

Morphologie und Anatomie

Blüten und Blütenständen

1 Einleitung

Die Blüte der Bedecktsamer (Angiospermen) repräsentiert einen mehr oder weniger **stark gestauchten Seitenspross** (Kurztrieb) oder **Sprossabschnitt** mit stark eingeschränkter Entwicklungsfähigkeit. Dieser trägt umgewandelte Blattoorgane, welche der Fortpflanzung dienen. Dieser Kurztrieb beendet nach der Ausbildung der Staub- und Fruchtblätter sein Wachstum. Meistens sind Staub- und Fruchtblätter einer Blüte von einer sterilen Hülle (**Blütenblätter**) umgeben. In einer Blüte ist die Abfolge der einzelnen Blütenorgane strikt festgelegt. Auf die sterile Hülle folgen die pollenproduzierenden **Staubblätter (Stamen)**, darauf die **Fruchtblätter (Karpelle)**, die die Samenanlagen tragen. Innerhalb einer Blüte können einzelne Strukturen zwar fehlen, ihre Reihenfolge ist jedoch nie vertauscht. Besonders bei windblütigen Arten (z.B. *Juglans* - Walnuss) ist die sterile Hülle oft nur rudimentär ausgebildet oder fehlt gänzlich. Bei einer getrenntgeschlechtlichen, **diözischen** Verteilung der Geschlechter gibt es entweder funktionell rein männliche Blüten, in denen ausschließlich Staubblätter gebildet werden und die weiblichen Fruchtblätter fehlen oder nur rudimentär und funktionslos vorhanden sind. In den rein weiblichen Blüten fehlen hingegen die Staubblätter oder sie sind zu sterilen **Staminodien** umgewandelt.

2 Ursprung der zwittrigen Angiospermenblüte

Über den Ursprung der zwittrigen Angiospermenblüte gibt es zwei konkurrierende Hypothesen. 1. Der **Euanthientheorie** folgend, repräsentiert die Zwitterblüte der Angiospermen einen einachsigen/unverzweigten Sporophyllstand, bestehend aus männlichen, Pollen produzierenden **Mikrosporophyllen** (Staubblättern) und weiblichen, die Samenanlagen tragenden und umschließenden **Makrosporophyllen** (Fruchtblättern). 2. Nach der **Pseudanthientheorie** von WETTSTEIN (1935) handelt es sich bei den Zwitterblüten der Angiospermen um ein ehemals stark verzweigtes Achsensystem, dessen Achsen jedoch in den Zwitterblüten der rezenten Arten stark

reduziert sind. Hier wird davon ausgegangen, dass sich perianthlose Mikro- sowie Makrosporangien in terminaler Position an den Achsen befunden haben. Demzufolge handelte es sich auch bei den Zwitterblüten der heutigen Arten um verzweigte, wenn auch stark reduzierte Blütenstände. Ausgehend von WETTSTEIN's ursprünglicher Hypothese gibt es mittlerweile einige Abwandlungen. So schlägt LAM (1950) für die Zwitterblüten zwei Typen vor. Das sind zum einen **phyllospore Blüten**, bei denen die Sporangien randständig an Sporophyllen stünden (blattbürtig) und die **stachyosporen Blüten**, bei denen die Sporangien ährenartig unmittelbar an Sprossachsen und nicht an Blättern inserierten (sprossbürtig).

3 Blütenstruktur

3.1 Das A-B-C-D-E-Modell

In den Bedecktsamern lässt sich die Zwitterblüte mit einer gegliederten Blütenhülle in vier "Organe" unterteilen. Das sind zum einen die sterilen Blätter der Blütenhülle, also die Kelch- und Kronblätter, die in der Blütenperipherie ausgebildet werden und zum anderen die fertilen Blätter im Blüteninneren, die pollenproduzierenden Staubblätter und Samenanlagen tragenden Fruchtblätter. Die Determination dieser vier Blütenorgane beruht auf einem **komplexen Zusammenspiel von homöotischen Genen**. Derzeit geht man davon aus, dass die Determination der Blütenorgane auf einem Zusammenspiel von fünf Genklassen beruht, das weithin als das **A-B-C-** bzw. **A-B-C-D-E-Modell** bezeichnet wird. Es wird vermutet, dass Gene der Klasse A für die Determination des Kelches verantwortlich sind, Gene aus den Klassen A & B zusammen für die der Krone, Gene aus den Klassen B & C zusammen für die Staubgefäße, Gene aus der Klasse C für die der Fruchtblätter und die der Klasse D für die Determination der Samenanlagen. Die Gene der Klasse E weisen eine Schlüsselfunktion für die Entstehung der Zwitterblüten in den Bedecktsamern auf. Die Identität des jeweiligen Blütenorgans wird auf der Funktion einer einzelnen Genklasse, aber auch durch Expressionsüberlagerung von zwei Genklassen bestimmt wird.

