

# Entwicklungen in der Entwicklung – Fortwährende Veränderungen im Fluss der Organismenwelt

CLAUDIA ERBAR & PETER LEINS

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

*Unserem lieben Freund, Herrn Prof. Dr. Ernst Jung, zu seinem 88. Geburtstag in  
herzlicher Verbundenheit gewidmet.*

## **Zusammenfassung**

„Die reinste Anschauung der Dinge hat, wer sie vom Anbeginn her wachsen sieht“ (Aristoteles 384 v. Chr. – 322 v. Chr.). Dieser Erkenntnis folgend werden Beispiele aus dem Blütenbereich der Angiospermae (Blütenpflanzen) in dem vorliegenden Artikel vorgestellt. Ähnlich aussehende Strukturen, wie etwa die multistaminaten (aus vielen Staubgefäßen bestehenden) Androeceen in den Blüten unterschiedlicher Verwandtschaftsgruppen oder Blumenkronröhren, die insbesondere im oberen Stammbaumniveau zu finden sind, können sich auf vielfältige Weise entwickeln. Durch Vergleich verschieden alter Stadien machen sich die „individuellen“ Entwicklungsweisen beobachtbar; wir nennen sie Ontogenien. Demgegenüber sind Stammbäume nicht beobachtbare Rekonstruktionen der historischen Verwandtschaft von Lebewesen. Eine stammesgeschichtliche Entwicklung, die Phylogenie, ist also stets Theorie behaftet. Um die Plausibilität einer Stammbaumrekonstruktion zu erhöhen, bedient man sich der evolutionären Erkenntnis, d. h. wir können uns auf die (wiederum beobachtbaren) Faktoren der Evolution (Mutation, Rekombination, Migration,

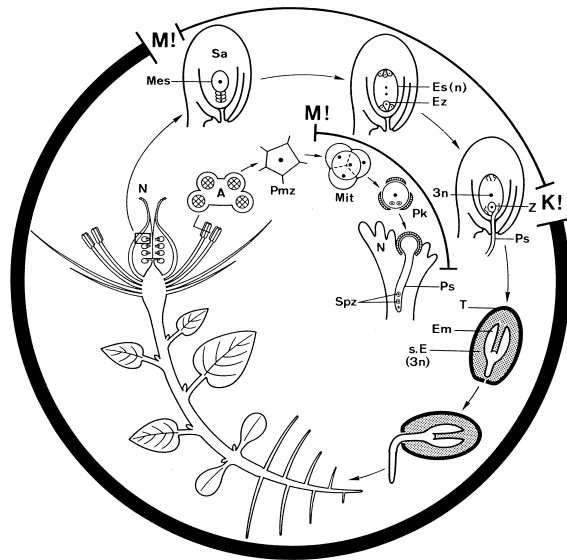
Isolation und Selektion) verlassen. Jede Veränderung in der Phylogenie macht sich in irgendeinem Entwicklungsstadium einer Ontogenie bemerkbar, letztlich durch eine genetische Veränderung verursacht. Zimmermann (1934) bringt in dem Begriff der Hologenie beide Entwicklungen zusammen: Hologenie ist eine Aneinanderreihung von (unzähligen) Ontogenien in einer Phylogenie.

Entwicklungen bedeuten Veränderungen und Bewegungen in einer bestimmten Zeiteinheit. Zum Teil können Entwicklungen unmittelbar in eine Funktion verwickelt sein. Beispiele finden sich sehr häufig in der Pollenportionierung, einem außerordentlich wichtigen ökonomischen Verhalten der Blüten im Umgang mit den Pollenkörnern. Die Mechanismen sind unterschiedlich. Entwicklungen, Veränderungen, Bewegungen sowohl des Lebewesens als auch in demselben und außerhalb seines Körpers, nämlich in den Ökosystemen, halten Alles im Fluss; *panta rhei*, Heraklit von Ephesos, etwa 500 v. Chr.

## 1 Einführung, Begriffliches, Methodenentwicklung

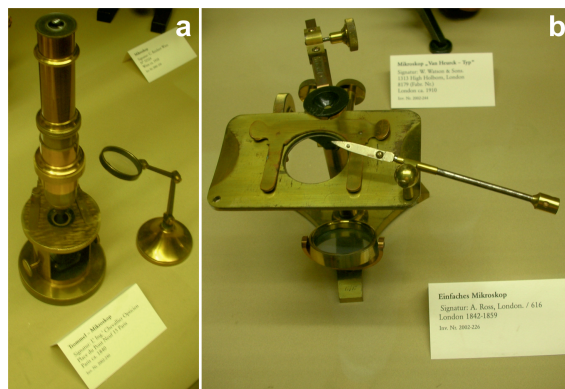
Jedes lebensfähige Individuum, sei es ein Einzeller, eine vielzellige Alge, ein Moos, ein Farn oder eine Samenpflanze, sei es ein Regenwurm, eine Wespe oder ein Mensch, macht in seinem Leben eine Entwicklung durch, etwa von einer befruchteten Eizelle ausgehend bis zum **adulten** (ausgewachsenen, sich wieder fortpflanzenden) Organismus. Bei vielen pflanzlichen Organismen, beispielsweise bei allen Landpflanzen (Moose, Farne, Samenpflanzen), ist die Individualität zweigeteilt: Es wechseln **haploide** und **diploide Generationen** ab (Trennung der Meiose von der Gametenverschmelzung durch die Entwicklung eines haploiden Organismus aus den Meioseprodukten). So ist etwa das Pollenkorn einer Blütenpflanze keine Geschlechtszelle, sondern ein Zwergmännchen (**Mikrogametophyt**), das zwei Geschlechtszellen bildet und diese über einen sogenannten Pollenschlauch in einen ebenfalls haploiden weiblichen **Megagametophyten** (sitzt in einer Samenanlage) transportiert (siehe Lebenszyklus einer Blütenpflanze, Abb. 1).

Entwicklung ist immer auch Veränderung und Vergrößerung eines Organismus beziehungsweise eines Teils von diesem. Oberflächliche Veränderungen beispielsweise bei der Entfaltung einer Blüte oder eines Sprosses aus einer gerade aufbrechenden Knospe lassen sich einfach durch fotografische Zeitraffung sichtbar machen. Wir beobachten dabei ein und denselben Bereich ein und desselben Organismus. Eine derartige Zeitraffer-Analyse findet natürlich seine Grenzen, wenn wir ins Detail gehen wollen. Bei der Verfolgung winziger Strukturen müssen wir verschiedene Stadien der Entwicklung an jeweils verschiedenen Organis-



**Abbildung 1:** Lebenszyklus einer Blütenpflanze in verkürzter Darstellung. A = Anthere (Staubbeutel), Em = Embryo, Es = Embryosack (= weiblicher Gametophyt), Ez = Eizelle, K! = Gametenkopulation, M! = Meiose, Mes = Megaspore, Mit = Mikrosporentetrade, N = Narbe, n = haploid, 3n = triploid, Pk = Pollenkorn, Pmz = Pollenmutterzelle (Mikrosporenmutterzelle), Ps = Pollenschlauch, Sa = Samenanlage, s. E = sekundäres Endosperm, Spz = Spermazellen, T = Testa (Samenschale), Z = Zygote; die diploide Phase (2n) dick, die haploide (n) dünn ausgezeichnet. Aus Leins & Erbar 2008.

men (der gleichen Art) herausgreifen und aneinanderreihen; streng genommen verlassen wir also die Individualität des Untersuchungsobjektes. Dennoch sprechen wir von einer individuellen Entwicklung, der sogenannten **Ontogenie**. Im Gegensatz zu „beobachtbaren“ (mit der genannten Einschränkung) Ontogenien sind stammesgeschichtliche Entwicklungen, die sogenannten **Phylogenie** nicht beobachtbar, sondern auf der Grundlage (beobachtbarer) evolutionärer Prozesse (Mutation, Rekombination, Migration, Isolation und Selektion) nach dem derzeitigen Wissensstand gemachte plausible Rekonstruktionen. Es ist gleichgültig, ob wir unsere phylogenetischen Folgerungen nur auf einzelne Merkmale beziehen (**Merkmalsphylogenie**) oder auf ganze Sippen (**Sippenphylogenie**), die Stam-



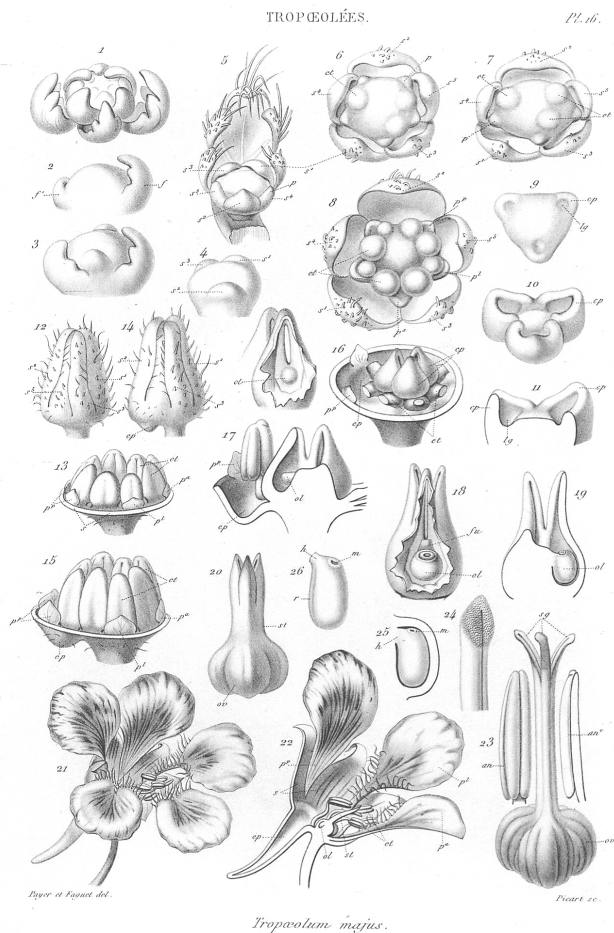
**Abbildung 2:** Frühe Mikroskope. – a, Trommel-Mikroskop, Paris ca. 1840. – b, Einfaches Mikroskop, London 1842–1859. Eigene Aufnahmen aus dem Deutschen Museum, München.

mesgeschichte wird unter Hinzuziehung aller nur denkbaren Disziplinen und deren Untersuchungsergebnisse eine unerreichbare, wenngleich zunehmend plausibel erscheinende Synthese bleiben (diese Äußerung geht auf Herrmann Merxmüller in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts zurück; Merxmüller 1972: „Systematic botany – an unachieved synthesis“).

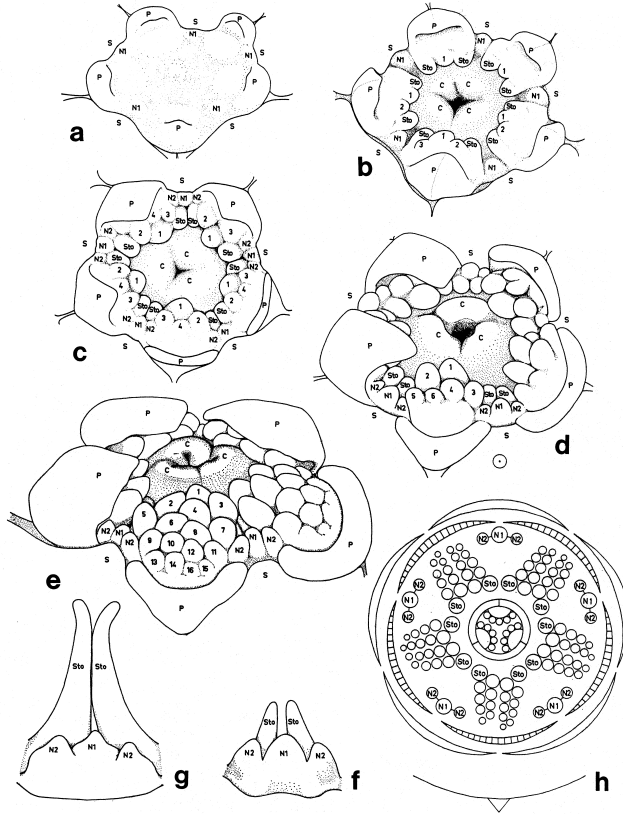
Man darf sehr wohl von einer Sensation sprechen, als 1857 von dem großen französischen Forscher Jean-Baptiste Payer (1818–1860) ein monumentales Werk zur Ontogenie von Blüten erschien („*Traité d’organogénie comparée de la fleur*“). Es grenzt geradezu an ein Wunder, mit welcher Hingabe zur Beobachtung und einer kaum zu überbietenden Exaktheit z. T. winzige Entwicklungsstadien mit dem damals noch eher bescheidenen Instrumentarium der Mikroskopie (Abb. 2) zur Darstellung (Lithographien) kamen (als Kostprobe aus Payer’s Blütenatlas haben wir die Tafel 16 – Blütenentwicklung der Kapuzinerkresse – ausgewählt; Abb. 3).

Inzwischen haben die Lichtmikroskopie und ihr Zubehör (z. B. Zeichenapparate und vieles andere mehr) dieser räumlichen Beobachtungsweise immense Fortschritte eingebracht, so dass die Bildergebnisse immer verlässlicher wurden (Abb. 4).

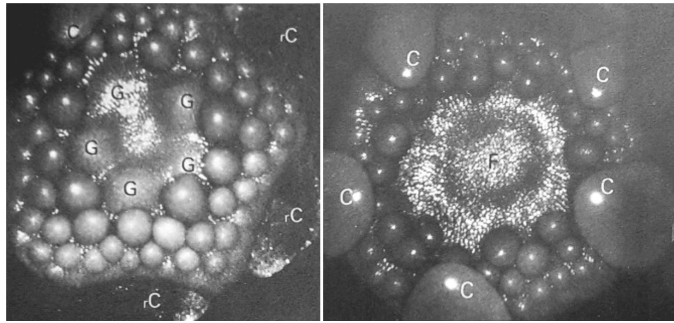
1973 gelang unserem Freund Rolf Sattler eine Präparationsmethode, Blütenknospen oder Teile von diesen (mit zellulärem Oberflächenmuster) fotografisch festzuhalten (Abb. 5).



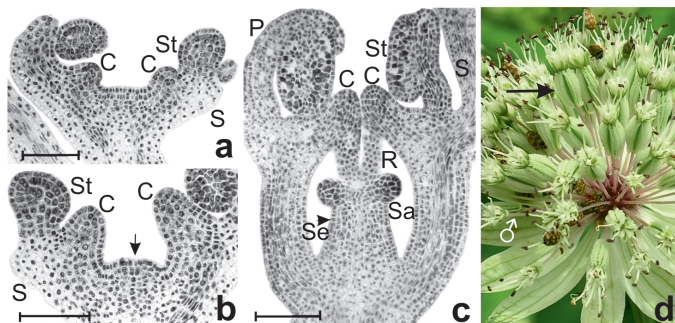
**Abbildung 3:** Blütenentwicklung der Großen Kapuzinerkresse *Tropaeolum majus* (Kapuzinerkressengewächse, Tropaeolaceae). Tafel 16 von 154 Tafeln aus dem bis heute unübertroffenen Werk „Traité d’organogénie comparée de la fleur“ von Jean-Baptiste Payer (1857), in dem für viele Blütenpflanzenfamilien entwicklungsgeschichtliche Studien präsentiert sind. Payer standen für seine Studien Mikroskope zur Verfügung wie sie in Abb. 2 zu sehen sind. Link für die Tafel: <https://digi.ub.uni-heidelberg.de/diglit/payer1857bd2/0028>. Das gesamte 2-bändige Werk ist von der Universitätsbibliothek Heidelberg digitalisiert worden und ist für jedermann zugänglich unter: Heidelberger historische Bestände – digital <https://www.ub.uni-heidelberg.de/helios/digi/digilit.html>.



