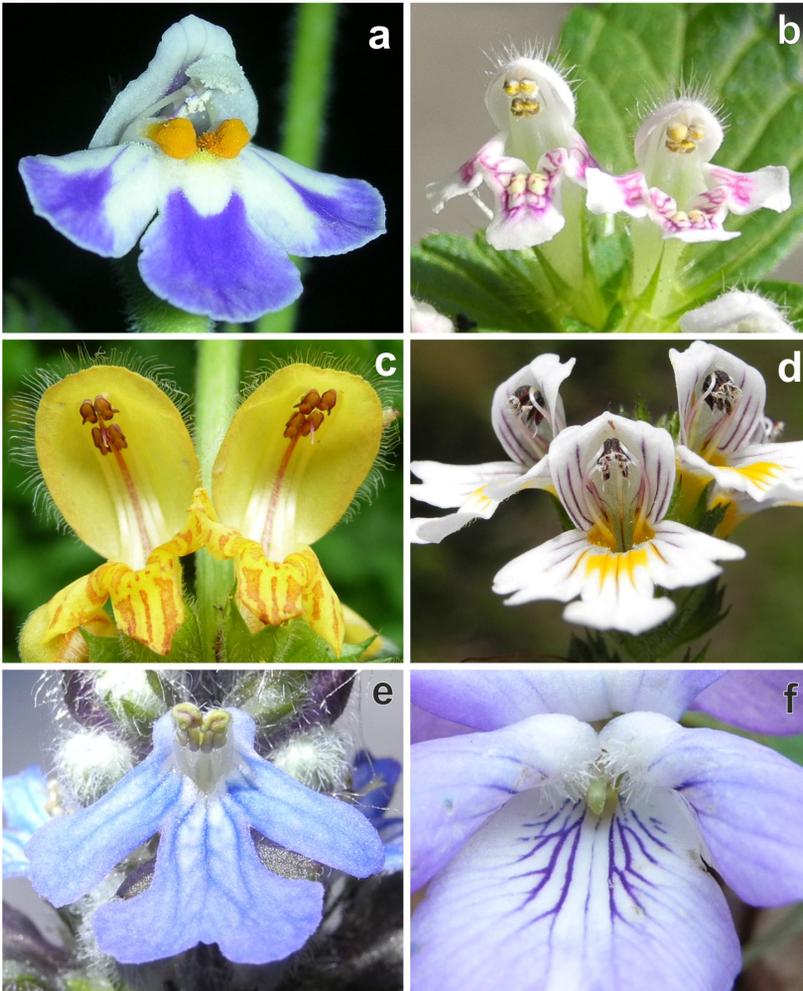


Abbildung 32: Blütenmale V. Dorsiventrale Blüten (mit nur einer Symmetrieebene) und ihre Strich- und Farbmale auf der Unterlippe (Landeplatz). – a, *Craterostigma plantagineum* (Linderiaceae), eine der südafrikanischen austrocknungstoleranten „Wiederauferstehungspflanzen“. – b, Gewöhnlicher Hohlzahn *Galeopsis tetrahit* (Lamiaceae). – c, Echte Goldnessel *Galeobdolon luteum* (Lamiaceae). – d, Gewöhnlicher Augentrost *Euphrasia rostkoviana* (syn. *E. officinalis* ssp. *rostkoviana*, Orobanchaceae). – e, Kriechender Günsel *Ajuga reptans* (Lamiaceae). – f, Hohes Veilchen *Viola elatior* (Violaceae).

2.3 Blumensyndrome

Neben den Farben spielen Düfte in den Blüten eine große Rolle bei der Anlockung der Bestäuber. Die Blütenmale sind meist auch Duftmale. So wie die bestäubenden Tiere (bei uns die Insektengruppen der Käfer, Fliegen, Bienen, Wespen, Tag- und Nachtfalter, in anderen Regionen der Welt kommen noch Vögel und Fledermäuse hinzu) unterschiedlich auf Farben reagieren, haben sie auch bestimmte „Lieblingsdüfte“ (diese sind bei manchen Fliegengruppen und den Fledermäusen für unsere Nasen nicht unbedingt angenehm). Die Vielfalt der Blumen ist auch bedingt durch ihre unterschiedliche Form. Diese wiederum steht im Zusammenhang mit der Zugänglichkeit des Nahrungsangebots. Wie schon erwähnt, ist im Laufe der Evolution die Zahl der Staubgefäße und damit die Menge an Pollenkörnern, dem primären Nahrungsangebot für Bestäuber, reduziert worden und außerdem ist wohl schon früh in der Evolution die „Belohnung Pollen“ durch den „billigeren“ Zuckersaft, den Nektar, ergänzt oder ersetzt worden (wenn er auch der Proteinquelle Pollenkorn ernährungsphysiologisch in keiner Weise nahekommt, ist Nektar kein reines Zuckerwasser, sondern es finden sich darin in geringer Menge viele weitere Substanzen wie Aminosäuren, Vitamine, Fette u.a.m.). Zum Schutz vor Austrocknung oder Verwässerung wurde der Nektar (oft zusammen mit den nun wenigen Staubgefäßen) in Röhren verborgen. Je tiefer der Nektar verborgen wurde, desto länger wurden, in gegenseitiger Anpassung (Resultat einer Coevolution), die Mundwerkzeuge der Insekten zur Erreichung des Nektars in den Röhren. So haben sich im Laufe der Evolution, gekoppelt mit den entsprechenden Bestäubergruppen, unterschiedliche Tierblumen-Syndrome entwickelt (siehe Tabelle 2 in Leins & Erbar 2008). Diese Tierblumen-Syndrome beschreiben ein Cluster von morphologischen und funktionellen Merkmalen, die für die jeweiligen Bestäubungsarten von Bedeutung sind.⁸ Zur Anlockung benutzte Signale (Farben und Düfte) können