3.2 Blütenhülle

Die sterile Blütenhülle kann artspezifisch **gegliedert** oder **ungegliedert** sein. Die ungegliederte Blütenhülle wird als **Perigon** bezeichnet, in dem keine Unterteilung in

Kelch- und Kronblätter erkennbar ist. In einem Perigon werden die einzelnen Blütenhüllblätter als **Tepalen** (sing. Tepalum) bezeichnet. Es stellt innerhalb der Blütenpflanzen ein ursprüngliches Merkmal dar, das z.B. bei *Magnolia* (Magnolien) und *Calycanthus* (Gewürzstrauch) auch heute noch vorhanden ist.

Bei einer in Kelch- und Kronblätter gegliederten Blütenhülle spricht man von einem **Perianth**. Die Kelchblätter (**Sepalen**, sing. **Sepalum**) sind hierbei meist kleiner und unauffälliger gefärbt als die Kronblätter. Die Hauptfunktion der Kelchblätter ist der Schutz der Blüte. In selteneren Fällen können sie, wenn sie entsprechend gestaltet und gefärbt sind, auch eine Schauwirkung für bestäubende Insekten darstellen. Die Kronblätter (**Petalen**, sing. **Petalum**) sind in der Regel deutlich größer als die Kelchblätter und vor allem auffallend gefärbt. Deren Hauptfunktion besteht in der Anlockung von Bestäubern. Die Farbe der Kronblätter spielt hierbei eine wichtige Rolle. So werden z.B. rote Blüten überwiegend von Vögeln bestäubt (z.B. *Passiflora vitifolia* - Weinblättrige Passionsblume).

Die Kelch- und Kronblätter können frei (**choripetal**) oder auch verwachsen (**sympetal**) sein und eine Kelch- oder Kronblattröhre ausbilden. In seltenen Fällen können auch Kelch- und Kronblätter miteinander zu einem **Hypanthium** verwachsen sein, einer röhrenartigen Struktur, die nur im distalen Bereich freie Endabschnitte aufweist, wie dies z.B. bei der Nachtkerze (*Oenothera*) der Fall ist.

Bei einigen Arten ist zwischen der Blütenhülle und den Staubblättern eine zusätzliche auffallend gefärbte und gestaltete Struktur ausgebildet, die als Nebenkron (**Paracorolla**) bezeichnet wird und z.B. typisch für die Gattung *Narcissus* (Narzisse) und viele Vertreter der Gattung *Passiflora* (Passionsblume) ist. Betrachtet man in Narzissenblüten die Insertion der Staubgefäße, so alterniert der äußere Kreis der Staubblätter zum inneren Kreis der Blütenhüllblätter. Somit schließen also beide Kreise, der Alternanz- und Äquidistanzregel folgend, ordnungsgemäß aneinander an. Demzufolge kann die Nebenkron keinen eigenen Kreis darstellen. Es stehen sich daher zwei konkurrierende Hypothesen über die tatsächliche morphologische Identität der Paracorolla gegenüber: 1. Die Paracorolla ist ein ventraler (bauchseitiger) Anhang des inneren Perigonblattkreises; 2. Die Paracorolla ist ein dorsaler (rückseitiger) Anhang des Androeceums (Gesamtheit aller Staubblätter einer Blüte).