**Abbildung 4:** Entwicklung des Staminodien-Komplexes bei *Loasa triphylla* (Loasaceae). – a-e, Aufeinanderfolgende Stadien der Androcealentwicklung. Die Zahlen geben die Anlagenfolge der fertilen Staubgefäße wieder. Diese stehen in epipetalen Gruppen (d. h. vor den Kronblättern). Zu diesen gehören zwei abgewandelte sterile Staubgefäße (Staminodien, Sto), die die Androcealentwicklung dieser Gruppen einleiten. Zuvor jedoch wird über den Kelchblättern das mittlere Primordium (N<sub>1</sub>) einer dreiteiligen Nektarschuppe angelegt. Etwas später (c) treten zwei laterale Primordien der Nektarschuppe in Erscheinung (N<sub>2</sub>). – f-g, Zwei ältere Entwicklungsstadien des episepalen Komplexes (über den Kelchblättern), die die pfriemlichen Staminodien umschließt; letztere werden immer mehr von den sich entwickelnden Staubgefäßen von Seite gedrängt. – h, Entwicklungsdiagramm. – C = Karpell (Fruchtblatt), P = Petalum (Kronblatt), S = Sepalum (Kelchblatt). Aus Leins & Winhard 1973 zusammengestellt.

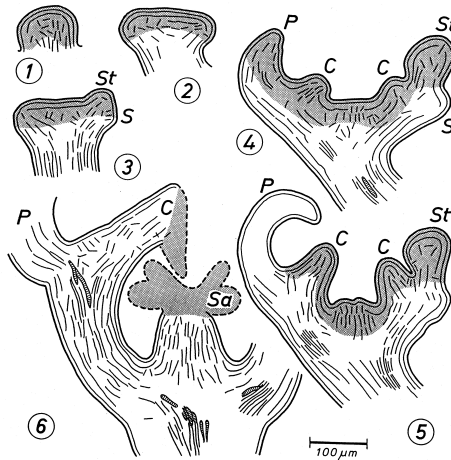


**Abbildung 5:** Aufsichten auf präparierte Blütenknospen der australischen *Hibbertia scandens* („Kletterndes Münzgold“, Rosenapfelgewächse, Dilleniaceae) mit vielen Staubgefäßen angelegt zwischen Kron- (C) Fruchtblättern (G); F = Blütenvegetationskegel. Die Blütenknospen wurden eingetaucht in 100 % Äthanol fotografiert (aus Sattler 1973).



**Abbildung 6:** Unterständiger Fruchtknoten. – a–c, Längsschnitte durch Blütenknospen verschiedenen Alters vom Liebstöckel *Levisticum officinale* (a–b) und der Sterndolde *Astrantia major* (c), Apiaceae. – a, Anlage der beiden Fruchtblätter am tellerförmigen Blütenboden. – b, Aufwölbung des gemeinsamen Septums (Pfeil). Das interkalare Wachstum im Blütenboden hat bereits eingesetzt und verschiebt die Basis der Dorsalfanken der Karpelle (im Schnitt median getroffen) nach oben. – c, Ein weit fortgeschrittenes Stadium des Unterständigwerdens. Die Wandung des Bechers besteht aus einem sich kontinuierlich verlängernden diffusen Meristem. – C = Karpell (= Fruchtblatt), P = Petalum (Kronblatt), R = Karpellrand, S = Sepalum (Kelchblatt, reduziert), Sa = Samenanlage, Se = Septum (Trennwand), St = Stamen (Staubgefäß). Der Messbalken entspricht 100  $\mu\text{m}$ . Aus Leins & Erbar 1985. – d, Blütenstand der Großen Sterndolde (*Astrantia major*, Apiaceae). Der Pfeil weist auf den unterständigen Fruchtknoten einer zwittrigen Blüte. Im Blütenstand sind zwittrige Blüten von funktionell männlichen Blüten ( $\sigma$ ) umgeben.

Zur Ermittlung der inneren Vorgänge während der Entwicklung eines Organs, also auf der Zell- beziehungsweise Gewebeebene, bedient man sich Schnittserien durch verschieden alte Stadien. Hierzu stehen heutzutage hochmoderne Mikrotome zur Verfügung. Aufschlussreich sind anatomische (histologische) Schnittbilder beispielsweise für Untersuchungen zum Zustandekommen von unterständigen Fruchtknoten, die, betrachtet man eine Blüte von außen unterhalb der Blütenhülle und der Staubgefäße, als Verdickung (oberhalb eines Blütenstiels) zu erkennen sind (Abb. 6d). Die Unterständigkeit eines Fruchtknotens, der zum Beispiel bei den Doldenblütlern (Apiaceae, Abb. 6d) aus zwei an ihrer Basis gemeinsam aus-



**Abbildung 7:** Unterständiger Fruchtknoten. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen vom Liebstöckel *Levisticum officinale* (Apiaceae). Zur Veranschaulichung der Hauptrichtungen der Zellvermehrung während der Entwicklung sind in den Blütenknospenlängsschnitten (genetische) Zellreihen durch Linien angedeutet. Der Prozess der Becherbildung wird schon sehr früh eingeleitet und beginnt damit, dass die Zellvermehrungsrichtung, die im anfänglich gewölbten Blütenvegetationskegel unter der zweiten Zellschicht hauptsächlich parallel zur Längsachse der Blütenanlage verläuft (1), sich dergestalt ändert, dass sich die Zellen bevorzugt senkrecht zur Längsachse teilen, wobei es zur scheibenförmigen Ausbildung kommt (2). Unter dem Scheibenrand wechselt dann die Zellvermehrungsrichtung in die Diagonale, von der Längsachse nach oben divergierend, wobei, während sich die Organprimordien aufwölben, der Blütenboden eine tellerförmige Gestalt annimmt (3–4). Durch weiteres entsprechendes Zellteilungswachstum, in der Außenflanke etwas intensiver, sowie durch differentielles Streckungswachstum (5–6) erhält er die Becherform. In den Schnitten ist das embryonale Gewebe punktiert. C = Karpell (Fruchtblatt), P = Petalum (Kronblatt), S = Sepalum (Kelchblatt, reduziert), Sa = Samenanlage, St = Stamen (Staubgefäß). Aus Leins & Erbar 1985.



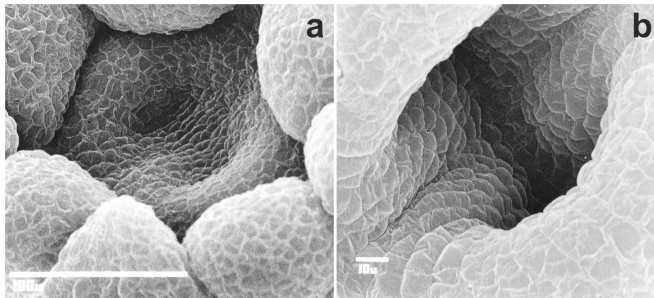
wachsenden Fruchtblättern besteht (Abb. 6a–c), kommt ganz einfach dadurch zustande, dass unterhalb der Blütenhüll-, Staubgefäß- und Fruchtblattanlagen entsprechende Zellteilungen stattfinden, die zu immer länger werdenden Zellreihen (Abb. 7) und insgesamt dadurch zu einer becher- bis krugförmigen Bildung führen (Blütenbecher = becherförmiger Blütenboden = becherförmige Blütenachse = gynoeciales Hypanthium). Dieser einfache Prozess ändert die Proportionen an den Fruchtblättern und mag manchen Betrachter mangels räumlichen Vorstellungsvermögens dazu verführen, die Fruchtblattrüben mit einem krugförmigen Blütenboden verwachsen zu sehen. Eine solche fast esoterisch anmutende Sichtweise ist in manchen heutigen Lehrbüchern leider noch immer präsent. Aber schon Matthias Schleiden, der Begründer der Zellenlehre, formulierte 1846: „Es kann hier für den, der nur einige Entwicklungen in der Natur verfolgt hat, keinem Zweifel unterliegen, dass hier der ganze unterständige Fruchtknoten nur aus einer becherförmig gebildeten Axe entwickelt wird.“



**Abbildung 8:** Rasterelektronenmikroskop (REM) Leitz 1200B (Baujahr 1982; Standort: COS-Biodiversität und Pflanzensystematik). Im REM wird ein Elektronenstrahl zeilenförmig über das vergrößert abzubildende Objekt geführt („gerastert“; siehe den linken, grünlichen Bildschirm, auf dem die schwach aufleuchtende Zeile die aktuelle Bildinformation darstellt), und Wechselwirkungen der Elektronen mit dem Objekt werden zur Erzeugung eines Bildes genutzt. Die vom Objekt rückgestreuten Elektronen werden von einem Kollektorsystem erfasst und verstärkt. Das so erhaltene Signal wird zur Helligkeitsmodulation einer Bildröhre eingesetzt. Die erzeugten Bilder sind dreidimensionale Abbildungen der Objektoberfläche. Früher wurden über einen parallel geschalteten Bildschirm mit einer analogen Kamera Negativ-Filme belichtet. Heute werden direkt digitale Bilder erzeugt (Bildschirm ganz rechts, auf dem eine präparierte Blütenknospe zu erkennen ist).

„Die reinste Anschauung der Dinge hat, wer sie vom Anbeginn her wachsen sieht.“ Aristoteles (384 v. Chr.–322 v. Chr.)

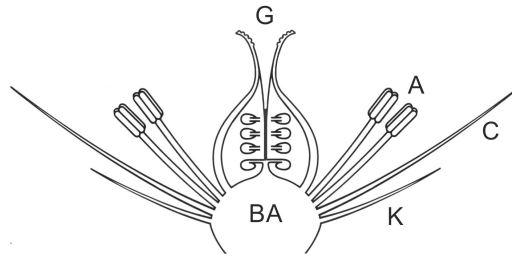
Eine noch wesentlich mehr ins Detail gehende exomorphologische Betrachtung von jungen Entwicklungsstadien erlaubt uns seit Mitte der 60er Jahre des vorigen Jahrhunderts beziehungsweise der 70er Jahre (ab dann waren sie für Universitätsinstitute finanzierbar) das Rasterelektronenmikroskop (REM; Abb. 8). So gewähren etwa die beiden Stadien der Fruchtknotenentwicklung in Abb. 9 beim Liebstöckl (Doldenblütler, Apiaceae) Einblick in das Unterständigwerden des Fruchtknotens, indem auf der Innenfläche des Blütenbodens durch ein ringförmiges Wachstum desselben die Insertion der beiden Fruchtblätter steiler gestellt wird.



**Abbildung 9:** Junge Entwicklungsstadien des zweikarpelligen Fruchtknotens vom Liebstöckel *Levisticum officinale* (Apiaceae). – a, Zwei hufeisenförmige Karpell-(Fruchtblatt-)anlagen treffen sich in der Blütenmitte, wo sie das gemeinsame Septum (= Trennwand) bilden. – b, Die beiden Karpellanlagen sind durch das Blütenbodenwachstum bereits steiler gestellt. Aus Leins & Erbar 2008.

## 2 Ontogenien im Blütenbereich

Zum besseren Verständnis der folgenden Ausführungen benutzen wir ein Blütenmodell (Abb. 10), das nichts Anderes darstellt als ein didaktisches Hilfsmittel um notwendige Begriffe deutlich zu machen. Es ist weder eine „Urblüte“ noch sind ihre Teile „Blattmetamorphosen“, was wiederum aus dem Vokabular idealistischer Morphologie stammt und vielfach auch heute noch in Blütendefinitionen herumgeistert. Sehr oft können wir in einer Blüte eine Blütenhülle (häufig in Kelch und Blumenkrone differenziert), Pollen produzierende Staubgefäße (in



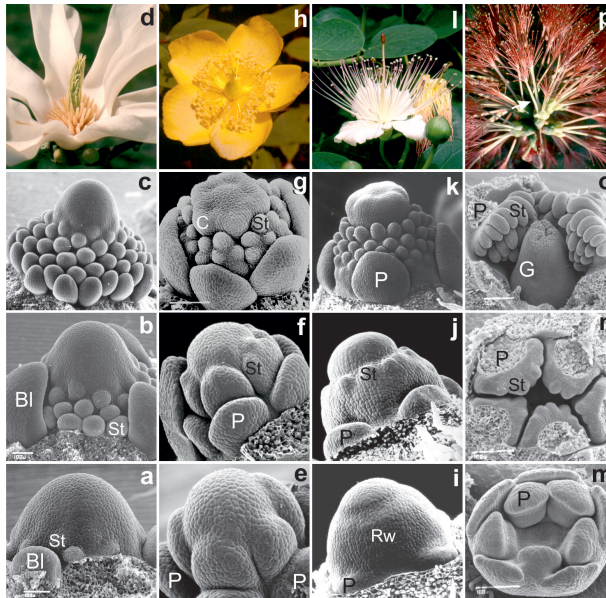
**Abbildung 10:** Modell einer Blüte der Bedecktsamer (Angiospermen). BA = Blütenachse, K = Kelch, C = Krone (Corolla), A = Androeceum (Staubgefäßbereich), G = Gynoeceum (Fruchtblattbereich). Aus Leins & Erbar 2018.

ihrer Gesamtheit als Androeceum bezeichnet) und Samenanlagen tragende Fruchtblätter (in ihrer Gesamtheit Gynoeceum genannt) erkennen; diese Organe sitzen „normalerweise“ an der sogenannten Blütenachse (= Blütenboden).

Wenn wir den exakten räumlich-zeitlichen Aufbau eines Organbereiches ermitteln wollen, müssen wir, Aristoteles folgend, wiederum verschiedene Entwicklungsstadien zu Rate ziehen. Ein geradezu klassisches Beispiel bieten uns die auf den ersten Blick alle im Prinzip gleichaussehenden sogenannten polymeren (aus vielen Staubgefäßen bestehenden) Androeceen. Es ist schon erstaunlich, wie unterschiedlich ihre Entwicklungsmuster sein können. In der oberen Reihe in der Zusammenstellung der Abb. 11 sind adulte Blüten folgender Pflanzen abgebildet: *Magnolia denudata* (Yulan-Magnolie, Magnoliaceae), *Hypericum hookerianum* (Hookers Johanniskraut, Hypericaceae), *Capparis spinosa* (Kapernstrauch, Capparaceae), *Melaleuca hypericifolia* (Johanniskrautblättrige Myrtenheide, Myrtaceae).