⁸ „Gefüllte Blüten“ – aus der Sicht eines Blütenökologen zum Abgewöhnen. In „gefüllten Blüten“ sind die Elemente der Blütenhülle über die natürliche Zahl hinaus züchterisch vermehrt, meist auf Kosten der Staubgefäße. In „gefüllten Köpfchen“ der Köpfchenblütler (Asteraceae) treten an die Stelle der zwittrigen Röhrenblüten weibliche (oder sterile) Zungenblüten. Bei den „gefüllten Blumen“ handelt es sich in der Natur um eine Sackgasse, da keine Samenbildung erfolgt. Daher verschwinden diese Formen schnell wieder, es sei denn, der Mensch züchtet diese Sorten aus Gründen des „Zierwertes“ (von Ästhetik wollen wir nicht sprechen). Heutzutage sollten diese Sorten aber ganz aus den Gärten und Parks verbannt werden, da sie wenig oder gar keinen Pollen hervorbringen und damit für die Insekten keine Nahrung bieten. Damit ja kein lästiges Insekt auf

aber auch gefälscht und zum Betrug (siehe *Iris lutescens*, Fußnote 7) statt zur Belohnung eingesetzt werden (Erbar 2017).

3 Ästhetik durch Sparsamkeit und hohe Funktionalität: Verpackungen

Der Bauhausstil, der auf die Gründung einer Kunstschule von Walter Gropius in Weimar 1919 (das Staatliche Bauhaus) zurückgeht, vermittelt durch sein Ziel, Kunsthandwerk und Architektur mit Zweckhaftigkeit und minimalem Materialaufwand zu verbinden, bei vielen Menschen eine ästhetische Empfindung. Dies mag wiederum mit dem in unserem Bewusstsein (oder Unterbewusstsein) verankerten Ökonomischen Prinzip zusammenhängen. Letzteres Prinzip (auch Optimierungsprinzip genannt) beherrscht, wie mehrfach betont, im höchsten Maße die natürliche Selektion (Leins & Erbar 2008, 2010, 2018).

„Geniale“ Verpackungen empfindlicher Organe beziehungsweise Gewebe in unterschiedlichster Form haben sich bei den Landpflanzen über viele Millionen Jahre hinweg bewährt. Verpackungen ohne Verpackungsmaterial, die „billigsten“ Verpackungen also, finden sich bei vielen Wedelfarnen. Die Farnwedel wachsen an ihrer Spitze und, falls sie zerteilt (gefiedert) sind, wie dies meistens der Fall ist, auch an den Spitzen der Fiedern. Es handelt sich um ein Teilungswachstum, wobei in einem sehr zarten dünnwandigen Gewebe Zellteilungen stattfinden. Den mechanischen Schutz dieses embryonalen Teilungsgewebes (oft mit Scheitelzelle) gewährt eine Bischofsstab-artige Einrollung der Blatt- und Fiederspitzen (Abb. 33). Die Schutzfunktion übernehmen also die in Differenzierung begriffenen festeren Gewebeteile. Eine Einrollung allein reicht jedoch nicht immer aus. Bei Farnen unserer Breiten mit winterlichem Blattverlust sind zum Schutz vor Frosttrocknis vielfach schuppenförmige Emergenzen ausgebildet. Ähnliches gilt für die Holzgewächse mit herbstlichem Blattfall. Im Gegensatz zu den Sprossspitzen vieler tropischer Pflanzen, bei denen das zarte Spitzenmeristem (Vegetationskegel, aus dem die Sprossachse und die an ihr sitzenden Blätter gebildet werden) die jungen, eingeschlagenen Blattanlagen den mechanischen Schutz bieten, tragen in den gemäßigten Klimaten zusätzliche an die Frosttrocknis angepasste Strukturen zur

den Balkonen oder Terrassen erscheint, ist zudem der Nektar weggezüchtet worden (etwa bei den meisten Sorten der allseits beliebten Pelargonien).

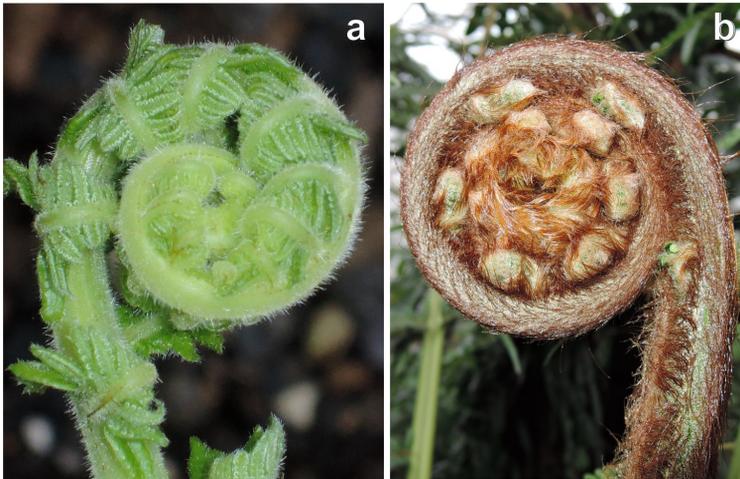


Abbildung 33: Die wohl intelligenteste Verpackung: Bischofsstab-artig eingerollte Wedelspitzen bei Farnen. – a, Juwelen-Mädchenfarn (*Thelypteris opulenta*; syn. *Amblovenatum opulentum*) ursprünglich wohl aus Ostafrika stammend ist er heute in vielen tropischen Gebieten der Alten und Neuen Welt zu finden. – b, Australischer Taschenfarn (*Dicksonia antarctica*; syn. *Balantium antarcticum*), ein Baumfarn aus SO-Australien und Tasmanien.