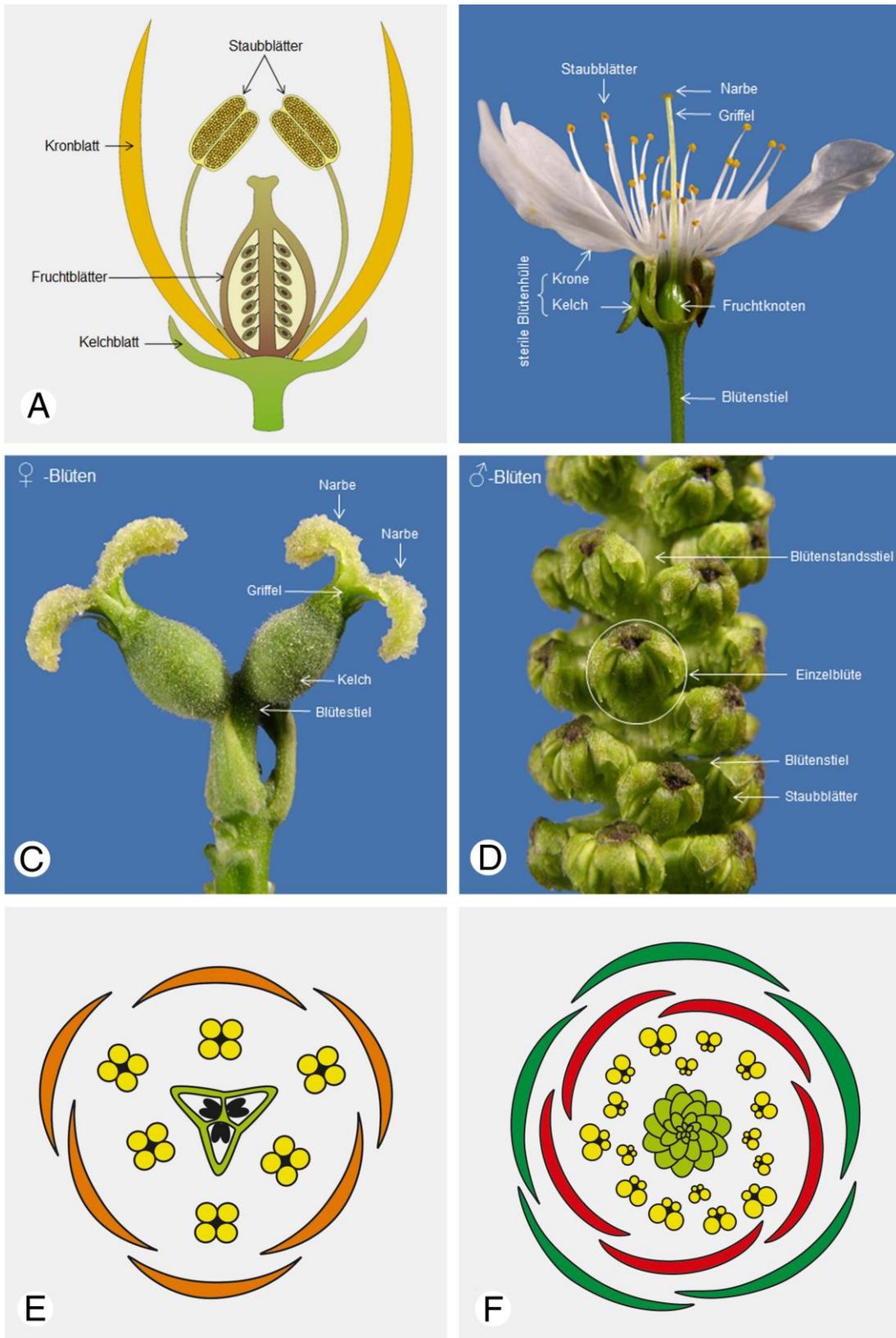


Abb. 1: Blütenstruktur; **A:** Die Blüte ist ein Spross mit begrenztem Wachstums, dessen Organe der Fortpflanzung dienen; eine Blüte ist eine morphologische Einheit; Kelch und Krone bilden die Blütenhülle; Staubblätter dienen der Pollenproduktion; Fruchtblätter bilden die Samenanlagen; **B:** Zwitterblüte von *Prunus avium* (Vogel-Kirsche); Staub- & Fruchtblätter zusammen in einer Blüte; **C & D:** Einige Bedecktsamer sind sekundär zur Windbestäubung übergegangen und haben getrenntgeschlechtliche Blüten entwickelt; *Juglans regia* (Walnuss); **C:** Weibliche Blüten; ausschließlich mit Fruchtblättern; **D:** Männliche Blüten nur mit Staubblättern; Blütenhülle nur rudimentär ausgebildet (Anpassung an Windbestäubung); **E & F:** Perigon vs. Perianth; zahlreiche Angiospermen weisen eine auffällig gestaltete Blütenhülle zur Verstärkung des Schauapparats auf; Anpassung an Tierbestäubung; **E:** Ist die Blütenhülle nicht in Kelch und Krone gegliedert, spricht man von einem Perigon; **F:** Ist die Blütenhülle in Kelch und Krone gegliedert, liegt ein Perianth vor.