Den Entwicklungsstadien im rasterelektronenmikroskopischen (REM-) Bild zufolge entstehen die jungen Anlagen der späteren Staubgefäße entweder direkt am Blütenvegetationskegel von unten nach oben in spiralförmiger Sequenz (vgl. auch Erbar & Leins 2019), wie bei der Magnolie, oder sie bilden sich auf Primärprimordien (Primärhöckern), wie beim Johanniskraut oder der Myrtenheide, oder aber die Primäranlagen bilden einen gemeinsamen Ringwall, auf dem sich die Einzelanlagen ausgliedern, wie bei der Kapernblüte.

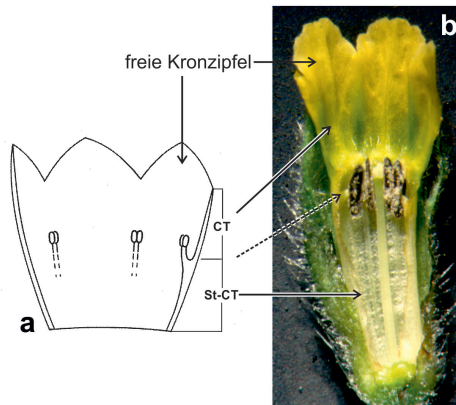
Die Ausgliederungsfolge auf den Primäranlagen vollzieht sich in Bezug auf den Blütenmittelpunkt in zentrifugaler Richtung (von innen nach außen), nämlich bei



**Abbildung 11:** Entwicklungsmuster in polymeren Androeceen. Die obere Reihe zeigt die adulten Blüten, in denen das Anlagemuster der zahlreichen Staubgefäße sich nicht mehr unmittelbar erschließt. In den Reihen darunter sind jeweils drei charakteristische Stadien im rasterelektronenmikroskopischen Bild dargestellt. – a–d, Yulan-Magnolie (*Magnolia denudata*, Magnoliaceae). Spirale Ausgliederung zahlreicher einzelner Staubgefäße direkt am konischen Blütenvegetationskegel. – e–h, Hookers Johanniskraut (*Hypericum hookerianum*, Hypericaceae). – e, Vor den fünf Kronblättern werden Primäranlagen gebildet. – f, Die Primäranlagen beginnen sich von der Spitze her in Staubgefäße aufzugliedern. – g, In Bezug auf den Blütenmittelpunkt erfolgt die Aufgliederung der Primäranlagen von innen nach außen (zentrifugal). – h, Die Bündelung macht sich auch in adulten Blüten noch schwach bemerkbar. – i–l, Kapernstrauch (*Capparis spinosa*, Capparaceae). – i, Sichtbarwerden eines Ringwalls (Rw) im späteren Staubgefäßbereich. – j, Entstehung der obersten (innersten) Staubgefäßanlagen. – k, Zur Basis des Ringwalls fortschreitende weitere (zentrifugale) Ausgliederung von Staubgefäßen. – m–p, Johanniskrautblättrige Myrtenheide (*Melaleuca hypericifolia*, Myrtaceae). – m, Die vor den Kronblattanlagen befindlichen Primäranlagen sind noch ungegliedert. – n, Beginn der Aufgliederung der Primäranlagen in einzelne Staubgefäßanlagen (Kronblattanlagen abpräpariert). – o, Die Aufgliederung erfolgt an der Primäranlage in Bezug auf den Blütenmittelpunkt von außen nach innen (zentripetal); Blütenknospe längs aufgeschnitten (Kronblattanlagen abpräpariert). – d, In adulten Blüten haben sich die Primäranlagen stielartig verlängert (blütenökologischer Pinselblumen-Typ; Pfeil weist auf einzelnes Staubgefäßbündel). Bl = Blütenhüllblatt, C = Karpell (Fruchtblatt), G = Gynoceum (Fruchtknoten), P = Petalum (Kronblatt), St = Staubgefäß. Zusammengestellt aus Leins & Erbar 2008.

*Hypericum* und *Capparis*<sup>1</sup>, oder umgekehrt, wie bei *Melaleuca*, in zentripetaler Richtung.

Ohne solche gründlichen Analysen der Entwicklungsgeschichte polymerer Androeceen wären phylogenetische Folgerungen, wie wir sie noch anstellen wollen (siehe Kapitel 3), nicht möglich. Ziehen wir einen weiteren Organbereich in Betracht, etwa die Blumenkrone (Corolla) einer zweikreisigen (in Kelch und Krone differenzierten) Blütenhülle, entdecken wir, dass in vielen Fällen die Kronblätter einer mehr oder weniger langen Röhre aufsitzen; man spricht auch von einer Kronröhre (oder sympetalen Krone; Petalum = Kronblatt). Diese wiederum ist sehr oft in zwei übereinanderliegende Teile differenziert, die eigentliche Kronröhre, der sogenannte Corollentubus, und darunter die „Staubgefäßkronröhre“ (sogenannter Stamen-Corollentubus; Abb. 12). Ein Stamen-Corollentubus ist eine späte, meist kurz vor dem Aufblühen sich entwickelnde Bildung, die oft im Zusammenhang mit einer wichtigen Blütenfunktion steht (siehe weiter unten unter sekundärer Pollenpräsentation, Kapitel 6). Sie kommt dadurch zustande, dass unter dem



**Abbildung 12:** Kronröhre im weiteren Sinn aus Corollentubus (CT, Kronröhre im engeren Sinn) und Stamen-Corollentubus (St-CT) bestehend (Röhre aufgeschnitten). – a, Schema. – b, Blüte des Gelben Mönchskrauts (*Nonea lutea*, Boraginaceae) längs aufgeschnitten.

<sup>1</sup> Übrigens: Was wir bei den Kapern benutzen, sind die in ihrer Entwicklung weit fortgeschrittenen (in Salz eingelegten) Blütenknospen, die von den Kelchblättern geschützt beim Aufpräparieren im Innern alle Blütenorgane schon deutlich erkennen lassen.

zuvor gebildeten Corollentubus ein eingeschobenes (interkalares) Zellteilungs- und Zellstreckungswachstum in einer ringförmigen Zone stattfindet, das auch die Ansätze der Staubgefäße erfasst und diese auf der Innenseite des Tubus mit hochzieht und somit jeweils eine mehr oder weniger prominente Leiste erkennen lässt; oberhalb dieser leistenartigen Ansätze befindet sich der Corollentubus, der für unsere Betrachtung von besonderem Interesse ist, weil seine Genese recht unterschiedlich verlaufen und – wie wir noch sehen werden – bedeutende Hinweise in der Verwandtschaftsforschung (Systematik) liefern kann.

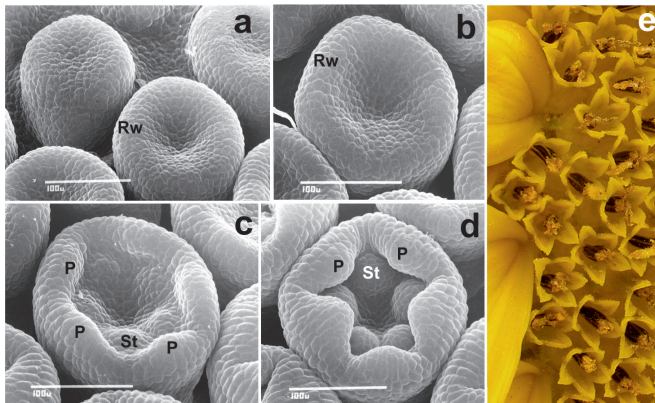
Kronröhren (im weiteren Sinn aus Corollen- und Stamen-Corollentubus bestehend) dienen vielfach dem Schutz der Staubgefäße und ermöglichen das Verbergen des Nektars an deren Grund. So gesehen sind Kronröhren häufig das Resultat einer gekoppelten Evolution (Coevolution) mit der Ausgestaltung der Insekten-Mundwerkzeuge. Coevolution führt also zur Coadaptation, einem gemeinsamen Angepasstsein, das in unüberschaubarer Variation, was die Form der Kronröhren und mancher Anhangsgebilde betrifft, mündet. Ein kleiner Ausschnitt aus dem Kaleidoskop sich ergebender ästhetischer Blumengestalten präsentiert der Blumenkorb der Abb. 13 (Schönheit durch Zufall und Zweck!; Erbar & Leins 2019).



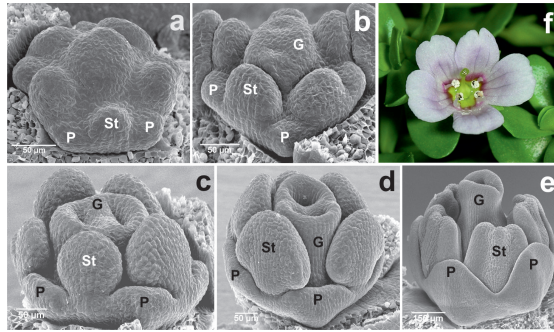
**Abbildung 13:** Sympetale Blüten aus dem oberen Stammbaumniveau (Euasteriden).

Immer noch wird in der Literatur, was die Sympetalie betrifft, der Begriff „Verwachsung“ benutzt (was praktisch, aber nicht richtig ist), und alle Kronröhren werden als ähnlich betrachtet, nämlich als typisches Beispiel für eine sogenannte „kongenitale Verwachsung“. Ontogenetische Studien aber haben gezeigt, dass sympetale Kronen, wie oben bereits angedeutet, sich auf ganz unterschiedliche Weise entwickeln. Ontogenetisch kann eine Kronröhre extrem früh gebildet werden, nämlich bevor die Kronzipfel erscheinen. „Frühsympetal“ nennen wir solche Blumenkronen, bei denen sich zunächst ein Ringwall bildet, auf dem sich erst später die Kronblattzipfel (vermehrte Zellteilungen an fünf oder gelegentlich vier Stellen) ausgliedern (Abb. 14, 17a). Aus dem Ringwall geht durch kontinuierliches Wachstum ein Corollentubus hervor. Die Staubgefäßanlagen entstehen alternierend zu den Kronzipfeln, abgerückt von deren Verbindungsschultern (Abb. 14).

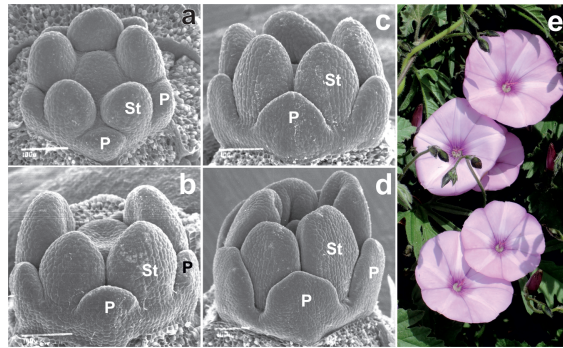
Eine Kronröhrenbildung kann aber auch relativ spät einsetzen: Die Kronblätter werden zunächst frei angelegt und bleiben mehr oder weniger lange Zeit voneinander getrennt (Abb. 15–16, 17b–c). Erst eine geraume Zeit nach der Anlage der Staubgefäße dehnen sich die Basen der Kronblattanlagen seitlich aus, bis sie sich hinter dem dorsalen Staubgefäßansatz treffen, das heißt, ihre Randmeristeme



**Abbildung 14:** Kronentwicklung bei der Ringelblume *Calendula officinalis* (Asteraceae). – a–b, Vorwölbung der Kronröhrenanlage als Ringwall (Rw). – c–d, Auf den Kronröhrenringwall werden die Primordien (Anlagen) der Kronzipfel „aufgesetzt“. Zur Zeit der Staubgefäßentstehung ist die Kronröhre schon deutlich ausgeprägt („frühe Sympetalie“). – P = Petalum (Kronblatt = Kronzipfel), St = Stamen (Staubgefäß). Aus Erbar 1991. – e, Ausschnitt aus dem Köpfchen der Sonnenblume (*Helianthus annuus*).

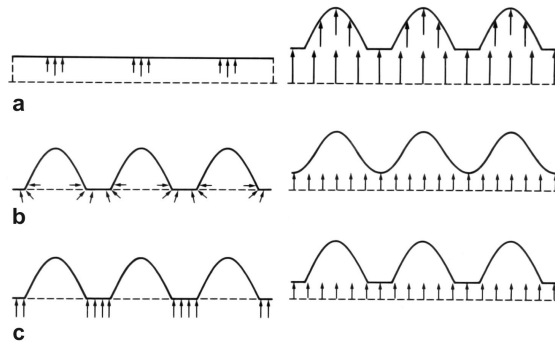


**Abbildung 15:** Kronentwicklung beim Kleinen Fettblatt (*Bacopa monnieri*, Plantaginaceae). – a, Die Kronblätter sind als völlig separate Primordien angelegt worden. Alternierend zu den Kronblättern sind auch schon die jungen Staubgefäße angegliedert, die an Größe die Kronblattanlagen „überholen“. – b, Etwas älteres Stadium, in dem die Kronblattanlagen immer noch frei sind. – c, Die Kronblattanlagen dehnen sich langsam hinter den Staubgefäßen an ihrer Insertion aus. – d, Basal treffen sich die Ränder der Kronblätter. – e, Jetzt erst können durch die Meristemfusion die Kronblätter gemeinsam hochwachsen und eine Röhre bilden („späte Sympetalie“). Man beachte die Differenzierung der Staubgefäße in Staubfaden und Staubbeutel (c–e). REM-Bilder: Staatsexamensarbeit Julia Cronauer (2007). – P = Petalum (Kronblatt), St = Stamen (Staubgefäß). – f, Adulte Blüte.



**Abbildung 16:** Kronentwicklung bei der Eibischblättrigen Winde (*Convolvulus althaeoides*, Convolvulaceae). – a, Die in der Entwicklung gegenüber den Staubgefäßen im Wachstum verlangsamt Kronblattanlagen sind noch völlig frei. – b–c, Meristembrückenbildung zwischen den Kronblattanlagen („späte Sympetalie“). – d, Die zunächst eben verlaufende interprimordiale Verbindung wird mehr und mehr durch die sich basal verbreiternden Kronzipfel zu einer U-förmigen Bucht verändert. – e, Adulte Blüten. – P = Petalum (Kronblatt), St = Stamen (Staubgefäß). – e, Fertige Blüten.





**Abbildung 17:** Entwicklungsmöglichkeiten von Kronröhren (im engeren Sinne) bei den Tetra-cyclischen Sympetalen. Frühe Sympetalie (a): Die Kronzipfel entstehen auf einem einheitlichen Ringwall. – Späte Sympetalie (b + c). – b, Zwischen frei angelegten Petalumprimordien entstehen interprimordiale Verbindungen durch langsame Ausdehnung der seitlichen Insertionsbereiche der Petalen bis zur Fusion der Meristeme. – c, Zwischen frei angelegten Petalumprimordien entstehen interprimordiale Verbindungen durch „Brücken“ (schlagartig entstehende Leisten zwischen den Petalumprimordien). – Verändert aus Erbar & Leins 2011.

sind jetzt miteinander verbunden (Abb. 15). Diese Verbindungsstellen wachsen gemeinsam mit den Kronzipfeln hoch. Wir haben es hier also mit einer „späten Sympetalie“ zu tun. Das Initialstadium einer spät gebildeten Kronröhre kann aber auch dadurch zustande kommen, dass mehr oder weniger schlagartig zwischen separat angelegten Kronblattanlagen Meristembrücken entstehen (Abb. 16).