Bildung von Überwinterungsknospen bei. Meist sind es in ihrer Entwicklung zur Stagnation „gezwungene“ Blätter von einfacher Gestalt mit derber, hydrophober Oberfläche. Oder es sind Teile von sich später entfaltenden Laubblättern. Zum Verständnis bedienen wir uns eines Schemas (Abb. 34). Das Grundorgan Blatt entsteht exogen am Sprossvegetationskegel. Es sind dabei meist die beiden äußeren Zellschichten betroffen. Das Blatt weist in seiner Entwicklung (Ontogenie) im allgemeinen früh eine Differenzierung in Unterblatt und Oberblatt auf, die sich oft durch eine Zäsur voneinander abgrenzen. Aus dem Unterblatt geht der sogenannte Blattgrund, aus dem Oberblatt die Blattspreite hervor. Zwischen Blattgrund und Blattspreite ist vielfach ein Blattstiel ausgebildet, der oft auch dem Oberblatt zugeordnet wird. Das Unterblatt kann vielfach in besonderer Weise ausgestaltet sein: Es kann in eine mehr oder weniger lange Blattscheide (Abb. 34b-d) auswachsen, wie etwa beim Lauch, oder es kann beidseits blattartige Anhängsel, sogenannte Stipeln = Nebenblätter (Abb. 34b-e-f), ausbilden wie beim Rosenblatt (Leins & Erbar 2017).

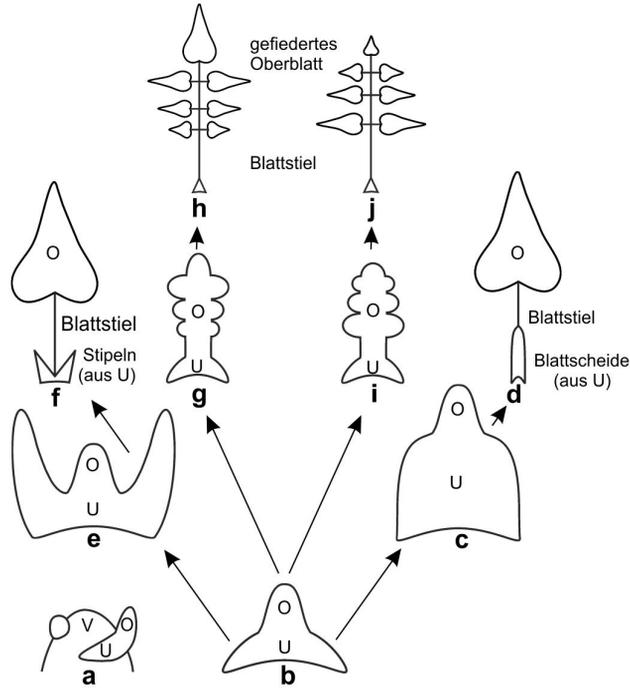


Abbildung 34: Blattformentwicklung. O = Oberblatt, U = Unterblatt, V = Sprossvegetationskegel. Aus Leins & Erbar 2017.

Wird das Entwicklungsprogramm eines Blattes etwa im Stadium der Abb. 34e und c abgebrochen, so entstehen nach Streckungswachstum und Ausdifferenzierung entweder ein Knospenschuppenpaar, das den Nebenblättern entspricht, oder eine einer Blattscheide homologe einfache Knospenschuppe, beide mit einem Oberblattrudiment, das in fertigen Überwinterungsknospen kaum hervortritt. Ein schönes Beispiel für einfache Knospenschuppen findet sich etwa beim Berg-Ahorn (Abb. 35). Bei diesem schließen mehrere grüne (lebendige) Knospenschuppen, jeweils mit schwärzlichem winzigen Oberblattrudiment, einige Laubblattanlagen (meist schon in der endgültigen Zellzahl) ein. Die stark gefälten Blattspreiten lassen in der Packung kaum einen leeren Raum zwischen sich frei (raumsparende Ästhetik). Beim Austreiben der Knospe im Frühjahr (Abb. 35b), bei der die Fäلتung der Blattspreiten anfangs noch deutlich zu erkennen ist, wachsen zunächst

auch noch die Knospenschuppen mit und gewährleisten damit weiterhin einen gewissen Schutz vor Frosttrocknis, der in kalten Nächten gelegentlich auftreten kann.



Abbildung 35: Berg-Ahorn *Acer pseudoplatanus* (Sapindaceae). In lebenden grünen, einfachen Knospenschuppen (a) sind dicht gepackt die Laubblätter eingeschlossen, die im Frühjahr austreiben (b). Verändert aus Leins & Erbar 2017.

Ein Beispiel für Nebenblattschuppenpaare liefert die in Mitteleuropa allgegenwärtige Rot-Buche. Ihre schräg an der Sprossachse abstehenden Überwinterungsknospen sind lang und schmal und gegen das Ende zugespitzt (Abb. 36a). Die unteren Knospenschuppenpaare tragen jeweils ein zum Teil kaum sichtbares Oberblattrudiment, nach oben zu sind es die Nebenblätter der eingehüllten Laubblattanlagen (Ziehharmonika-artig gefaltet), was wiederum beim Knospenausbruch erkenntlich wird (Abb. 36b).