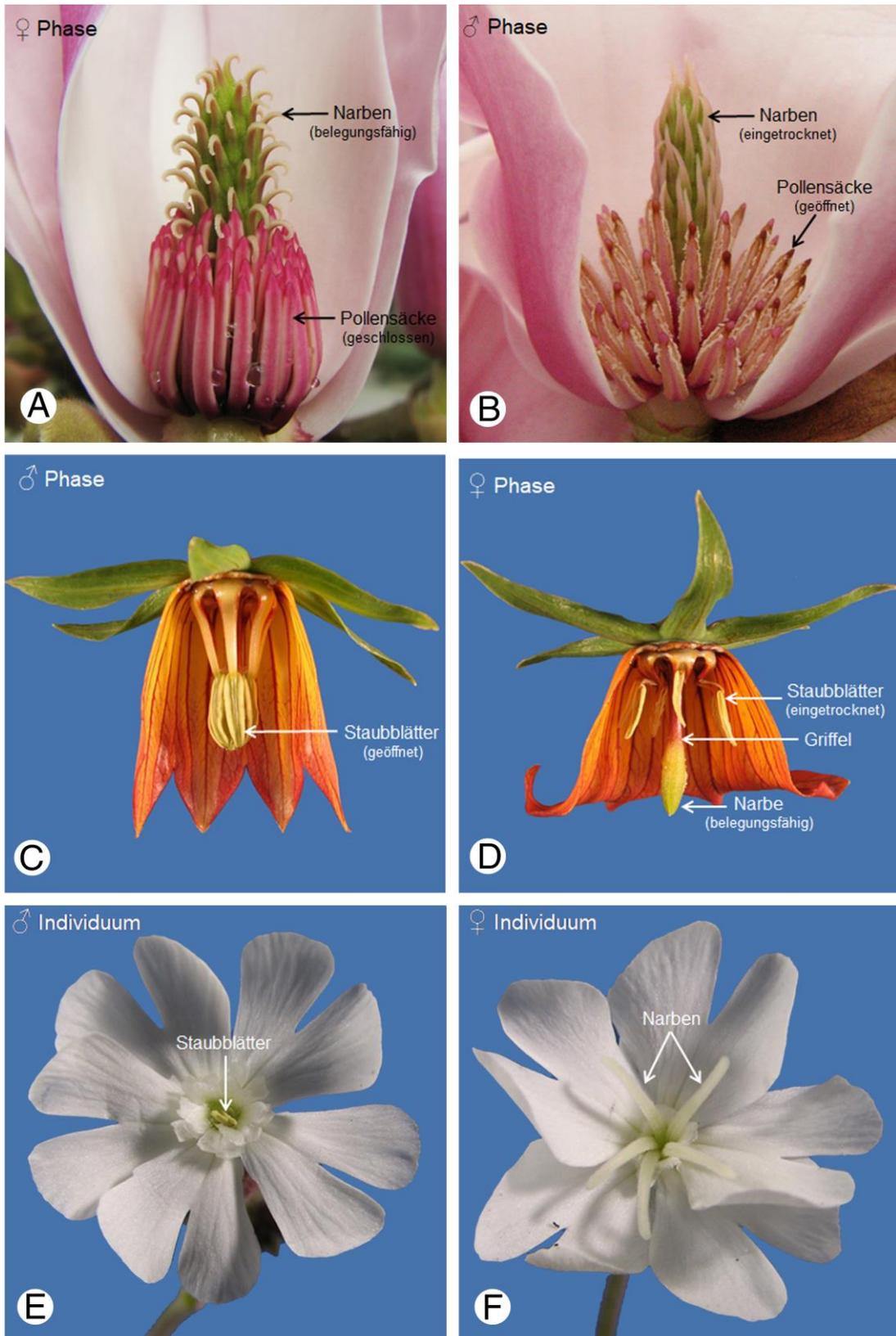


Abb. 2: Verhinderung von Selbstbestäubung durch zeitliche (Dichogamie) und räumliche (Herkogamie) Trennung von männlichen und weiblichen reproduktiven Strukturen; **A & B:** Protogynie (Vorweiblichkeit); Narbe belegungsfähig, bevor(!) der Pollen freigesetzt wird; *Magnolia x soulangeana* (Tulpen-Magnolie); **C & D:** Protandrie (Vormännlichkeit); Pollen wird freigesetzt, bevor(!) die Narbe zugänglich ist; *Canarina canariensis* (Kanaren-Glockenblume); **E & F:** Diözie (Zweihäusigkeit); Ausbildung eingeschlechtlicher Blüten bzw. Individuen, die funktionell entweder rein "männlich" oder rein "weiblich" sind; *Silene latifolia* (Weiße Lichtnelke).