Einige wenige Fälle können wir als „Übergang zwischen früher und später Sympetalie“ bezeichnen, nämlich dann, wenn die Kronblattanlagen am Rand eines Plateaus entstehen, oder die Ausdehnung und Verbindung der Kronblattbasen zeitlich mit der Anlage der Staubgefäße zusammenfällt.

### 3 Phylogenien

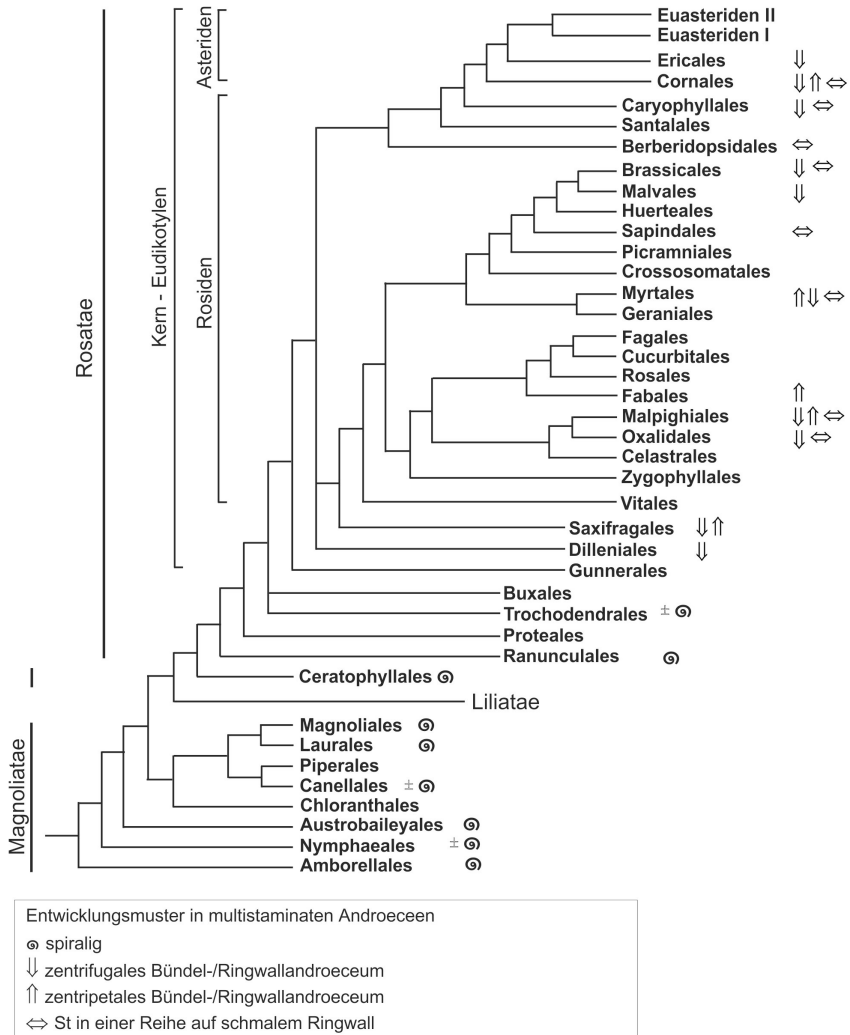
Stammesgeschichtlich, beziehungsweise merkmalsphylogenetisch, gesehen, repräsentieren unter den oben gezeigten polymeren Androecealtypen die Magnolien

ein mehr ursprüngliches Muster<sup>2</sup>, während die Aufgliederung einzelner Anlagen oder eines Ringwalles als sekundär, also als abgeleitet, interpretiert werden kann. Eine während der Evolution aus einfachen Androceen mit zwei- oder einkreisig angeordneten Staubgefäßen (oft 10 oder 5 in einer Blüte) sich durch eine Aufgliederung (Fiederung) ihrer jungen Anlagen erreichte, oft starke Vervielfachung mag mit dem hohen Bedarf an Pollenkörnern seitens der aus grabwespenähnlichen Hautflüglern entstandenen Bienen als Anpassung im Zusammenhang stehen. Eine in dieser Richtung vollzogene Interpretation steht im Einklang mit einem modernen, auf der Grundlage von molekularen Daten propagierten Stammbaum der Blütenpflanzen (Abb. 18), in dem die Entwicklungsmuster polymerer Androceen eingetragen sind. Sekundär (zentrifugal oder zentripetal) vermehrte Staubgefäße kommen im mittleren Evolutionsniveau vor, wo auch die zwei- und einkreisigen Androceen zu Hause sind. Aus dem Stammbaum geht außerdem hervor, dass „gebündelte“ polymere Androceen, ob zentrifugal oder zentripetal oder auch nur am Rand von Primärhöckern „aufgespalten“, im Verlauf der Evolution mehrfach entstanden sind (Parallelismus).

Greifen wir bei unseren phylogenetischen Überlegungen im Folgenden nochmals die unterschiedlichen Entwicklungsmuster von Kronröhren auf. Dabei bewegen wir uns ins obere Stammbaumniveau der Blütenpflanzen, nämlich zu den derzeit Euasteriden genannte, recht artenreiche Blütenpflanzen-Gruppe, die in der Vergangenheit als „Sympetalae Tetracyclae“ bezeichnet wurde; eine treffende Bezeichnung, da fast alle Vertreter durch eine Kronröhre gekennzeichnet sind (d. h. sie sind sympetal), und die Blütenorgane sind auf vier Kreise („Zyklen“) verteilt: jeweils ein Kreis von Kelch- und Kronblättern, ein Staubgefäßkreis (alternierend mit den Kronblättern) und ein Fruchtblattkreis (Fruchtknoten meist aus zwei Fruchtblättern). Projiziert man die Entwicklungsmuster auf die Familien dieser Großgruppe (Abb. 19–20), so ergibt sich, dass basierend auf breiten ontogenetischen Studien und im Vergleich mit anderen Merkmalen (u. a. Daten aus

---

<sup>2</sup> Die Magnolien (Magnoliaceae) gehören zwar nach heutigem Verständnis nicht zu den basalen Gruppen der Blütenpflanzen (Angiospermen), der sogenannten ANITA-Gruppe (Amborellaceae – Nymphaeales – Illiciaceae – Trimeniaceae – Austrobaileyaceae) oder ANA-Gruppe (Amborellales – Nymphaeales – Austrobaileyales), sondern zum nächsthöheren Clade (Stammbaumast), teilen aber eine Reihe von Merkmalen mit den basalen Gruppen: neben sekundären Pflanzeninhaltsstoffen eben auch die spirale Anlage der Blütenorgane (siehe für den Sternanis *Illicium* Abb. 14 in Erbar & Leins 2019).



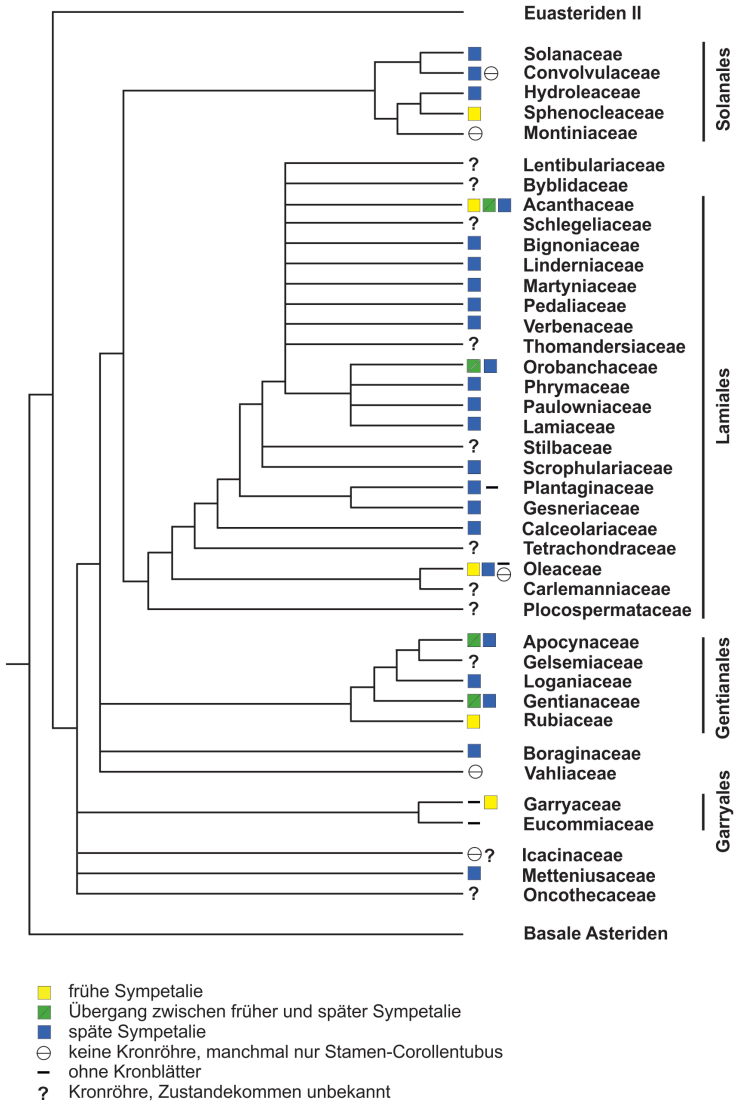
**Abbildung 18:** Vorkommen von multistaminaten spiraligen und Bündel-/Ringwallandroeceen in den Ordnungen der Blütenpflanzen; berücksichtigt sind auch (nicht-wirtelige) Androeceen mit moderater Staubgefäßzahl; zur Umschreibung der Ordnungen (mit Angabe der Entwicklungsmuster in den einzelnen Familien) siehe systematischen Anhang in Leins & Erbar 2010.

DNA-Sequenzanalysen, auf denen der Stammbaum erstellt wurde) die entwicklungs-geschichtlichen Merkmale „frühe“ und „späte Sympetalie“ als gute Marker für systematische Überlegungen zur Verfügung stehen.

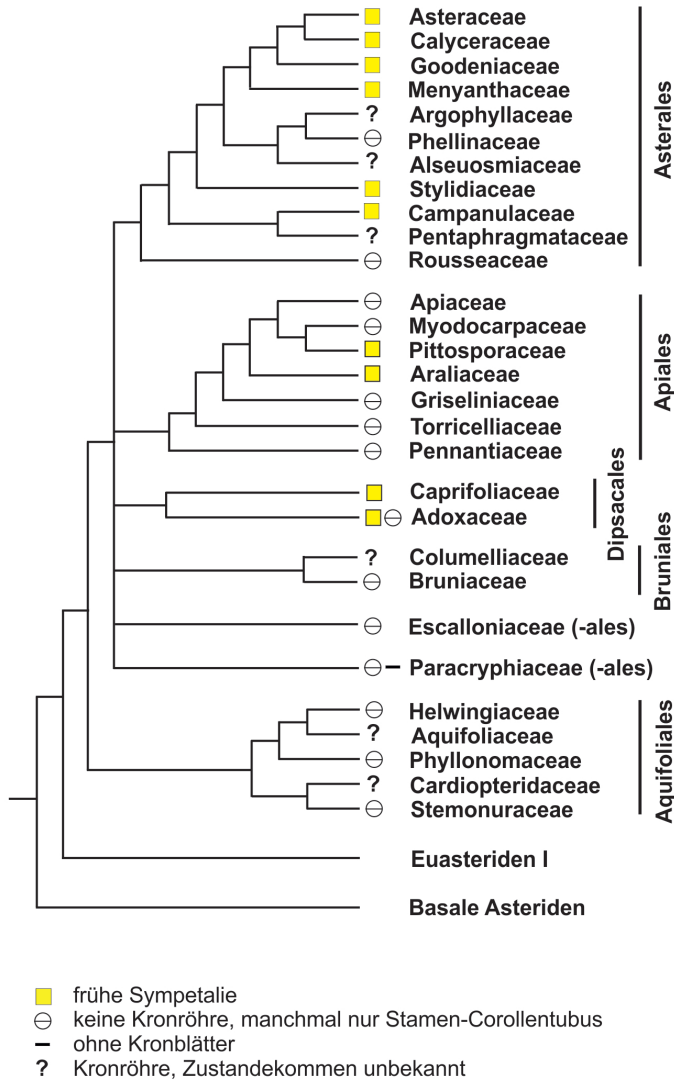
Die „Tetracyclischen Sympetalen“ oder Kern-Asteriden (Euasteriden) werden heute in zwei Untergruppen gegliedert, die Euasteriden I (= Lamiiden) und die Euasteriden II (= Campanuliden). Bei den Euasteriden I, zu denen unter vielen anderen die Raublattgewächse, Enziangewächse, Nachtschattengewächse, Rachenblütler, Wegerichgewächse und Lippenblütler gehören, überwiegt späte Sympetalie (Abb. 19). Weitere Merkmale sind die meist oberständigen Fruchtknoten, die sich oft zu Kapsel Früchten entwickeln. Das Nektar absondernde Gewebe, das Nektarium, sitzt an der Fruchtknotenaußenseite oder an der Blütenachse. Bei den Euasteriden II, zu denen die Kardengewächse, Glockenblumengewächse und die artenreichste Familie der Köpfchenblütler gehören, findet sich, soweit untersucht, durchgehend die frühe Sympetalie (Abb. 20). Weiterhin ist diese Gruppe charakterisiert durch oft unterständige Fruchtknoten, die sich in der Regel zu Schließfrüchten entwickeln. Das Nektarium sitzt meist am Dach des unterständigen Fruchtknotens.

An zwei Beispielen soll der taxonomische Wert des Merkmals „Zustandekommen der Sympetalie“ demonstriert werden. Eines der überraschendsten Ergebnisse, das mit den molekularen Daten erhalten wurde, ist die neue Stellung der Fieberklee-gewächse (Menyanthaceae) in der Nähe der Köpfchenblütler (Asteraceae), eine Verbindung, die vorher niemals in Betracht gezogen wurde. Die Familie wurde bevorzugt in die Nähe der Enziangewächse (Gentianaceae) gestellt, wobei die Anordnung der Samenanlagen an der Innenwand des Fruchtknotens (parietale Plazentation) und das Vorkommen von Bitterstoffen (Iridoide) als wesentliche Merkmale angesehen wurden. Das ontogenetische Merkmal „frühe Sympetalie“ (Abb. 21) aber unterstützt eine Position der Fieberklee-gewächse nahe den Köpfchenblütlern (Übereinstimmungen finden sich außerdem im Vorkommen von Inulin als weiteren Inhaltsstoff sowie in der Embryoentwicklung im Samen).