Von besonderer „Ästhetik“ ist das „Innenleben“ der Überwinterungsknospen des Tulpenbaumes (Abb. 36c-d). Es handelt sich um in ihren Nebenblatthüllen ineinander geschachtelten Blattanlagen, vergleichbar mit den russischen, ineinandersteckenden immer kleiner werdenden Matroschka-Püppchen.

Überwinterungsknospen können aber auch „nackt“ in einen Pelzmantel gehüllt den Winter überstehen. Eine derartige Strategie verfolgt beispielsweise der Wollige Schneeball (Abb. 37). Unzählige tote Stern- oder Büschelhaare bilden auf der Außen- bzw. Unterseite der späteren Laubblätter einen dichten Filz, in dessen Zwischenräumen Wasserdampfsättigung herrscht und der durch die Luftpolsterung eine Wärmedämmung gewährleistet. Wie im Fell etwa eines Eisbären tragen die Hohlräume in den toten Haarzellen in idealer Weise zusätzlich zur Wärmeisolation

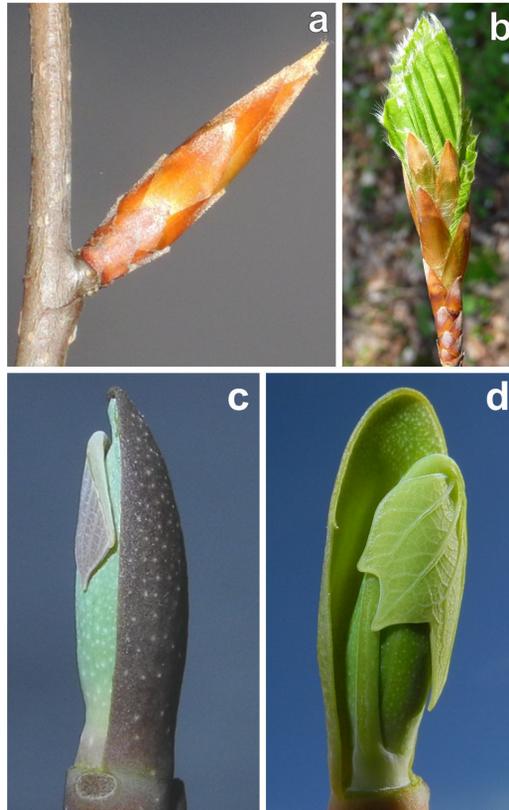


Abbildung 36: a–b, Überwinterungsknospe der Rot-Buche *Fagus sylvatica* (Fagaceae) und deren Austrieb. – c–d, Präparierte Überwinterungsknospen des Tulpenbaums *Liriodendron tulipifera* (Magnoliaceae); jeweils ein Nebenblatt entfernt.

bei (Abb. 37d-f). Wenn sich die in der Knospe nach innen eingefalteten Blattanlagen im Frühjahr entfalten und sich durch Streckungswachstum vergrößern, weichen die Sternhaare (auf der Unterseite des Blattes) auseinander und sind dann mit einer Lupe einzeln als solche zu erkennen (Abb. 37b).

4 Die Schönheit der Zwergmännchen

Wie oben schon bemerkt, sind die Pollenkörner keine Geschlechtszellen, sondern haploide männliche, im Verlauf der Evolution stark reduzierte Pflänzchen, die

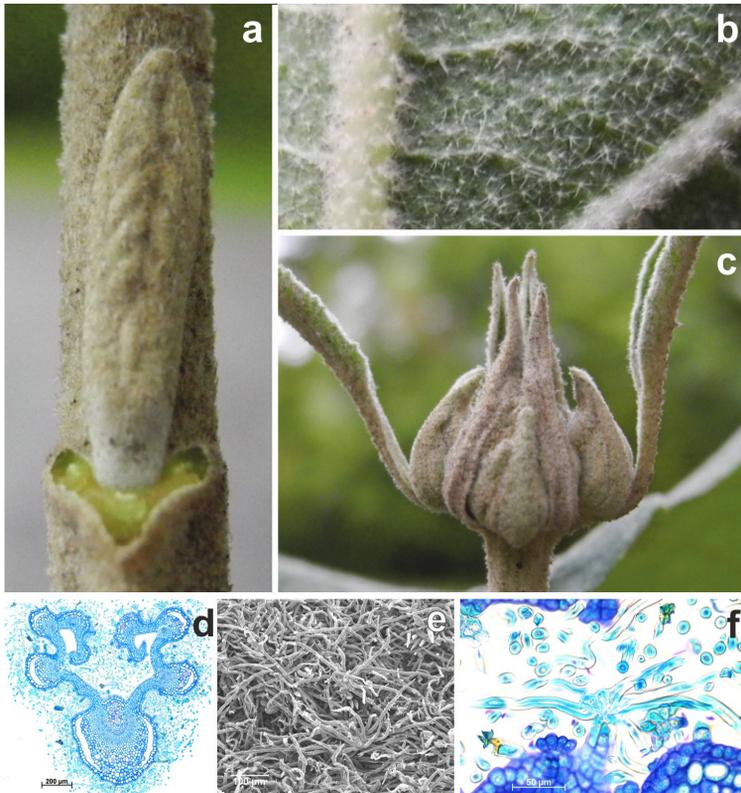


Abbildung 37: Die „Nackten im Pelzmantel“: Wolliger Schneeball *Viburnum lantana* (Viburnaceae). Sternhaare (f: Längsschnitt) bilden einen dichten Pelz auf den noch kleinen, eingefalteten späteren Laubblättern (a; d: Querschnitt, e: rasterelektronenmikroskopisches Bild) und auf der Blütenstands-knospe (c). Auf der Blattunterseite der entfaltenen Blätter sind die Sternhaare locker verteilt (b). Verändert aus Leins & Erbar 2017.