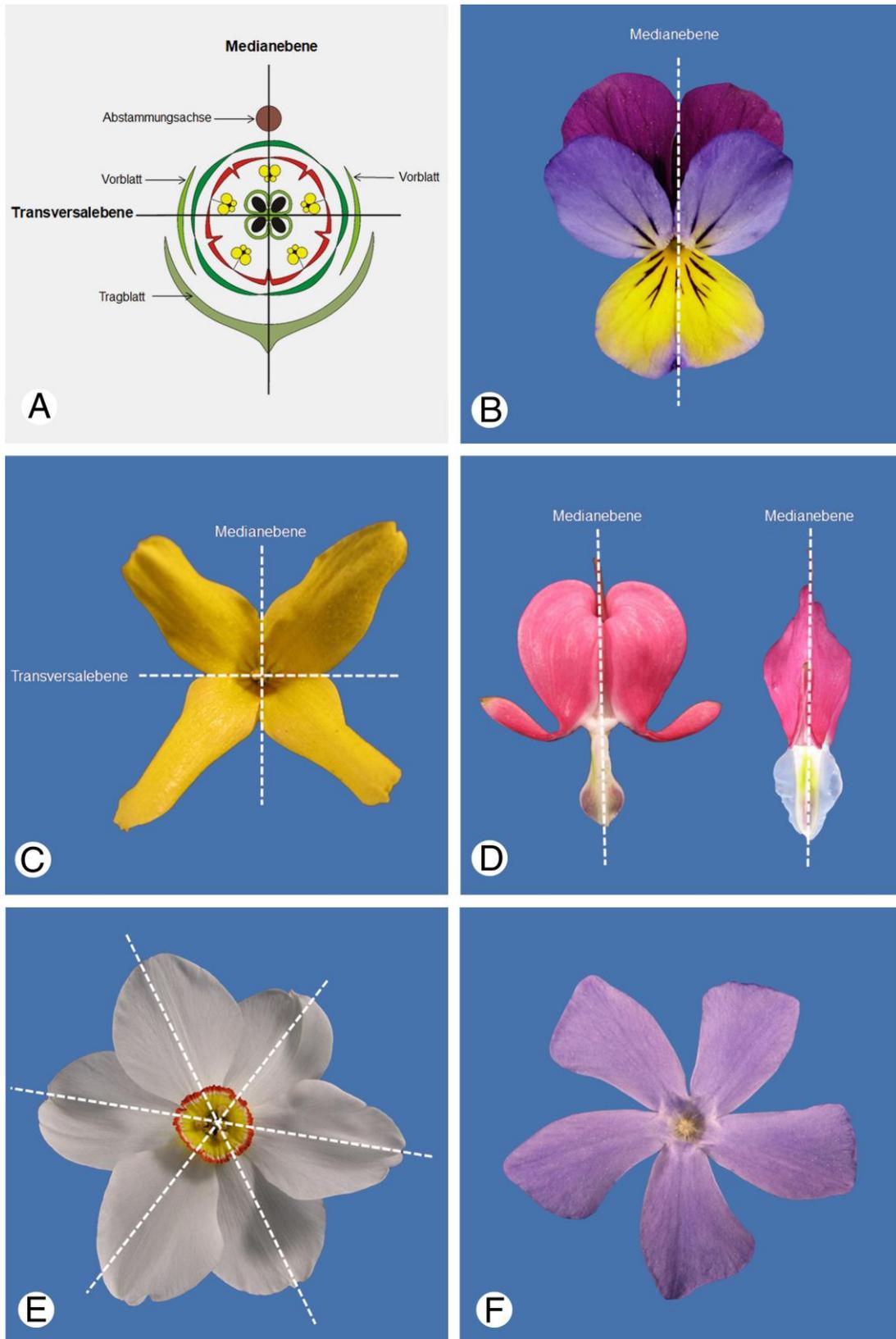


Abb. 3: Blütensymmetrie; **A:** Blüten mit 2 Symmetrieebenen; Medianebene - teilt die Abstammungsachse und das Tragblatt; Transversalebene - teilt die beiden die beide Vorblätter; Beurteilung der Blütensymmetrie in der Regel aufgrund der sterilen Blütenhülle (Kelch- und Kronblätter), teilweise nur aufgrund der Kronblätter; Staub- und Fruchtblätter spielen hierbei eine untergeordnete Rolle; **B:** Zygomorphie; nur eine Spiegelebene vorhanden; Drehwinkel 360°; *Viola tricolor* (Wildes Stiefmütterchen); **C:** Disymmetrie; 2 Spiegelebenen; Drehwinkel 180°; *Forsythia xintermedia* (Forsythie); **D:** Sonderform der Disymmetrie; 2 mediane Spiegelebenen; jeweils eine in der frontalen und eine in der lateralen Ebene; die Blüte muss dazu um 180° um die eigene Achse gedreht werden; eine transversale Spiegelebene fehlt; *Dicentra spectabilis* (Tränendes Herz); **E:** Radiärsymmetrie; mehr als 2 Symmetrieebenen; Drehwinkel abhängig von der Anzahl der Kronblätter, *Narcissus poeticus* (Dichter-Narzisse); **F:** Drehsymmetrie; aufgrund der in sich gedrehten, asymmetrischen Kronblätter keine Symmetrieebene; *Vinca minor* (Kleines Immergrün).