Eine Verbindung der Doldenblütler-Verwandtschaft mit den Köpfchenblütlern wurde schon in der „vor-molekularen“ Zeit auf Grund vieler übereinstimmender Merkmale aus den Bereichen sekundäre Inhaltsstoffe, Pollenkunde, Embryoentwicklung und auch der Blütenmorphologie hergestellt (siehe Erbar & Leins 1988). Mit der Doldenblütler-Verwandtschaft sind die Familien der Ordnung Araliales (Efeugewächse im weiteren Sinne) gemeint, in die die Doldenblütler im engeren Sinne als Familie Apiaceae platziert werden. Die einzige Crux einer verwandt-

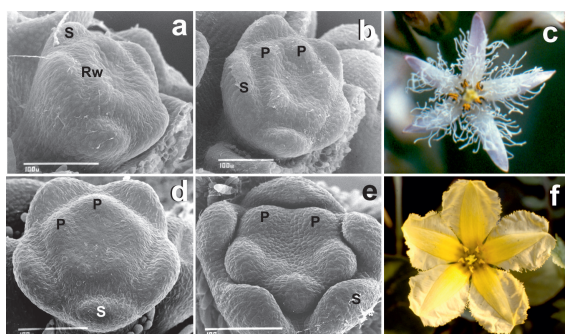


**Abbildung 19:** Ein vereinfachter Stammbaum der Euasteriden I, in den das entwicklungsgeschichtliche Merkmal des Zustandekommens der Kronröhre (i. e. S.) eingetragen ist. Verändert aus Erbar & Leins 2011.

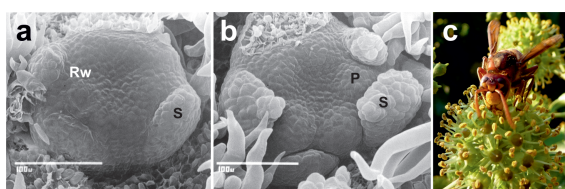


**Abbildung 20:** Ein vereinfachter Stammbaum der Euasteriden II, in den das entwicklungsgeschichtliche Merkmal des Zustandekommens der Kronröhre (i. e. S.) eingetragen ist. Verändert aus Erbar & Leins 2011.

schaftlichen Zusammenführung ist das Fehlen einer Kronröhre in ihren tetrazyklischen Blüten. Eine Brücke kann jedoch hergestellt werden, wenn wir die frühe Ontogenie der Blumenkrone der verwandten Efeugewächse (Araliaceae) zu Rate ziehen (Erbar & Leins 1988, 2004). Beim Efeu (*Hedera helix*, Abb. 22) entsteht nach der Kelchanlage nämlich ein niedriger Ringwall, auf dem fast gleichzeitig mit diesem die Kronblattprimordien hervortreten (Abb. 22a–b). Das Ringprimordium, das die Kronblattprimordien verbindet (frühe Sympetalie!), wächst jedoch nicht zu einer Röhre aus (Abb. 22c).



**Abbildung 21:** „Frühe Sympetalie“ bei Vertretern der Fieberkleegeewächse (Menyanthaceae): Fieberklee (*Menyanthes trifoliata*; a–c) und Europäische Seekanne (*Nymphoides peltata*; d–f). Auf einem Ringwall entstehen bald nach dessen Bildung die Anlagen für die Kronblätter. P = Petalum (Kronblatt), Rw = Kronringwall, S = Sepalum (Kelchblatt). Verändert aus Erbar 1977.

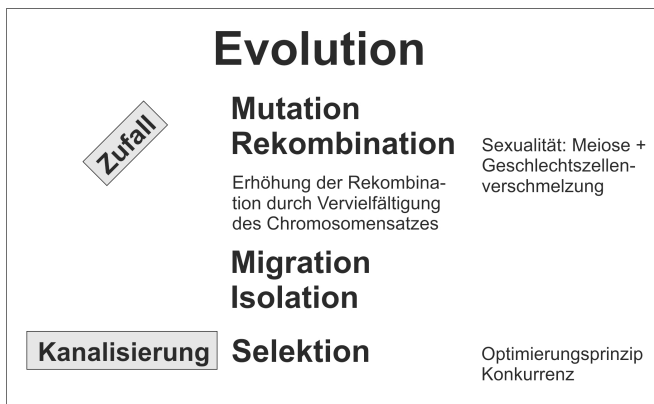


**Abbildung 22:** Frühe Kronentwicklung beim Efeu (*Hedera helix*, Araliaceae). Obwohl die Blüten später keine Kronröhre aufweisen (c; Ausschnitt aus dem Blütenstand mit einer Hornisse als Bestäuber), beginnt die Kronentwicklung mit einem niedrigen Ringwall (a), auf dem sich die Kronblätter entwickeln (b). Der frühe Kronringwall wächst nicht zu einer Kronröhre aus. P = Petalum (Kronblatt), Rw = Ringwall. Verändert aus Erbar & Leins 1988.

## 4 Hologenie

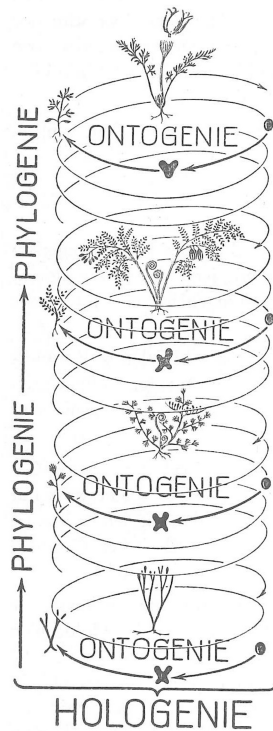
Mögen auch, wie schon erwähnt, Stammbäume Theorie behaftet, an manchen Stellen sogar stark hypothetisch sein, so bleibt immer wieder festzuhalten, klammert man die Rekonstruktionen aus und beschränkt den Evolutionsbegriff auf die nachvollziehbaren Faktoren (Abb. 23), die die Evolution antreiben, dass man sie mit Fug und Recht auf die Stufe einer wissenschaftlichen Erkenntnis stellen kann. Tatsache ist: Evolution findet statt!

Mutationen (spontane Änderungen an der Basensequenz der Doppelhelix – DNS – oder allgemein am Genom) können nur dann in der Nachkommenschaft wirksam werden, wenn diese in der Keimbahn stattfinden und schließlich nach der Meiose in die Geschlechtszellen oder aber – bei Pflanzen – in die haploiden Meiosporen (aus denen sich durch Mitosen Gametophyten entwickeln) münden. Eine Veränderung an den Erbanlagen kann in vielen Fällen zu einer Formveränderung führen, die sich in einem bestimmten Entwicklungsstadium des Organismus durch einen abgeänderten Ablauf der weiteren Entwicklung bemerkbar macht. Die Einbeziehung der unzähligen Ontogenien in die Phylogenie aller Lebewesen ist die ganzheitliche Sicht der Entstehung der gesamten Diversität der (sowohl ausgestorbenen als auch lebenden) Sippen. Diese bereits von einigen Pionieren der Evolutionsforschung angedachte holistische Sichtweise hat später Walter Zimmermann (1934, 1961, 1966, 1968), einer der wohl bedeutendsten Phylogenetiker des



**Abbildung 23:** Die Faktoren der Evolution. Aus Leins & Erbar 2018.

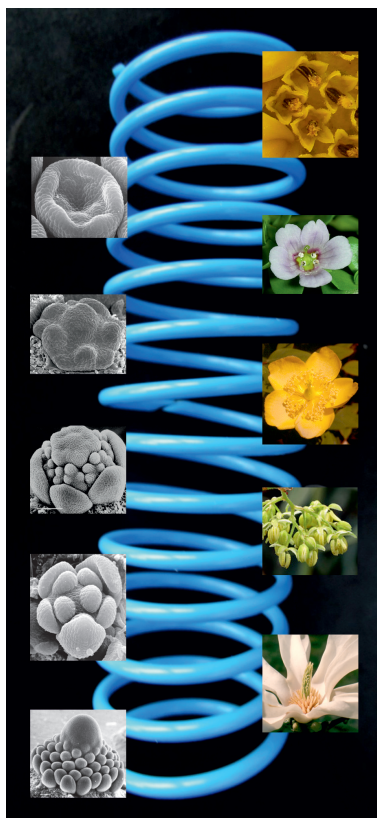




**Abbildung 24:** Hologenie von den ersten Landpflanzen (Psilophytatae) über verschiedene Farngruppen zu den Blütenpflanzen (Angiospermen). Aus Zimmermann 1961, 1968.

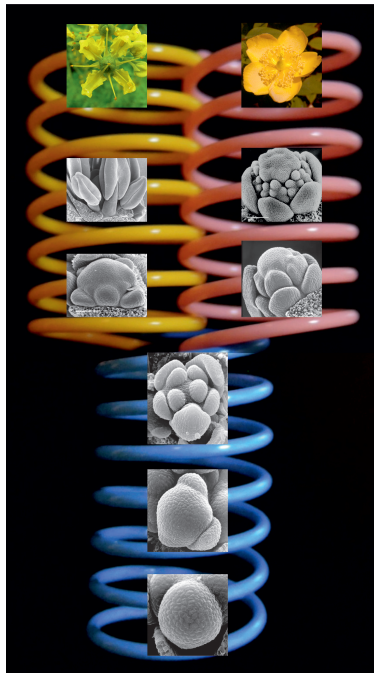
20. Jahrhunderts, als Hologenie definiert. In seinem Schema (Abb. 24) bildet er in einer Kette von Ontogenien (letztere als Spiralen verdeutlicht) über weit mehr als 400 Millionen Jahre hinweg die Entstehung der Blütenpflanzen beginnend mit den Urfarnen (Telomstände) des Silurs über die Wedelfarne und Samenfarne jeweils mit vier Ontogenie-Stadien ab. Aus dem äußerst kompakten Schema geht in einfacher Weise hervor, um was es geht. Würde man sämtliche Ontogenien aller Arten (und Individuen) in einem solch langen Zeitraum berücksichtigen, wäre eine Hologenie wegen der nicht mehr zählbaren Ontogenien und deren Abänderungen natürlich niemals darstellbar. Wir können unsere hologenetischen Konstruktionen nur in kleinen Geltungsbereichen durchführen und diese als Puzzleteile für größere Zusammenhänge benutzen. Folgt man Zimmermanns Konzept der kettenförmigen

Reihung von Ontogenien (Abb. 24), so ergäbe sich eine Hologenie von Androeceen und Kronröhren bei den Blüten, wie sie nach unserer Konstruktion in Abb. 25 wiedergegeben ist.



**Abbildung 25:** Ontogenien multistaminater Androeceen, ausgehend von einem spiralgigen über ein einfaches zum zentrifugalen komplexen Androeceum sowie der späten Sympetalie und frühen Sympetalie im oberen Stammbaum-Niveau (hier finden wir hauptsächlich einfache – einkreisige – Androeceen) in Zimmermanns Hologenie-Schema übertragen. Die Ontogenien sind jeweils nur durch ein Knospen- und ein Adultstadium repräsentiert. Beispielhaft (!) sind von unten nach oben die Verhältnisse bei der Magnolie (*Magnolia denudata*; vgl. Abb. 11a–d), dem Hopfen (*Humulus lupulus*; vgl. Abb. 26), dem Johanniskraut (*Hypericum hookerianum*; vgl. Abb. 11 e–h), beim Fettblatt (*Bacopa monnieri*; vgl. Abb. 15) und der Ringelblume (*Calendula officinalis*; vgl. Abb. 14).

Aufschlussreicher ist jedoch eine Darstellung, die einem Stammbaum mit V-förmig sich verzweigenden Ästen entspricht. Allerdings werden in der Darstellung aus Platzgründen die Zweige (als oben offenes Rechteck) um 90° geknickt (es ergibt sich spöttisch ein „Gabelsystem“). Die divergierende Weiterentwicklung eines bestimmten Entwicklungszustandes ist für das einfache und gebündelte Androeceum in Abb. 26 gezeigt. Man stelle sich vor, welche noch unüberschaubareren Gabelnetze sich dabei ergeben (eine unerreichbare Synthese!).



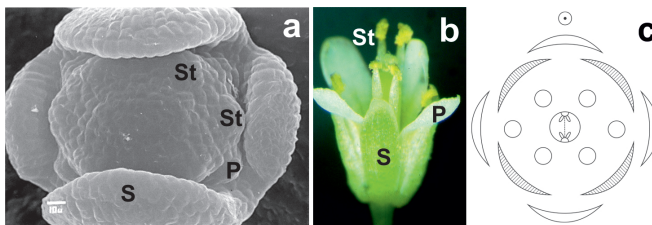
**Abbildung 26:** Divergenz einfacher (ein- bis zweikreisiger) und multistaminater (z. B. zentrifugaler) komplexer Androeceen auf eine einer Stammbaumverzweigung entsprechende Hologenie-Darstellung projiziert. Ontogenien stärker gedehnt als in Abb. 25. Blaue Spirale beinhaltet die frühe Ontogenie der Blütenhüll- und Staubgefäßanlage (5 Stamina vor 5 spiralig gebildeten Blütenhüllblättern) in den männlichen Blüten beim Hopfen (*Humulus lupulus*); rosa Spirale führt zur Aufgliederung der Androecealanlagen vor den Kronblättern (gebündeltes Androeceum; *Hypericum hookerianum*, vgl. Abb. 11 e–h); gelbe Spirale zeigt die Entwicklung eines zweikreisigen Androeceums am Beispiel der Weinraute (*Ruta graveolens*, vgl. Abb. 30).

## 5 Der genetische Ansatz der Blütenbildung

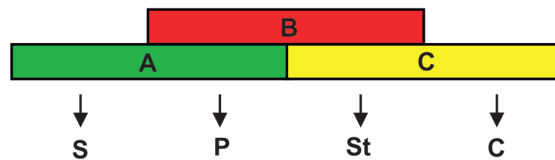
Bevor Blüten gebildet werden können, müssen die entsprechenden Gewebe vom vegetativen Wachstum zur Blütenbildung umgesteuert werden. Auslöser können innere (endogene) oder äußere (exogene) Faktoren sein. Die wichtigsten Faktoren sind dabei die Tageslänge (Kurztag- und Langtagpflanzen) und Kälteperioden (Vernalisation). Zu den inneren Faktoren gehören die Aktivitäten bestimmter Gene und Pflanzenhormone. Nachdem ein Meristem (Bildungsgewebe) vom vegetativen (Blätter bildendes) in ein generatives (Blütenorgane bildendes) Meristem umgewandelt wurde, erfolgt durch eine Vielzahl von Regulator-Genen, die miteinander agieren, die eigentliche Blütenbildung.

Eine vollständige Blüte der Bedecktsamer (Angiospermen, d. h. die Samenanlagen sind von einem Fruchtblatt beziehungsweise Fruchtknoten eingeschlossen) mit all ihren Organen haben wir ja schon in der Abb. 10 kennengelernt. Die ersten erkennbaren Entwicklungsprozesse der Blüten bestehen in der Aufwölbung eines Blütenvegetationskegels (der späteren Blütenachse), an dem sich in der Regel von unten nach oben bzw. außen nach innen (akropetal bzw. zentripetal) die Primordien (Anlagen) der Blütenorgane ausgliedern (Abb. 27a). Unabhängig von der späteren Form und Funktion der einzelnen Blütenorgane in der adulten Blüte beginnen alle Blütenorgane ihre Entwicklung in Form kleiner, oft halbkugelförmiger Vorwölbungen, indem sich embryonale Zellen periklin teilen.