möglichst auf einer Narbe einer anderen Pflanze der gleichen Art landen müssen (Fremdbestäubung). Von hier aus wächst das Männchen, ernährt von einem sogenannten Pollenschlauchleitgewebe (oft in einem Griffelgewebe untergebracht), in Form eines einzelligen Schlauchs aus, der die beiden Spermazellen zum in einer Samenanlage eingeschlossenen haploiden weiblichen Pflänzchen transferiert. Meist landet ein Vielfaches an Pollenkörnern im Vergleich zur Samenanlagen-Zahl auf einer Narbe, und es kommt auf dem Weg zu den „Bräuten“ meist zu einem

harten Konkurrenzkampf. Die Pollenschlauchkonkurrenz ist für die Selektion von großer Bedeutung, denn die schnellen „Flitzer“ (mit ihrem schnellen Stoffwechsel) tragen – wenn auch nur haploid – zur besseren Fitness der späteren diploiden Pflanzen bei (Leins & Erbar 2008, 2010, 2018).

Im Verlauf der Evolution ist eine immense Vielfalt an Pollenkörnern entstanden. Form und Größe, Zahl der Keimöffnungen (Austrittsstellen der Pollenschläuche) und Oberflächenskulpturen spielen dabei eine wesentliche Rolle. Zum großen Teil lassen sich die Pollengestalten bestimmten Verwandtschaftsgruppen und oft auch einer betreffenden Blütenpflanzenart zuordnen, was u.a. in der Kriminalistik,

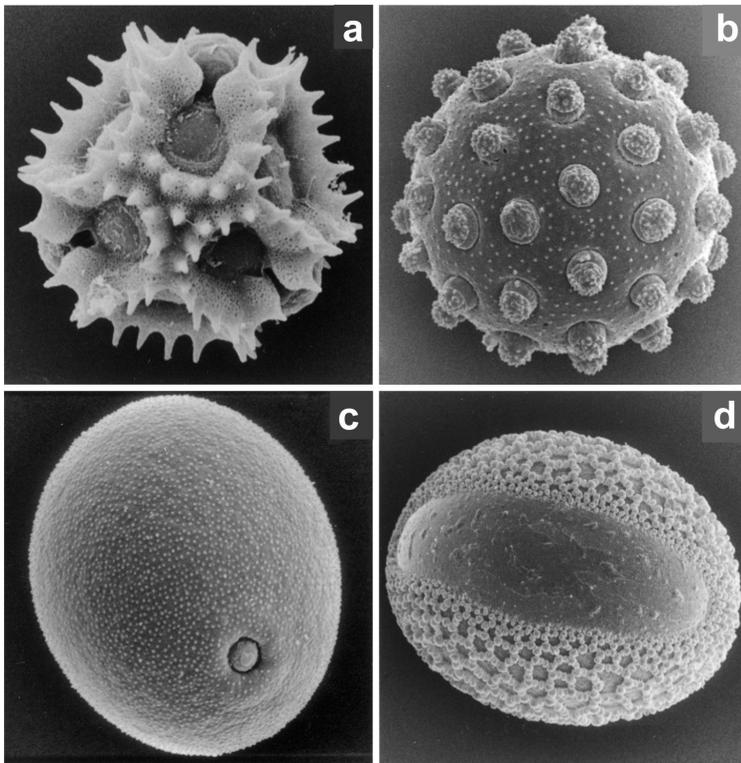


Abbildung 38: Verschiedene Pollenkornformen. – a, Wegwarte *Cichorium intybus* (Asteraceae). – b, Kornrade *Agrostemma githago* (Caryophyllaceae). – c, Kalk-Blaugras *Sesleria caerulea* (Poaceae). – d, Türkenbund-Lilie *Lilium martagon* (Liliaceae). Ca. 1200x: Originale H. Halbritter. Verändert aus Leins & Erbar 2008.

in der Honigbestimmung und in der Rekonstruktion früherer Vegetationsverhältnisse (etwa die Wiederbesiedlung durch Blütenpflanzen in Mitteleuropa nach der letzten Kaltzeit) Anwendungsbereiche findet. Die teilweise bizarren Oberflächenskulpturen verdanken die Pollenkörner ihrer äußeren Wandung aus einem äußerst widerstandsfähigen Material, einem hochpolymeren Carotinoidester, dem sog. Sporopollenin, das einer inneren Wand aus vorwiegend Cellulose aufgelagert ist. Eine kleine Auswahl an Pollenkornformen, in ästhetischer Weise von der Palynologin Heide-Marie Halbritter präpariert, sei in einer Tafel (Abb. 38) vorgestellt.