Zur phylogenetischen Ableitung der sterilen Blütenhülle gibt es unterschiedliche Erklärungsansätze. 1. Der Kelch könnte aus Hochblättern und die Krone aus umgewandelten, sterilen Staubblättern hervorgegangen sein. 2. Kelch und Krone lassen sich aus umgewandelten Laub- bzw. Hochblättern ableiten, welche nachträglich unmittelbar unter das Androeceum gerückt sind. 3. Kelch und Krone sind allein aus umgewandelten, steril gewordenen Staubblättern hervorgegangen. 4. Der Kelch wird als von Hochblättern abgeleitet betrachtet. Die Krone soll verschiedenen Ursprungs sein, so z.B. aus Nebenblättern oder Blattanhängen der Kelchblätter. Diese Hypothese ist jedoch schon lange nicht mehr haltbar (WEBERLING, 1981).

3.3 Staubblätter (Mikrosporophylle)

Die Staubblätter sind die **männlichen reproduktiven Strukturen** in der Angiospermenblüte, die unmittelbar auf die Blütenhülle folgen. Die Gesamtheit aller Staubblätter einer Blüte wird als **Androeceum** bezeichnet. Die Staubblätter stehen immer entsprechend der Alternanz- und Äquidistanzregel alternierend zu den Blütenhüllblättern. Bei einigen Arten sind die Staubblätter nachträglich aufgespalten und büschelartig ausgebildet. Diese **sekundäre Polyandrie** ist z.B. typisch für *Hypericum* (Johanniskraut) und *Callistemon* (Pfeifenputzerstrauch).

Das einzelne Staubblatt baut sich aus einem kleinen Stiel, dem Staubfaden (**Filament**), sowie den verwachsenen Staubbeuteln (**Antheren**) auf. Das Verbindungsstück, das das Filament mit den Antheren verbindet, wird **Konnektiv** genannt. Bei den meisten Arten sind die Antheren aus zwei **Theken** aufgebaut (**bithecat**). Diese bestehen wiederum aus zwei miteinander verwachsenen **Pollensäcken** (Mikrosporangien), sodass je Staubblatt vier Mikrosporangien ausgebildet werden (**tetrasporangiat**). Im Querschnitt durch ein Mikrosporangium ist der mehrschichtige (**eusporangiate**) Aufbau der Sporangienwand zu erkennen. Unter der **Epidermis**, dem äußeren Abschlussgewebe, schließt sich eine Zellschicht an, die relativ große Zellen mit deutlichen radialen Wandverstärkungen aufweist. Diese Schicht wird als Faserschicht (**Endothecium**) bezeichnet. Dem Endothecium schließt sich nach innen eine weitere Zellschicht an (**Schwundschicht**) die zum Zeitpunkt der Pollenreife oft nicht mehr vorhanden ist. Die innerste Zellschicht ist