Die Frage war aber, wie diese undifferenzierten Zellen und ihre Abkömmlinge ihre Position innerhalb der sich entwickelnden Blüte finden und sich in die ent-



**Abbildung 27:** Blütenverhältnisse bei den Kreuzblütlern (Brassicaceae). – a, Junge Blütenknospe der Pfeilkresse (*Lepidium draba*) im rasterelektronenmikroskopischen Bild. Vier Kelchblätter, vier alternierende Kronblätter und sechs Staubgefäße in zwei Kreisen (2 St im äußeren, 4 St im inneren Kreis) sind ausgegliedert. – b, Blüte der Acker-Schmalwand in der Seitenansicht. – c, Blütendiagramm. – P = Petalum (Kronblatt), S = Sepalum (Kelchblatt), St = Stamen (Staubgefäß).



**Abbildung 28:** Das klassische A-B-C-Genklassenmodell in Anlehnung an Coen & Meyerowitz (1991). A, B, C: Wirkungsorte der Gene, C = Karpell (Fruchtblatt), P = Petalum (Kronblatt), S = Sepalum (Kelchblatt), St = Stamen (Staubgefäß).

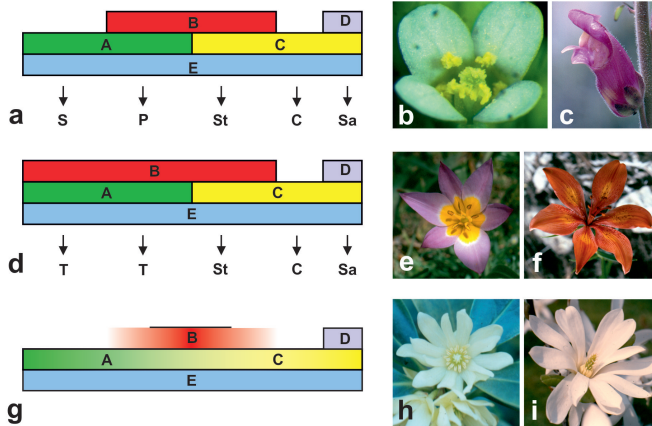
sprechenden Zelltypen differenzieren. Genetische Untersuchungen an der Blüte der Acker-Schmalwand *Arabidopsis thaliana* haben zu dem sogenannten A-B-C-Modell der Organdetermination geführt. Die Blüten von *Arabidopsis* (Abb. 27b) besitzen nach Kreuzblütlermanier vier Kelchblätter, vier Kronblätter, zwei äußere kürzere und vier innere längere Staubgefäße sowie einen für die Familie typischen aus zwei Karpellen aufgebauten Fruchtknoten (Diagramm Abb. 27c).

Für die Determination dieser vier Organkategorien sind sogenannte homöotische<sup>3</sup> Gene verantwortlich, die sich auf drei Genklassen<sup>4</sup> verteilen, die als A, B und C bezeichnet werden. Die Organidentität wird nun entweder durch die Funktion von nur einer Genklasse oder durch Expressionsüberlagerung zweier Klassen determiniert; letzteres trifft für die Blumenkrone und die Staubgefäße zu: Genklasse A ist für die Kelchblätter bestimmend, die Genklassen A und B zusammen für die Kronblätter, die Genklassen B und C für die Staubgefäße und die Genklasse C allein für die Fruchtblätter (Abb. 28).

Da sich herausstellte, dass die Samenanlagen als fünfte Organkategorie aufzufassen sind, die durch die Funktion einer zusätzlichen Genklasse D determiniert wird, musste das Modell auf ein A-B-C-D-Modell erweitert werden. Die ABCD-Gene alleine sind aber nicht ausreichend für die Bestimmung der Organidentität. Daher wurde das 1991 aufgestellte klassische A-B-C-Modell im Jahr 2000 zum A-B-C-D-E-Modell erweitert, wobei die E-Funktion in allen Organkategorien für die Bestimmung der Identität erforderlich ist (Abb. 29a; für ausführliche Literaturangaben siehe Erbar 2007, 2010). Die Gene A, B, C, D und E codieren

<sup>3</sup> Der Begriff leitet sich von „Homöosis“ ab. Darunter wird das Auftreten einer Organkategorie an einer falschen Stelle verstanden (z. B. die Bildung von Fruchtblättern anstelle von Staubgefäßen).

<sup>4</sup> Eine Genklasse ist eine Gruppe von Genen mit dergleichen codierenden Funktion.



**Abbildung 29:** Das genetische Modell zur Blütenorgandeterminierung. – a, A-B-C-D-E-Modell der Blütenorgan-Spezifizierung bei den Kern-Eudikotylen, z. B. Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*; b) und Löwenmäulchen (*Antirrhinum majus*; c). – d, A-B-C-D-E-Modell Modifikation bei den Einkeimblättrigen, z. B. bei Tulpe (*Tulipa bakeri*; e) und Lilie (*Lilium bulbiferum*; f): „Modell der sich verschiebenden Grenzen“ („sliding-boundary-model“). – g, A-B-C-D-E-Modell für basale Angiospermen, z. B. bei Sternanis (*Illicium anisatum*) und Stern-Magnolia (*Magnolia stellata*): „Modell der verwischten Grenzen“ („fading-borders-model“). A, B, C, D, E: Wirkungsorte der Gene, C = Karpell (Fruchtblatt), P = Petalum (Kronblatt), S = Sepalum (Kelchblatt), Sa = Samenanlage, St = Stamen (Staubgefäß), T = Tepalum (undifferenziertes Blütenblatt). Verändert aus Erbar 2010.

sogenannte Transkriptionsfaktoren, d. h. Proteine, die spezifische DNA-Regionen anderer Gene erkennen und deren Transkription (Ablesen und Vervielfältigen der Informationen auf dem Gen) beeinflussen.

Das vorgestellte Modell beschreibt aus genetischer Sicht, wie die Organidentität reguliert wird. Bestimmte Mutanten von *Arabidopsis thaliana* zeigen, dass unabhängig von der Organidentität die Organorte am Blütenvegetationskegel fixiert sind. Beispielsweise können vier zusätzliche Staubgefäße die Orte der vier Kronblätter einnehmen oder sämtliche Staubgefäße sind durch sechs zusätzliche Fruchtblätter ersetzt. Wir können daraus schließen, dass die Stellungsverhältnisse in der Blüte auf einer anderen genetischen Ebene als auf der der Organidentität reguliert werden. Ungeklärt ist auch noch die genetische Basis für die polymeren Androeceen (siehe Kapitel 2). Auf welcher Hierarchie-Ebene des regulatorischen Netzwerks der Genfunktionen findet das Umschalten zu den Entwicklungsmustern spiralig oder wirtelig oder zentrifugal bzw. zentripetal auf Bündelanlagen statt?

Da bei den bisher untersuchten Blütenpflanzen jeweils homologe A-, B-, C-, D- und E-Gene gefunden wurden, darf angenommen werden, dass die Festlegung der Blütenorganidentität nach weitgehend konservierten Grundprinzipien erfolgt. Das bisher vorgestellte A-B-C-D-E-Modell erfasst die Verhältnisse in Blüten wie sie bei den meisten sogenannten Eudikotylen zu finden sind. Ungefähr 74 % aller Blütenpflanzen-Arten gehören zu dieser Gruppe, bei der die Blütenorgane meist in fixierter Zahl in fünf (z. B. *Arabidopsis*, Abb. 29b) oder vier Kreisen (z. B. Löwenmäulchen *Antirrhinum*, Abb. 29c) angeordnet sind. Im Gegensatz dazu sind bei den Einkeimblättrigen Blütenpflanzen (Monokotyle), die ungefähr 22 % aller Blütenpflanzen-Arten stellen, die Blütenorgane typischerweise in fünf dreizähligen Kreisen angeordnet, und die Blütenhüllblätter sind in vielen Fällen gleich gestaltet (z. B. Tulpe *Tulipa*, Lilie *Lilium*, Abb. 29e–f). Wie muss das A-B-C-D-E-Modell „abgewandelt“ werden? In der Tulpe – wie wahrscheinlich bei vielen anderen Monokotylen – werden die B-Gene in beiden Blütenhüllblattkreisen (und in den Staubgefäßen) exprimiert, d. h. es kommt verglichen mit dem Eudikotylen-Modell zu einer Ausdehnung der B-Funktion zur Peripherie der Blüte hin (Abb. 29d). Diese Modifikation lässt sich als „Modell der sich verschiebenden Grenzen“ („sliding-boundary model“) im Wirkungsort der B-Gene beschreiben, da die in beiden Kreisen einheitliche Blütenhülle (Perigon) durch eine Verschiebung der B-Funktion nach außen (Expansion) erhalten wird.<sup>5</sup>

Die verbleibenden ca. 4 % der Blütenpflanzen-Arten gehören zu den Basalen Blütenpflanzen, die neben beispielsweise dem Sternanis *Illicium* (Abb. 29h) hauptsächlich den „Verwandtschaftsbereich der Magnolien“ (Abb. 29i) umfassen (siehe Fußnote 2). Diese Gruppe zeigt trotz der geringen Artenzahl eine beträchtliche Diversität in den Blütenformen und -strukturen. Die Blüten variieren in Größe, Organzahl und -stellung. Gene der B-Klasse werden sowohl in spiralig oder wirrtelig angeordneten Blütenhüllblättern als auch in den Staubgefäßen exprimiert. Allerdings scheint das Expressionsmuster in der Blütenhüllentwicklung weder einheitlich noch konstant zu sein (in den Eudikotylen ist die B-Wirkung in allen Entwicklungsstadien der Kronblätter und Staubgefäße gleichmäßig). In ähnlicher Weise ist die Expression der A- und C-Gene in einem größeren Bereich

---

<sup>5</sup> Eine andere Möglichkeit ist beim Sauer-Ampfer (*Rumex acetosa*, Polygonaceae) verwirklicht. Die einkreisige Blütenhülle wird ohne die Mitwirkung der B-Funktion realisiert, d. h. die B-Funktion wird nach innen verschoben, erfährt also eine Kontraktion.

des Blütenvegetationskegels zu beobachten. Diesen Befunden wird im „Modell der verwischten Grenzen“ („fading borders model“) der Wirkungsorte der Gene A, B und C Rechnung getragen (Abb. 29g), das postuliert, dass in den Basalen Blütenpflanzen die Organidentität durch eine breite und überlappende Expression der Blütengene reguliert wird, wobei die Expression zu den Grenzen der Wirkungsweise hin schwächer wird.

Das A-B-C-D-E-Modell mit festgelegten Grenzen der Wirkungsorte der Gene (Abb. 29a) trifft also nur auf die Kern-Eudikotylen zu und dürfte den Endpunkt einer Entwicklungsreihe mit fließenden und überlappenden Wirkungsorten der Gene (Abb. 29g) darstellen. Mit anderen Worten: Das Muster der breiten Genexpression der homologen A-, B- und C-Gene ist ursprünglich und das A-B-C-Modell mit den definierten Grenzen der Wirkungsorte der Gene ist abgeleitet.

Bereits bei den Nacktsamern (Gymnospermen), also den Vorfahren der Blütenpflanzen (Bedecktsamer, Angiospermen), finden sich Homologe der floralen homöotischen Gene der Klassen B, C und D, wobei die ursprüngliche Funktion der B-Gene in der Differenzierung von männlichen (B-Gen-Expression „an“) bzw. weiblichen Reproduktionsorganen (B-Gen-Expression „aus“) liegt.

Aus phylogenetischer Sicht ergeben sich vier Schlussfolgerungen:

1. Das A-B-C-D-E-System der Blütenorganidentität lässt sich von einem älteren B-C-D-System ableiten.
2. Bei der Angiospermen-Evolution muss also eine Veränderung in der B-Funktion von der reinen Kontrolle der Geschlechtsbestimmung vielleicht über schon gefärbte Blütenblätter zur eindeutigen Spezifizierung der Kronblätter stattgefunden haben.
3. A- und E-Gene sind wohl in der Samenpflanzen-Evolution erst später als die B-, C- und D-Gene entstanden (wobei die Rolle der A-Gene noch nicht für alle Großgruppen gänzlich geklärt ist).
4. Da speziell die Gene der Klasse E für die eindeutige Bestimmung der Organidentität in allen Organkategorien nötig sind, scheint diesen eine Schlüsselrolle bei der Entstehung der angiospermen Zwitterblüten, die durch den Einschluss der Samenanlagen in Fruchtblättern charakterisiert sind, zuzukommen.



Die Möglichkeiten zu großen Veränderungen ergeben sich sicherlich aus den immer wieder stattgefundenen Genom-Duplikationen (Verdopplung des gesamten Erbguts), denen für die Differenzierung von Genfunktionen eine große evolutionäre Bedeutung zukommt (Jiao et al. 2011, Landis et al. 2018). Falls nach einer Genomverdoppelung beide Genkopien erhalten bleiben, gibt es mehrere Möglichkeiten für die Funktionsausprägung eines Gens, z. B. Neofunktionalisierung. Doppelt vorhandene Genkopien erlauben es der Pflanze, vorteilhafte Mutationen zu übernehmen und gleichzeitig eine ursprüngliche Kopie wichtiger Gene beizubehalten. Das ergibt eine „Spielwiese“ für neue Möglichkeiten und somit sind Genomduplikationen Biodiversitätsbeschleuniger!

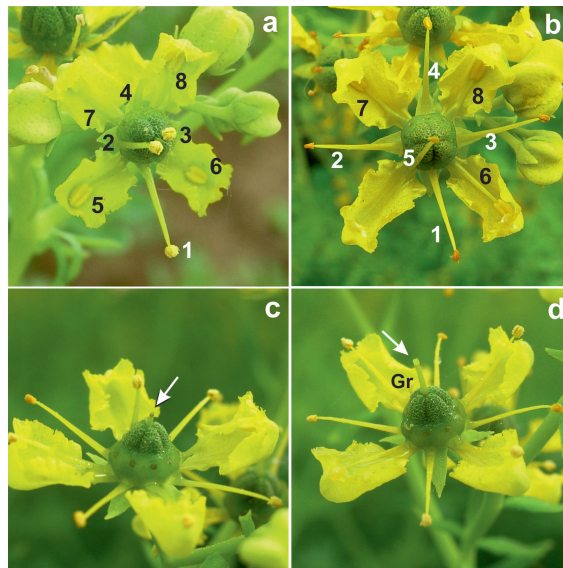
Unsere heutigen Erklärungen werfen aber weitere Fragen auf für weitere Forschungen: Was löst Genom-Duplikationen aus?