Die hoch differenzierte Schönheit der Pollenkörner steht nur wenig im Zusammenhang mit einer ökonomisch geprägten Anpassung. Lediglich die Transportmittel Wind und Insekten (oder andere Tiergruppen) nehmen einen adaptiven Einfluss auf die Pollenkornoberfläche. Sie ist bei Windausbreitung der Pollenkörner glatt (Abb. 38c) und kaum von sog. Pollenkitt umgeben (Windblumen-Syndrom, Tab. 1, Leins & Erbar 2008), während Pollenkörner mit einer mehr oder weniger stark hervortretenden Skulptierung (Abb. 38a-b, d) und reichlich Pollenkitt sich an der Körperoberfläche von bestäubenden Tieren leicht anheften lassen (Tierblumen-Syndrom, Tab. 1, Leins & Erbar 2008). Man kann, wenn man möchte, die Schönheit der Pollenkörner vielfach auf eine „Laune der Natur“, also auf den Zufall, zurückführen (siehe die vom Zufall bzw. durch eine Kanalisierung bestimmten Faktoren der Evolution, Abb. 2 in Leins & Erbar 2018).

5 Abschließende Bemerkungen zur Schönheit von Pflanzen und Pflanzenteilen

Der Begriff „Schönheit“ gehört wie etwa die Begriffe „Liebe“ und „Seele“ zu den vieldeutigsten Benennungen von z.T. stark Mythos-abhängigen Erscheinungen. Die vorliegende Abhandlung beschränkt sich auf eine, von zwei evolutionsbiologisch orientierten Pflanzenwissenschaftlern empfundene Schönheit, die sich lediglich auf eine optimale Gestaltung und hohe Funktionalität bezieht. Der Schönheitsbegriff hat in verschiedene philosophische Richtungen Einzug gehalten. Schon Platon (um 427–um 347 v.Chr.) hat in seinem Dialog „Symposion“ (ca. 380 v.Chr.) die „Schönheit“ aufgenommen. Gemäß seiner Ideenlehre subsummiert Platon alle schönen Einzelercheinungen in der „Idee des Schönen“. Alles Schöne ist miteinander verwandt. Der Philosoph Alexander Gottlieb Baumgarten

(1714–1762), der in seiner „Aesthetica“ (1750, 1758) zwischen sinnlicher und logischer Erkenntnis unterscheidet, betrachtet die Schönheit als Vollkommenheit der ersteren. In seiner „Kritik der Urteilskraft“ (1790) definiert Immanuel Kant (1724–1804) die Schönheit als Tätigkeit der Urteilskraft (ästhetisches Urteil, Geschmacksurteil). Ästhetische Urteile beruhen nach Kant auf subjektiven Empfindungen des Wohlgefallens und Missfallens. Fällt das individuelle Interesse am Wohlgefallen oder an der Lust im Gegensatz zum Missfallen oder der Unlust weg, erhält das ästhetische Urteil durchaus Anspruch auf Allgemeingültigkeit. Schönheit ist damit nach Kant „interesseloses Wohlgefallen“. So lässt sich über Geschmack durchaus philosophisch sinnvoll und intellektuell untermalt streiten. Hier treten wir in einen wichtigen Dialog mit den Künsten ein, die sich (unter anderem) mit dem „Schönen“ im Positiven wie im Negativen befassen. Man ist bisweilen leicht geneigt, das Schöne mit dem Wahren gleichzustellen. Aber was ist das Schöne? Was ist das Wahre? Diese Fragen werden (wahrscheinlich) nie eine richtige Antwort bekommen. Wir spekulieren diesbezüglich bis zur Sprachverwirrung drauf los. Eine möglicherweise in Zukunft beantwortbare Frage wird sein: Wie wird ein Schönheitsempfinden in unserem Gehirn gesteuert? Hängt es wirklich zusammen mit einer Prägung (genetischer oder epigenetischer oder umweltbedingter Art) im Hinblick auf Ökonomie beziehungsweise Optimierung? Falls dem so ist, dürfen wir das „Schöne“ nicht mit Ethik und Moral in Verbindung bringen, die einzig und allein sich aus der kulturellen Evolution des Säugetiers *Homo sapiens* (etwa vor 160 000 Jahren entstanden) entwickelt hat. Ansonsten wäre das „Schöne“ in diesem Sinn ein Resultat des „unschönen“ Schöpfungsprinzips, vor dessen Hintergrund erbarmungslose Konkurrenz und Massensterben sich verbergen. Die 3,5 Milliarden Jahre währende organismische Evolution entzieht sich jeglicher ethisch-moralischer Bewertung.

Wie dem auch sei, freuen wir uns doch, wenn wir nach achtsamer Beobachtung schön erscheinende pflanzliche Gestalten – z. B. auf der Grundlage des „Goldenen Schnitts“ – in Form eines Bijous (Abb. 39) nachzuahmen versuchen.



Abbildung 39: Sieben Diamanten und ein Rubin sind in einem rechteckigen Rahmen aus Weißgold von außen nach innen jeweils im Goldenen-Schnitt-Winkel ($\sim 137,5^\circ$) eingefasst (Nummerierung entspricht der Sequenz). Schmuckdesign: Peter Leins, Ausführung: Goldschmiedemeister Steffen Dülk (Goldschmiede der Abtei Münsterschwarzach).