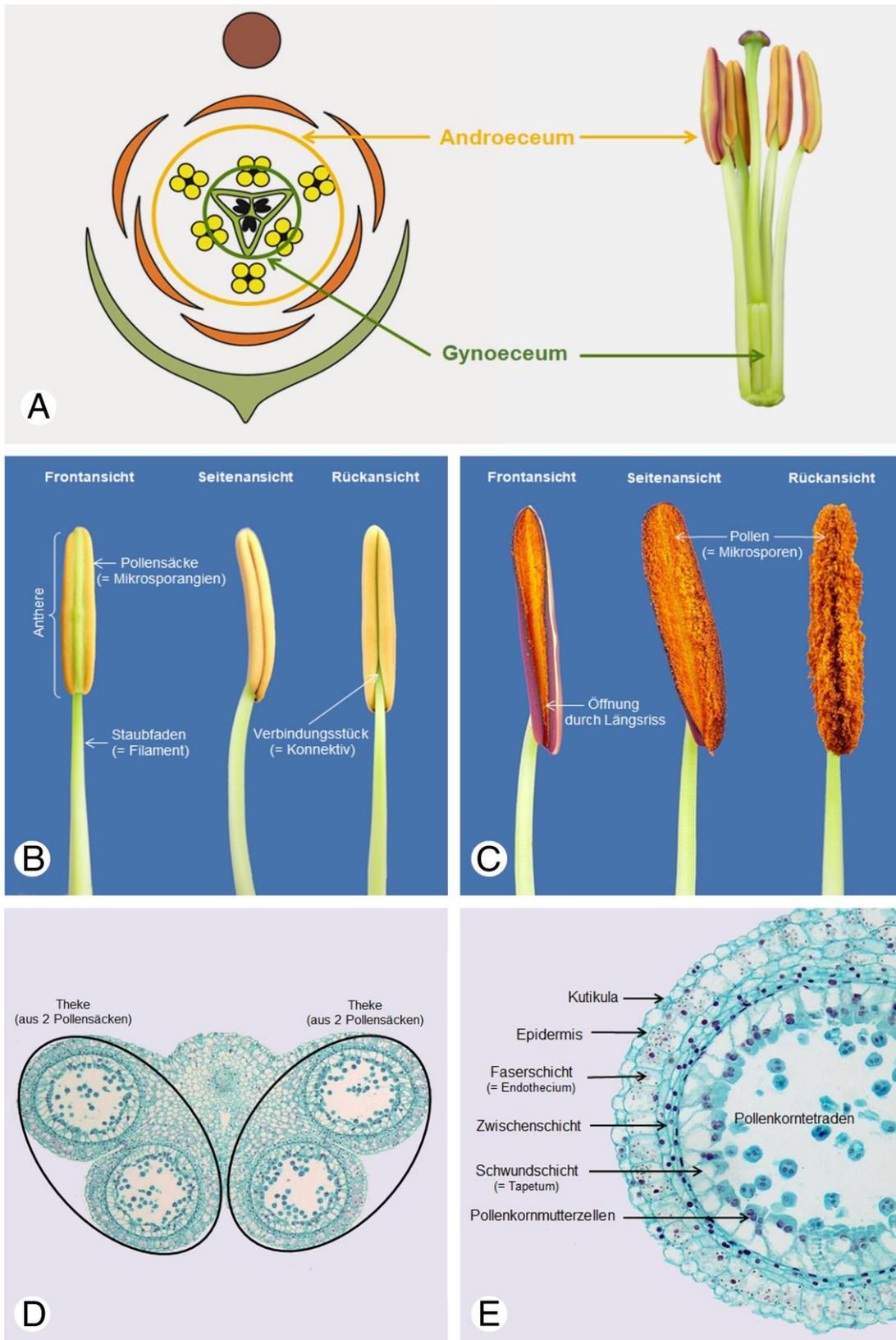


Abb. 4: Reproduktive Strukturen; **A:** Die "männlichen" Strukturen sind die Pollen produzierenden Staubblätter; die "weiblichen" Strukturen sind die Samenanlagen tragenden Fruchtblätter; Androeceum: Gesamtheit aller Staubblätter in einer Blüte; Gynoeceum: Gesamtheit aller Fruchtblätter in einer Blüte; **B-F:** Aufbau eines Staubblattes (Mikrosporophyll); Staubfaden (Filament) trägt die Pollensäcke (Mikrosporangien), die die Pollenkörner (Mikrosporen) bilden; Pollensäcke & Staubfaden durch steriles Verbindungsstück (Konnektiv) verbunden; Pollensäcke sich durch Längsris öffnend; *Lilium candidum* (Madonnen-Lilie); **B:** Unreif, geschlossen; **C:** Reif, geöffnet; **D:** Die 4 Pollensäcke bilden 2 Theken (bithecat); **E:** Gewebeschichten der Pollensackwand von außen nach innen: Kutikula > Außenhaut (Epidermis) > Faserschicht > Zwischenschicht > Schwundschicht.