## 6 Ontogenien im unmittelbaren Zusammenhang mit einer Funktion

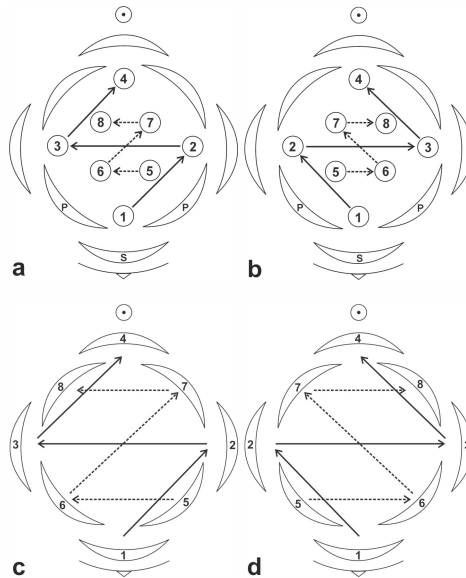
Schauen wir uns auf unseren Spaziergängen durch „Wald und Flur“ die Blüten der gerade blühenden Pflanzen mit Aufmerksamkeit (entspannter Hingabe!) an, wird uns ein Phänomen von weitreichender Bedeutung begegnen: Im Androeceum einer Blüte öffnen sich die Staubbeutel (Antheren), die normalerweise einem sogenannten Staubfaden (Filament) aufsitzen, nicht gleichzeitig, sondern nacheinander. Der Blütenstaub (die Pollenkörner) einer Blüte wird demnach portioniert abgegeben – ein ökonomisches Verhalten in der Freigabe der Pollenkörner für die Bestäubung etwa durch Insekten. Die portionierte Freigabe kann allgemein im Zusammenhang mit einer optimalen Anpassung an unterschiedlichste Witterungsverhältnisse und an nicht immer verlässliche Bestäuber interpretiert werden. Die Schädigung offener dargebotener Pollenkörner durch Regen (z. B. Platzen der Pollenkörner aus osmotischen Gründen) wird, betrachtet man die gesamte Pollenproduktion einer Blüte, minimiert; Pollenkörner, die sich noch in den geschlossenen Staubbeuteln befinden, werden weitgehend geschützt.

Besonders beeindruckend ist der Blühverlauf bei der Weinraute *Ruta graveolens* (Rutaceae). Die Blüten sind vormännlich (proterandrisch); auf eine männliche Blühphase, die unter normalen Bedingungen etwas mehr als zwei Tage dauert – bei schlechten Wetterbedingungen verzögert sie sich –, folgt eine weibliche Phase, indem sich der Griffel des Fruchtknotens streckt und am Ende eine reife Narbe bildet (erst jetzt können die auf ihr landenden Pollenkörner einen Schlauch bil-

den, um die Geschlechtszellen des männlichen Gametophyten zur Eizelle des weiblichen Gametophyten in der Samenanlage im Fruchtknoten zu transportieren). Die meisten Blüten sind aus fünf vierzähligen Kreisen aufgebaut (4 Kelch-, 4 Kronblätter, 4+4 Staubgefäße, 4-karpelliger Fruchtknoten). Beim Aufblühen (Beginn der männlichen Blühphase) sind alle acht Staubgefäße in der Blüte nach außen gespreizt. Das Portionierungsmuster startet sofort damit, dass durch einseitiges Wachstum der Staubfaden- (= Filament-) Basis eines über einem Kelchblatt positioniertes Staubgefäß aufgerichtet wird; die sich öffnende Anthere befindet sich jetzt über dem in Entwicklung begriffenen (also noch sterilen) Griffel. Dann erheben sich die drei weiteren über den Kelchblättern stehenden Staubgefäße sukzessive, während die jeweils vorausgegangenen durch ein umgekehrtes einseitiges Filamentwachstum wieder in Spreizlage versetzt werden. Durch die gegenläufig (einmal auf der Außenseite, einmal auf der Innenseite) sich abspielenden Wachs-



**Abbildung 30:** Sukzessive Staubbeutel-Präsentation bei der Weinraute (*Ruta graveolens*). Die Nummerierung der Staubgefäße entspricht der Sequenz der Bewegung bzw. Öffnung – a, Staubbeutel no. 2 kurz vor dem Zurückbiegen; Staubbeutel no. 3 kurz vor dem Erreichen der Pollen präsentierenden Position. – b, Staubbeutel no. 5 in Pollen präsentierender Position. – c, Blüte nach der männlichen Blühphase; der Griffel (Pfeil) beginnt sich zu strecken. – d, Blüte in der weiblichen Blühphase mit verlängertem Griffel (Gr) und empfängnisbereiter Narbe (Pfeil). Verändert aus Erbar et al. 2012.

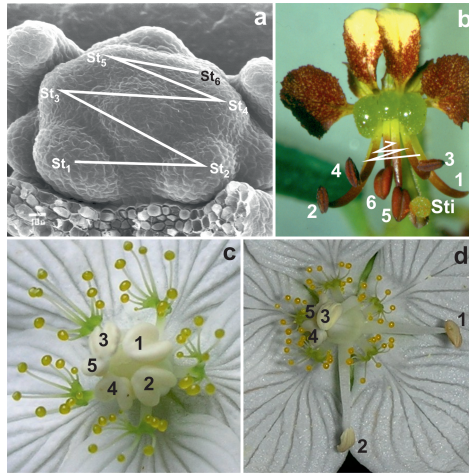


**Abbildung 31:** Entwicklungsdiagramme vierzähliger *Ruta*-Blüten. – a-b, Zickzack-Muster im Androeceum: rechtsherum (a) und linksherum beginnend (b). Durchgezogene Pfeile: Sequenz der über den Kelchblättern stehenden Staubgefäße; gestrichelte Pfeile markieren die Sequenz der über den Kronblättern befindlichen Staubgefäße. – c–d, Die entsprechenden Sequenzen in Kelch und Blumenkrone. P = Petalum (Kronblatt), S = Sepalum (Kelchblatt). Aus Erbar et al. 2012.

tumsprozesse an der Filamentbasis verlängert sich das Filament insgesamt. Das Portionierungsmuster gehorcht stets einer Zickzackfolge, die entweder links- oder rechtsherum verlaufen kann (siehe Abb. 30–31). Die über den Kronblättern stehenden Staubgefäße zeigen ebenfalls eine entsprechende Zickzackfolge und zwar gegenläufig zu jenen über den Kelchblättern.

Reiht man jüngste Entwicklungsstadien der Weinrautenblüte aneinander, so wird klar, dass nicht nur das Zickzackmuster in der Folge der Organanlagen im Androeceum, sondern auch in Kelch und Krone bereits manifestiert ist (siehe Abb. 3–10 in Erbar et al. 2012).

Nachdem alle acht Staubgefäße ihre zweite Spreizlage erreicht haben, beginnt die weibliche Blühphase (Abb. 30d). Es lässt sich immer wieder beobachten, dass am Ende der weiblichen Phase die Staubgefäße sich nochmals aufrichten; meist ist bereits der Fruchtknoten schon vergrößert und schickt sich an, in die Entwick-



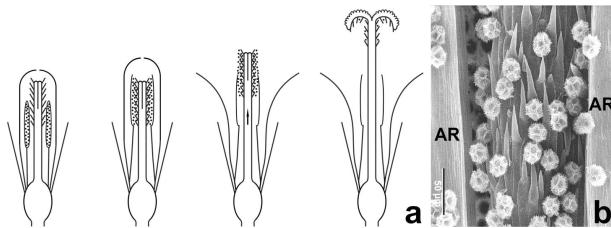
**Abbildung 32:** Sukzessive Staubbeutel-Präsentation. – a–b, Violette Spinnenpflanze *Cleome violacea* (Cleomaceae). Nummerierung der Staubgefäße entsprechend der Anlagen-Sequenz in der Blütenknospe (a) und der Antherenöffnungsfolge in einer adulten Blüte (b); zusätzlich ist das Zickzack-Muster durch eine entsprechende Linie verdeutlicht. – c–d, Studentenröschen *Parnassia palustris* (Parnassiaceae). – a, Blüte kurz vor dem Beginn der männlichen Blühphase; Nummerierung der Staubbeutel entsprechend der Größenabnahme und der vermuteten Öffnungsreihenfolge. – d, Staubbeutel no. 3 in der Pollen präsentierenden Position. Verändert aus Erbar et al. 2012.

lung zur Frucht überzugehen. Vielleicht versteckt sich hinter diesem Verhalten eine eventuelle Notfallsituation, nämlich ein letzter Versuch, falls eine Fremdbestäubung durch ein Insekt fehlgeschlagen ist, wenigstens eine Selbstbestäubung herbeizuführen, wenn diese auch weniger einträglich sein kann (Inzuchtdepression).

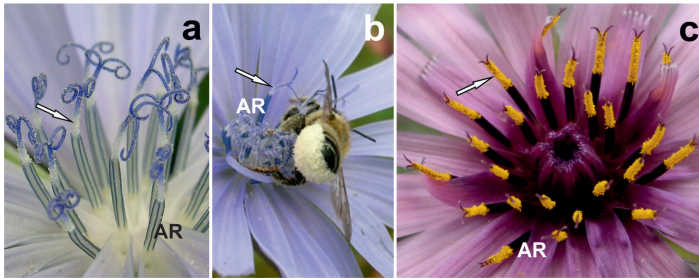
Zickzackmuster sowohl in der Anlagenfolge als auch im portionierten Verstäubungsverhalten finden sich auch in anderen Verwandtschaftsbereichen, wie etwa bei den mit den Kaperngewächsen (Capparaceae) verwandten Spinnenpflanzengewächsen (Cleomaceae) sowie den Herzblattgewächsen (Parnassiaceae; siehe Abb. 32).

Allgemein kann festgehalten werden, dass die „Reifungsfolge“ der Staubgefäße in der Regel ihrer Anlagenfolge entspricht. So kann beispielsweise in den hochpolymeren spiraligen Androeceen die männliche Phase durch viele Portionierungsschritte die Pollenverteilung raum-zeitlich gedehnt beziehungsweise aufgefächert werden, was letztlich zu einer Erhöhung der Rekombinationsrate führen kann.

Ein sparsamer Umgang mit den Pollenkörnern (Pollenkörner sind für die Pflanze „teure“ Produkte, da sie einerseits für die sexuelle Fortpflanzung benötigt werden und andererseits viele stickstoffreiche Proteine enthalten) gehört zu den wichtigsten Faktoren der Bestäubungsoptimierung. Er kann in vielen Fällen durch andere Mechanismen erreicht werden, nämlich durch die sogenannte **sekundäre Pollenpräsentation**. Immer wieder im System der Blütenpflanzen vorkommend, sind sie im obersten Stammbaumniveau, den Asterales, zur Regel geworden (Leins & Erbar 2006). Man versteht darunter, dass die Pollenkörner nicht direkt aus ihrem Bildungsort, den Staubbeuteln (Antheren), sondern über Hilfsstrukturen den bestäubenden Tieren zum Transfer dargeboten werden. Im Falle der Köpfchenblütler (Asteraceae) ist es der Griffel, der für die Pollenpräsentation in verschiedener Weise genutzt wird. Unabdingbar für die in den Köpfchenblütlern vorkommenden Mechanismen ist die für die Familie so charakteristische Antherenröhre, die aus fünf seitlich miteinander verklebten Staubbeuteln besteht. Die beiden häufigsten Mechanismen der sekundären Pollenpräsentation in den Asteraceae sind der Bürsten- und der Pumpmechanismus, die sich in der Anordnung von Haaren am Griffel und in der Position der Griffelspitze zum Zeitpunkt der Öffnung der Staubbeutel in der noch geschlossenen Blütenknospe unterscheiden. Der Bürstenmechanismus (Abb. 33a) ist typisch für die Unterfamilie Cichorioideae, zu denen etwa die Wegwarte (*Cichorium intybus*) und der Kopfsalat (*Lactuca sativa*) gehören. Für den einfachen aber effizienten Bürstenmechanismus wird die Antherenröhre vor dem Öffnen der Blüte durch Wachstum der Staubfäden bzw. der Staubgefäß-Kronblatt-Röhre (Stamen-Corollentubus) auf das gleiche Niveau wie



**Abbildung 33:** Der Bürstenmechanismus der sekundären Pollenpräsentation bei den Asteraceae. – a, In stark schematisierten Längsschnitten; von links nach rechts jeweils verschiedene Stadien von der noch geschlossenen Knospe bis zur weiblichen Blühphase. – b, Rainkohl *Lapsana communis*. Ausschnitt aus der Griffelbürste in der aufpräparierten Staubbeutelröhre (= Antherenröhre AR; rasterelektronenmikroskopisches Bild).

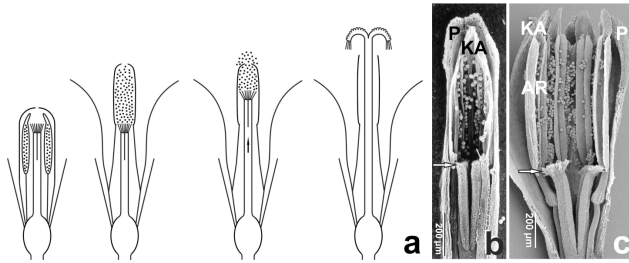


**Abbildung 34:** Das Pollenbürsten bei den Cichorieae (Asteraceae, Cichorioideae). – a–b, Wegwarte *Cichorium intybus*. – c, Roter Bocksbart *Tragopogon porrifolius*. Der Pollen wird außen am Griffel (Pfeile) über der Antherenröhre (AR) präsentiert.

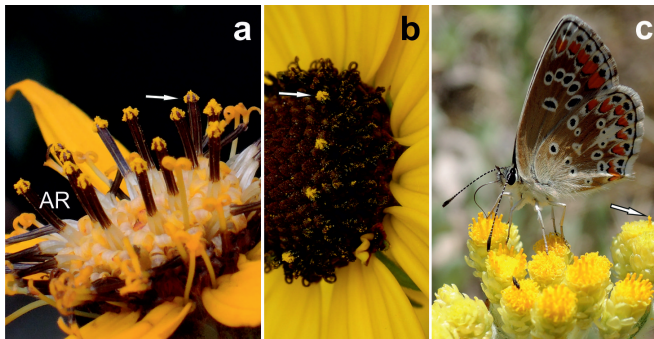
die „Fegehaarzone“ des Griffels gebracht, so dass diese in ihrer gesamten Länge den Innenraum der Röhre ausfüllt (Abb. 33b). Nach Öffnen der Antheren (nach innen zu) beginnt der Griffel sofort sich zu verlängern. Er bürstet dadurch die Pollenkörner aus der Röhre heraus, die dann in der männlichen Blühphase außen am Griffel präsentiert werden (Abb. 34). Durch Narbenspreizung wechselt später die Blüte in die weibliche Phase über.

Der größere Teil der Köpfchenblütler, die Asteroideae, zu denen Gänseblümchen (*Bellis*) und Sonnenblume (*Helianthus*) gehören, weist überwiegend einen sogenannten Pumpmechanismus auf (Abb. 35a). Vor der Anthese wird durch Verlängerung der Filamente bzw. des Stamen-Corollentubus die Antherenröhre über die Griffelspitze gehoben (Abb. 35b–c). Zu Beginn der Anthese verschließt somit die Griffelspitze die Antherenröhre nach unten zu, so dass die in die Röhre entlassenen Pollenkörner nicht herausfallen können. Als Kolben wirkend schiebt der sich verlängernde Griffel, der nur an seinen beiden Narbenspitzen Fegehaare trägt (Abb. 35b–c), den Pollen vor sich her. Letzterer tritt am oberen Röhrende aus (Abb. 36) und kann nun Portion für Portion von den Blütenbesuchern aufgenommen werden. Zu einer feineren Portionierung kommt es zusätzlich dadurch, dass die für die gesamte Familie der Köpfchenblütler charakteristischen dreieckigen Anhängsel an den Antherenspitzen (Konnektivanhängsel) so zusammenneigen, dass die Pollenkörner nur an den fünf Schlitzen zwischen diesen austreten können: Kleine Sterne leuchten dem Betrachter entgegen (Abb. 36a–b).