Literatur

- Autrum, H. & Zwehl, V. von 1964: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. – *Z. Vgl. Physiol.* **48**: 357–384.
- Baumgarten, A.G. 1750, 1758: *Aesthetica*. – Lateinisch-deutsche Ausgabe von Dagmar Mirbach, 2007. – Hamburg: Meiner.
- Beutelspacher, A. 2016: Schön, vielseitig, irrational. Die mathematische Schönheit des Goldenen Schnitts. – In: Kugler, L. & Götze, O. (Hg.) 2016: *Göttlich Golden Genial: Weltformel Goldener Schnitt?* 50–59. – München: Hirmer.
- Beutelspacher, A. & Petri, B. 1995: *Der Goldene Schnitt*. 2. Aufl. – Mannheim: Wissenschaftsverlag.
- Braun, A. 1831: Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung überhaupt. – *Nova Acta Acad. LC nat. Curios.* **15**: 195–402.
- Braun, A. 1835: Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, nebst Andeutung der hauptsächlichen

- Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maasse. – *Flora* **18**: 145–192.
- Darwin, C. 1863: Letter to Asa Gray 11 May 1863. – Darwin Correspondence Project, “Letter no. 4153- accessed on 19 January 2019. – <http://www.darwinproject.ac.uk/DCP-LETT-4153>
- Daumer, K. 1956: Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. – *Z. vergl. Physiol.* **38**: 413–478.
- Daumer, K. 1958: Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. – *Z. vergl. Physiol.* **41**: 49–110.
- Endress, P. 2001: The flowers of extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers. – *Int. J. Plant Sci.* **162**: 1111–1140.
- Erbar, C. & Leins, P. 1981: Zur Spirale in Magnolien-Blüten. – *Beitr. Biol. Pflanzen* **56**: 225–241.
- Erbar, C. & Leins, P. 1983: Zur Sequenz von Blütenorganen bei einigen Magnoliiden. – *Bot. Jahrb. Syst.* **103**: 433–449.
- Erbar, C. 2017: Falsche Versprechen: Lug und Trug in der Blütenwelt. – *Ruperto Carola* **11**: 120–127.
- Euklids Elemente, funfzehn Bücher, aus dem Griechischen übersetzt von J. F. Lorenz, 1781. – Halle: Buchhandlung des Waysenhauses. – <http://mdz-nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bvb:12-bsb10235925-9>
- Friis, E. M., Crane, P. R. & Pedersen, K. R. 2011: *The Early Flowers and Angiosperm Evolution*. – Cambridge: Cambridge University Press.
- Frisch, K. von 1913: Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. – *Münch. Med. Wschr.* **1**: 15–18.
- Frisch, K. von 1914: Der Farben- und Formensinn der Bienen. – *Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere* **35**: 1–179.
- Frisch, K. von 1977: *Aus Dem Leben Der Bienen*. 9. Aufl. – Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- Helversen, O. von 1972: Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. – *J. Comp. Physiol.* **80**: 439–472.
- Hofmeister, W. 1868: *Allgemeine Morphologie der Gewächse*. – Leipzig: Engelmann.
- Kant, I. 1790: *Critik der Urtheilskraft*. – Berlin & Libau: Lagarde und Friederich.
- Kepler, J. 1611: *Strena seu de Nive sexangula*. – Francofurti ad Moenum: G. Tampach. – <http://dx.doi.org/10.3931/e-rara-3509>. – Vom sechseckigen Schnee. Ins Deutsche übertragen von D. Goetz, 1987. – *Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften* **273**.

- Kepler, J. 1619: *Harmonices mundi libri V.* – Lincii Austriae. – <http://doi.org/10.3931/e-ara-8723>. – Weltharmonik, übersetzt von M. Caspar, 1939. – München & Berlin: Oldenbourg.
- Korn, R. W. 2008: Phyllotaxis: theories and evaluation. – *Int. J. Plant Dev. Biol.* **2**: 1–12.
- Kugler, L. & Götze, O. (Hg.) 2016: *Göttlich Golden Genial: Weltformel Goldener Schnitt?* – München: Hirmer.
- Leins, P. & Erbar, C. 1987: Studien zur Blütenentwicklung an Compositen. – *Bot. Jahrb. Syst.* **108**: 381–401.
- Leins, P. & Erbar, C. 2008: *Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie.* 2. Aufl. – Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Leins, P. & Erbar, C. 2010: *Flower and Fruit. Morphology, Ontogeny, Phylogeny, Function and Ecology.* – Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers.
- Leins, P. & Erbar, C. 2016: Zwei versetzte Fibonacci-Reihen. Ein Erfolgskonzept in der Organentwicklung bei Pflanzen. – In: Kugler, L. & Götze, O. (Hg.) 2016: *Göttlich Golden Genial: Weltformel Goldener Schnitt?* 154–163. – München: Hirmer.
- Leins, P. & Erbar, C. 2017: *Bäume und Sträucher in Herbst und Winter erkennen. Bebilderte Steckbriefe, Wissenswertes zu Namen, Mythologie und Verwendung.* 2. Aufl. – Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Leins, P. & Erbar, C. 2018: *Bäume und Sträucher in Frühjahr und Sommer erkennen. Bebilderte Steckbriefe und allerlei Begleitgeschichten aus Biologie, Mythologie und Verwendbarkeit.* – Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Leonardus Pisanus: *Liber abaci.* – https://digi.ub.uni-heidelberg.de/diglit/bav_pal_lat_1343/0007; 13.Jh. – Lateinische Edition: Boncompagni, B., 1857: *Il Liber Abbaci di Leonardo Pisano pubblicato secondo la lezione del codice Magliabechiano C. I.* 2616. – Roma: Tipografia delle scienze matematiche e fisiche.
- Ohm, M. 1835: *Die Reine Elementar-Mathematik.* – Berlin: Jonas Verlags-Buchhandlung.
- Osche, G. 1979: Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. – *Biol. Uns. Zeit* **9**: 161–170.
- Osche, G. 1983: *Optische Signale in der Coevolution von Pflanzen und Tieren.* – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **96**: 1–27.
- Platon, *Symposion.* – *Symposion/Gastmahl, griechisch-deutsche Ausgabe* von B. Zehn-pfennig, 2. Aufl., 2012. – Hamburg: Meiner.
- Reinhardt, D. 2005a: Phyllotaxis – a new chapter in an old tale about beauty and magic numbers. – *Curr. Opin. Plant Biol.* **8**: 487–493.
- Reinhardt, D. 2005b: Regulation of phyllotaxis. – *Int. J. Dev. Biol.* **49**: 539–546.

- Reinhardt, D., Pesce, E.-R., Stieger, P., Mandel, T., Baltensperger, K., Bennett, M., Trass, J., Friml, J. & Kuhlemeier, C. 2003: Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. – *Nature* **426**: 255–260.
- Richter, P.H. & Schraner, R. 1978: Leaf arrangement. Geometry, morphogenesis, and classification. – *Naturwissenschaften* **65**: 319–327.
- Schimper, C.F. 1830: Beschreibung des *Symphytum Zeyheri* und seiner zwei deutschen Verwandten der *S. bulbosum* Schimper und *S. tuberosum* Jacq. Teil 2. – *Mag. Pharm.* **29**: 1–71. – Separatdruck 1835, Heidelberg: Universitätsbuchhandlung: C.F. Winter.
- Schopfer, P. & Brennicke, A. 2010: Pflanzenphysiologie. 7. Aufl. – Heidelberg & Berlin: Springer Spektrum.
- Schoute, J.C. 1913: Beiträge zur Blattstellungslehre. *Recueil Trav. Bot. Néerl.* **10**: 153–324.
- Schwabe, W.W. 1971: Chemical modification of phyllotaxis and its implications. – *Symp. Soc. Exp. Biol.* **25**: 301–322.
- Sprengel, C.K. 1793: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Berlin: Vieweg.
- Theissen, G. 2005: On the origin of flowers: molecular views. – *Nova Acta Leop.* NF **92**, 342: 209–219.
- Veen, A. H. & Lindenmayer, A. 1977: Diffusion mechanism for phyllotaxis. Theoretical, physico-chemical and computer study. – *Plant Physiol.* **60**: 127–139.
- Vitruvius, M.P. De architectura libri decem ad Caesarem Augustum. – 1552: Lugdunum (Lyon): Ioan. Tornaesium. – <http://mdz-nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bvb:12-bsb10151714-6>. – Übersetzt von F. Reber, 2004. – Wiesbaden: Marix Verlag.
- Vogel, S. 1993: Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. – *Abhandl. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-nat. Kl., H. 1*: 1–48.
- Williams, E.G., Sage, T.L. & Thien, L.B. 1993: Functional syncarpy by intercarpellary growth of pollen tubes in a primitive apocarpous angiosperm, *Illicium floridanum* (Illiciaceae). – *Amer. J. Bot.* **80**: 137–142.

Über die Autoren

Prof. Dr. **Claudia Erbar** wurde nach ihrem Biologie- und Chemiestudium, das sie mit dem 1. Staatsexamen in beiden Fächern abschloss, an der Universität Bonn zum Dr. rer.nat. promoviert. Für ihre Staatsexamensarbeit erhielt sie den Preis der Konrad-Adenauer-Stiftung für Studierende der Botanik. Seit 1983 ist sie Wissenschaftliche Mitarbeiterin an der Universität Heidelberg. Nach der Habilitation im Fach Botanik 1993 hat sie seit 2000 eine apl. Professur und ist heute Forschungsgruppenleiterin für das Gebiet „Blütenbiologie und Evolution“ am Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg. Ihre Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenentwicklungsgeschichte vor dem Hintergrund morphologisch-funktioneller Fragestellungen, Blütenökologie (Blütenfunktionen bei Bestäubung und Befruchtung und der Interaktion mit Insekten) und Verwandtschaft und Evolution der Blütenpflanzen. In der Lehre vertritt sie auch die Pflanzengeographie.

Prof. Dr. **Peter Leins** studierte Biologie, Chemie und Philosophie an den Universitäten Tübingen, Freiburg und München. In München wurde er zum Dr. rer.nat. promoviert. Anschließend war er Assistent, später Oberassistent, am Institut für Systematische Botanik bei Prof. Dr. Hermann Merxmüller. Zwischendurch erlernte er die Methodik der Pollenkunde bei Prof. Dr. Gunnar Erdtman in Stockholm. Er habilitierte sich im Fach Botanik mit einer pollensystematischen Forschungsarbeit an einer Compositengruppe. Danach erhielt er einen Ruf auf eine Professur am Botanischen Institut der Universität Bonn. Drei weitere Rufe folgten: FU Berlin, Uni Heidelberg, Uni Kiel (FU Berlin und Uni Kiel nicht angenommen). An der Universität Heidelberg war er zunächst Direktor des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie und des Botanischen Gartens (später Abteilung Biodiversität und Pflanzensystematik des neu gegründeten Heidelberger Instituts für Pflanzenwissenschaften). Seit 2002 ist er im forschenden und lehrenden "Ruhestand". Seine Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenmorphologie und -entwicklungsgeschichte, Blütenökologie, Blütenpflanzen-systematik, Pollenkunde, Ausbreitungsbiologie, Evolutionsbiologie und Biophilosophie.

Korrespondenz:

Prof. Dr. Claudia Erbar, Prof. Dr. Peter Leins

Universität Heidelberg

COS-Biodiversität und Pflanzensystematik

Im Neuenheimer Feld 345

69120 Heidelberg

E-Mail: erle@urz.uni-heidelberg.de

Homepage Erbar: <https://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/c.erbar?l=>

Homepage Leins: <https://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/p.leins?l=>