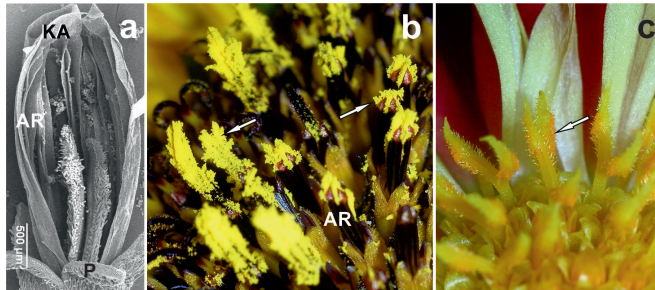
Es gibt auch die Kombination von Pumpen und Bürsten, etwa bei den Sonnenblumen (*Helianthus*) oder den Dahlien (*Dahlia*). Lange, behaarte Griffelanhängsel



**Abbildung 35:** Der Pumpmechanismus der sekundären Pollenpräsentation bei den Asteraceae. – a, In stark schematisierten Längsschnitten; von links nach rechts jeweils verschiedene Stadien von der noch geschlossenen Knospe bis zur weiblichen Blühphase. – b, Lage der Griffelspitze kurz vor Beginn des Pollenpumpens beim Greiskraut *Senecio vulgaris*; die Pollenkörner sind schon in die Antherenröhre abgegeben. Der Pfeil weist auf die Griffelspitze, die sich in Höhe der Basis der Antherenröhre befindet. In der aufgeschnittenen Antherenröhre finden sich präparationsbedingt nur noch wenige Pollenkörner (rasterelektronenmikroskopisches Bild). – c, Etwas jüngeres Stadium beim Frühlings-Greiskraut *Senecio vernalis*; die Pollensäcke beginnen sich gerade erst zu öffnen. Ein Staubgefäß wurde entfernt und die Antherenröhre (AR) aufgeklappt, um die Öffnung der Pollensäcke zu demonstrieren. Griffelschenkel mit endständigen Haaren sowie die dreieckigen Anhängsel an den Antherenspitzen (Konnektivanhängsel, KA) sind wichtig für einen reinen Pumpmechanismus (die Konnektivanhängsel dienen hier einer Feinportionierung).



**Abbildung 36:** Das Pollenpumpen bei den Asteroideae (Asteraceae). – a, Gezählter Goldkolben *Ligularia dentata*. – b, Schwachfilziger Sonnenhut *Rudbeckia subtomentosa*. – c, Sand-Strohblume *Helichrysum arenarium*. Pfeile weisen auf Pollenhäufchen an der Spitze der Antherenröhren (AR). Durch die zusammenneigenden apikalen dreieckigen Konnektivanhängsel entstehen fünf Spalten, durch die die Pollenkörner „sternförmig“ wie aus einer Garniertülle herausgedrückt und dadurch feinportioniert den Bestäubern präsentiert werden.



**Abbildung 37:** Die Kombination von Pump- und Bürstenmechanismus bei den Asteroideae (Asteraceae). – a, Gewöhnliche Sonnenblume *Helianthus annuus*. – b, Knollige Sonnenblume oder Topinambur *Helianthus tuberosus*. – c, Garten-Dahlie *Dahlia hortensis*. – a, Zum Zeitpunkt der Antherenöffnung befindet sich der behaarte Teil des Griffels im unteren Teil der Antherenröhre. Ein Teil der Pollenkörner wird in den oberen Teil der Antherenröhre abgegeben. – b, Durch Griffelwachstum werden die Pollenkörner aus dem oberen Teil der Antherenröhre, wie beim Pumpmechanismus, zwischen den dreieckigen Konnektivanhängseln „sternförmig“ aus der Antherenröhre herausgedrückt (Pfeil im rechten Teil des Bildes). In älteren Stadien der männlichen Blühphase werden die Pollenkörner, die von den Griffelhaaren aus den Antheren herausgebürstet wurden, außen am Griffel präsentiert (Pfeil in linker Bildseite). – c, Pfeil weist auf Pollenkörner am haarigen Griffelabschnitt. AR = Antherenröhre, KA = Konnektivanhängsel, P = Petalum (Kronzipfel).

ragen zum Zeitpunkt der Staubbeutelöffnung in die Antherenröhre hinein. Beim anschließenden Griffelwachstum wird ein Teil der Pollenkörner aus der Antherenröhre gepumpt, ein Teil wird gebürstet (Abb. 37).

Die Größe der Pollenportion ist u. a. mit dem Bestäuberspektrum korreliert. Ein großes Spektrum an Bestäubern wie Käfer, Bienen, Wespen, Fliegen und Schmetterlinge, die auf den offenen Blütenständen der Köpfchenblütler häufig anzutreffen sind, könnte zu einem beträchtlichen Pollenverlust führen, da einige dieser Insekten unzuverlässig sind, was den wiederholten Besuch der gleichen Pflanzenart betrifft. Ein Pollenverlust wird jedoch durch eine Limitierung der Pollenmenge, die eine einzelne Blüte gerade anbietet, reduziert.

## 7 Abschließende Bemerkungen

Strukturelle Entwicklungen von und in Organismen gründen sich auf differenzierende Wachstumsprozesse, zeichnen sich also durch Veränderungen in einem bestimmten zeitlichen Ablauf aus. Wenn die beiden Autoren dieses Artikels sich



auf die Formulierung des Textes einlassen, strapazieren sie verschiedene Areale ihrer linken Großhirnrinde, die die Sprachverarbeitung steuern: Wortwahl, Satzbau, Semantik, Kontrolle. Es sind die Synapsen, die Schaltstellen zweier Nervenzellen – bestehend aus einer Präsynapse (Senderhälfte) und einer Postsynapse (Empfängerhälfte) –, in denen richtungsorientiert Erregungen in die Nachbarzelle (Empfängerhälfte der Synapse = Postsynapse) in Form von mit Neurotransmittern gefüllten Vesikeln sich in den Zwischenraum der beiden Synapsenhälften (synaptischer Spalt) ergießen und die Neurotransmitter zum Andocken an Rezeptoren der Nachbarzelle (Postsynapse) präsentieren. Dieser Vorgang (Exocytose) dauert weniger als eine Millisekunde. Das dürfte wohl der schnellste strukturelle Prozess sein, der in unserem Körper stattfindet. Unser Körper selbst, umgeben von dem größten Organ, nämlich der Haut, die alle Innereien von der Außenwelt abschirmt und deren äußere Schicht (die Hornhaut oder Epidermis) sich durchschnittlich alle 28 Tage durch Zellteilungen im Stratum germinativum erneuert (nach außen zu werden die Abkömmlinge nach und nach verhornt und abgeschilfert), macht in seiner Gesamtheit eine über Jahre hinweg dauernde Entwicklung mit, von der Embryo-, Säuglings-, und Kindheitsphase, über die Pubertät zur Erwachsenen- (geschlechtsreifen) Phase, die schließlich in die Altersphase mündet. All diese Phasen sind begleitet von äußerst komplexen hinter- und ineinander geschachtelten Prozessen.

*„Wenn wir ... die Erde von einem Kirchhofe nehmen, so nehmen wir die Theile, welche Menschen ausgemacht haben, und von Menschen in Erde verwandelt sind; führen wir dieselbe auf unsre Kohlgärten, und setzen Kohlpflanzen hinein, so bekommen wir Kohlköpfe statt Menschenköpfe; werden diese Kohlköpfe wiederum von Menschen gegessen, so verwandeln sie sich in Theile derselben. Auf diese Art essen wir unsere Todten, und sie bekommen uns wohl; ich meines Theils aber gestehe gern, daß ich, wenn ich es wüste, daß ich solchergestalt meinen oder eines anderen Großvater essen sollte, an dergleichen Kohl nicht gerne gehen würde, ich müste dann sehr starken Appetit haben.“* Linné 1745 (Übersetzung von 1765)

Diese Zeilen finden wir bei Carl von Linné im Bericht zu seiner Reise im Jahre 1741 durch Westgotland. Er stellt damit den Bezug der toten Organismen zu einem „Quasi-Gleichgewicht“ zwischen Produzenten (grüne Pflanzen), Konsumenten und

Destruenten (z. B. Mikroorganismen) her, das wir heute als Ökosystem bezeichnen. Mit den Ökosystemen haben wir wieder ineinander geschachtelte, über **längere** Zeiträume veränderliche (etwa durch Klimawandel), also nur vorübergehend abgrenzbare Komplexe vor uns. Sie ordnen sich in die unzähligen Veränderlichkeiten von Allem ein.

***Panta rhei*** – Alles fließt – eine Aussage, die dem antiken Philosophen Heraklit von Ephesos (um 500 v. Chr.), über dessen Denkweise nur Fragmente überliefert sind, zugeordnet wird, verwickelt uns in eine hoch spannende Frage: Steckt hinter der ständigen Veränderung ein unbewegter Bewegter oder ist die Bewegtheit selbst das wahre Sein, das Zufälle nach einem ökonomischen „Schöpfungsprinzip“, nämlich der Optimierung hinsichtlich des Zwecks und der Funktionalität durch Konkurrenzdruck, selektiert?

Die Frage bewegt die Köpfe von Philosophen bis zum heutigen Tag und wird sie, solange es Köpfe gibt, weiterhin bewegen, auch wenn letztere zuweilen nur ein Sandkorn in der Wüste in Bewegung zu setzen vermögen. Allemal ist es vergnüglich, sich „dem lebendigen Geist“<sup>6</sup> unter dem Motto „Semper Apertus“<sup>7</sup> hinzugeben.

## Literatur

- Coen, E.S. & Meyerowitz, E.M. 1991: The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. – *Nature* **353**: 31–37.
- Cronauer, J. 2007: Blütenontogenetische Untersuchungen an den Vertretern der ehemaligen Scrophulariaceae: *Gratiola* und *Bacopa*. – Staatsexamensarbeit Universität Heidelberg, unpubl.
- Erbar, C. 1991: Symptety – a systematic character? – *Bot. Jahrb. Syst.* **112**: 417–451.
- Erbar, C. 1997: Fieberklee und Seekanne - Enzian- oder Aster-verwandt? Zur Blütenentwicklung und systematischen Stellung der Menyanthaceae. – *Bot. Jahrb. Syst.* **119**: 115–135.

<sup>6</sup> Von Friedrich Gundolf formulierte Widmung des Neuen Universitätsgebäudes, 1930 errichtet durch amerikanische Spenden auf Initiative des US-Botschafters Jacob Gould Schurmann, ehemaliger Student in Heidelberg.

<sup>7</sup> Motto der Universität Heidelberg.

- Erbar, C. 2007: Current opinions in flower development and the evo-devo approach in plant phylogeny. – *Pl. Syst. Evol.* **269**: 107–132.
- Erbar, C. 2010: Floral organ determination and ontogenetical patterns during Angiosperm evolution. – *Int. J. Plant Dev. Biol.* **4** (Special Issue): 1–16.
- Erbar, C. & Leins, P. 1988: Blütenentwicklungsgeschichtliche Studien an *Aralia* und *Hedera* (Araliaceae). – *Flora* **180**: 391–406.
- Erbar, C. & Leins, P. 2004: Sympetaly in Apiales (Apiaceae, Araliaceae, Pittosporaceae). – *S. Afr. J. Bot.* **70**: 459–468.
- Erbar, C. & Leins, P. 2011: Synopsis of some important, non-DNA character states in the asterids with special reference to sympetaly. – *Plant Div. Evol.* **129**: 93–123.
- Erbar, C. & Leins, P. 2019: Ästhetische Ökonomie in der Gestalt der Pflanzen – HDJBO **4**: 39–90. doi:10.17885/heiup.hdjbo.2019.0.24006.
- Erbar, C., Franz, C. & Leins, P. 2012: Recent investigations on the pattern of pollen portioning in *Ruta graveolens* (Rutaceae). – *Plant Div. Evol.* **130**: 159–177.
- Jiao, Y., Wickett, N.J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A.S., Landherr, L., Ralph, P.E., Tomsho, L.P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P.S., Soltis, D.E., Clifton, S.W., Schlarbaum, S.E., Schuster, S.C., Ma, H., Leebens-Mack, J. & dePamphilis, C.W. 2011: Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. – *Nature* **473**: 97–100. doi:10.1038/nature09916.
- Landis, J.B., Soltis, D.E., Li, Z., Marx, H.E., Barker, M.S., Tank, D.C. & Soltis, P.S. 2018: Impact of whole-genome duplication events on diversification rates in angiosperms. – *Amer. J. Bot.* **105**: 348–363.
- Leins, P. & Erbar, C. 1985: Zur frühen Entwicklungsgeschichte des Apiaceen-Gynoeceums. Ein Beitrag zur Entmythologisierung des unterständigen Fruchtknotens. – *Bot. Jahrb. Syst.* **106**: 53–60.
- Leins, P. & Erbar, C. 2006: Secondary pollen presentation syndromes of the Asterales – a phylogenetic perspective. – *Bot. Jahrb. Syst.* **127**: 83–103.
- 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. 2018: Bäume und Sträucher in Frühjahr und Sommer erkennen. Bebilderte Steckbriefe und allerlei Begleitgeschichten aus Biologie, Mythologie und Verwendbarkeit. – Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Linné, C. von 1745: Reisen durch Oeland und Westgothland. – Aus dem Schwedischen übersetzt von D.C.D. Schreber 1765 (Teil: Westgothland). – Halle: Curts.

- Merxmüller, H. 1972: Systematic botany – an unachieved synthesis. – Biol. J. Linn. Soc. **4**: 311–321.
- Payer, J.-B. 1857: Traité d'organogénie comparée de la fleur. – Paris: Masson.
- Sattler, R. 1973: Organogenesis of flowers: a photographic text atlas. – Toronto & Buffalo: Univ. of Toronto Press.
- Schleiden, M.J. 1846: Grundzüge der wissenschaftliche Botanik 2. Teil. 2. Aufl. – Leipzig: W. Engelmann.
- Zimmermann, W. 1934: Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* I-III. – Flora **129**: 158–234.
- Zimmermann, W. 1961: Zur Phylogenie der Urlandpflanzen. – Ber. Geol. Ges. **6**: 348–367.
- Zimmermann, W. 1966: Kritische Beiträge zu einigen biologischen Problemen. VII. Die Hologenie. – Z. Pflanzenphysiol. **54**: 125–144.
- Zimmermann, W. 1968: Evolution und Naturphilosophie. – Berlin: Duncker & Humblot.

## 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](mailto:erle@urz.uni-heidelberg.de)

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

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