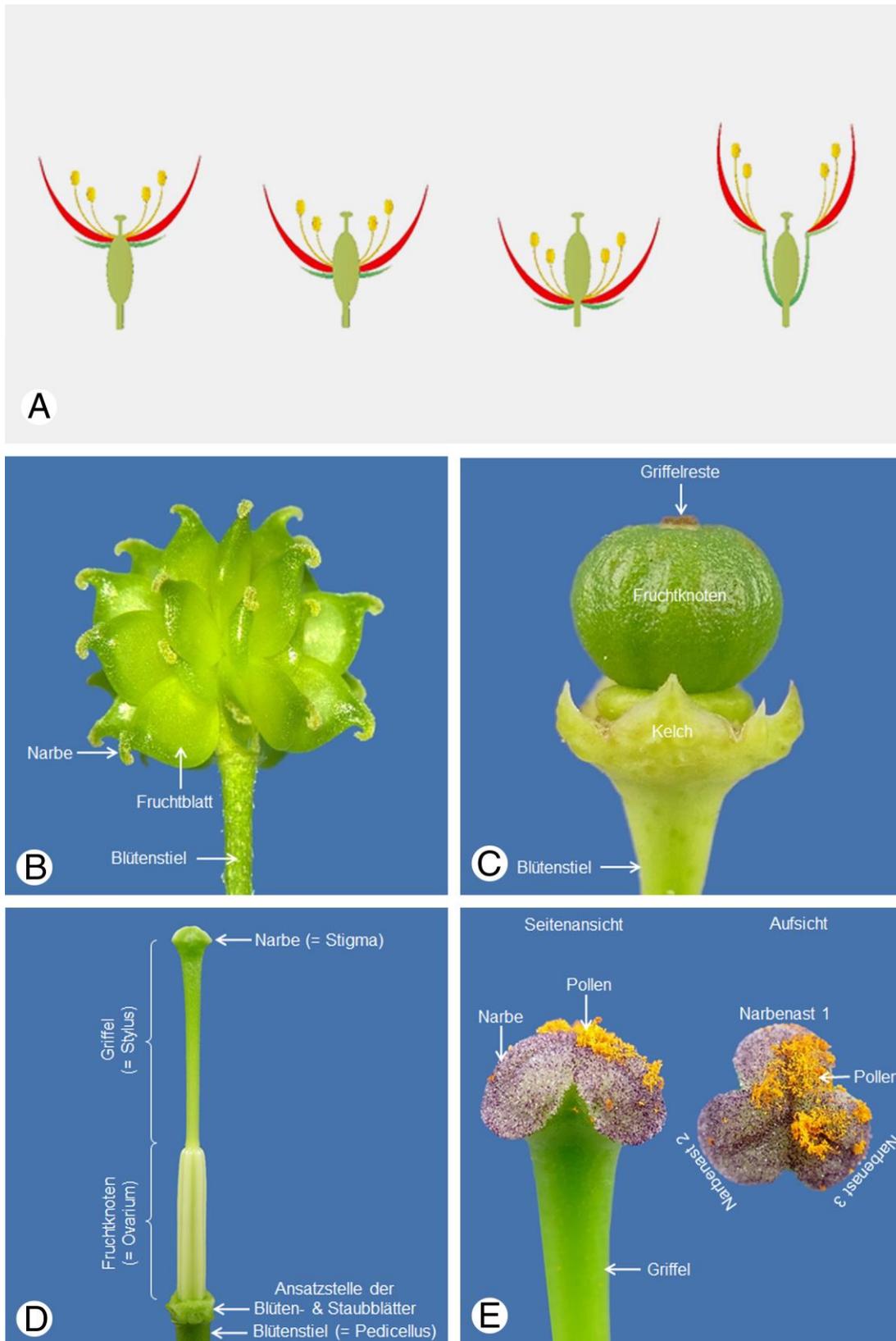


Abb. 5: Weibliche reproduktive Strukturen; **A:** Fruchtknotenstellungen von links nach rechts: unterständig (Fruchtknoten unterhalb der Blütenhülle); halbunterständig (Fruchtknoten zur Hälfte unterhalb der Blütenhülle); oberständig (Fruchtknoten oberhalb der Blütenhülle); "mittelständig" (Stellung des Fruchtknotens z.B. bei der Gattung *Prunus* (Kirsche); da aber auch hier der Fruchtknoten oberhalb der Blütenhülle und der Staubblätter steht, ist er nicht mittelständig, sondern oberständig; daher sollte auf die Bezeichnung mittelständig verzichtet werden); **B:** Apokarpie (Fruchtblätter frei); *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß); **C:** Coenokarpie (Fruchtblätter verwachsen); *Citrus reticulata* (Mandarine); **D:** Coenokarpe Gynoeceen mit dreiteiliger Gliederung; basaler Fruchtknoten (beinhaltet die Samenanlagen); terminale Narbe (rezeptive Struktur zum Pollenfang); Griffel (steriler Abschnitt zw. Fruchtknoten und Narbe); *Lilium candidum* (Madonnen-Lilie) **E:** Narbe; rezeptive Struktur, von der aus mehrere Samenanlagen mit Pollenkörnern versorgt werden können.

das **Tapetum**, welches an der Ausbildung der Pollenwände beteiligt ist. Aus einer einzigen primären Archesporozelle je Mikrosporangium gehen die Pollenkörner hervor (vgl. dazu Skript Generationswechsel Angiospermen). Bei den meisten Arten werden die reifen Pollenkörner durch einen längs verlaufenden Riss aus den Mikrosporangien einzeln entlassen.

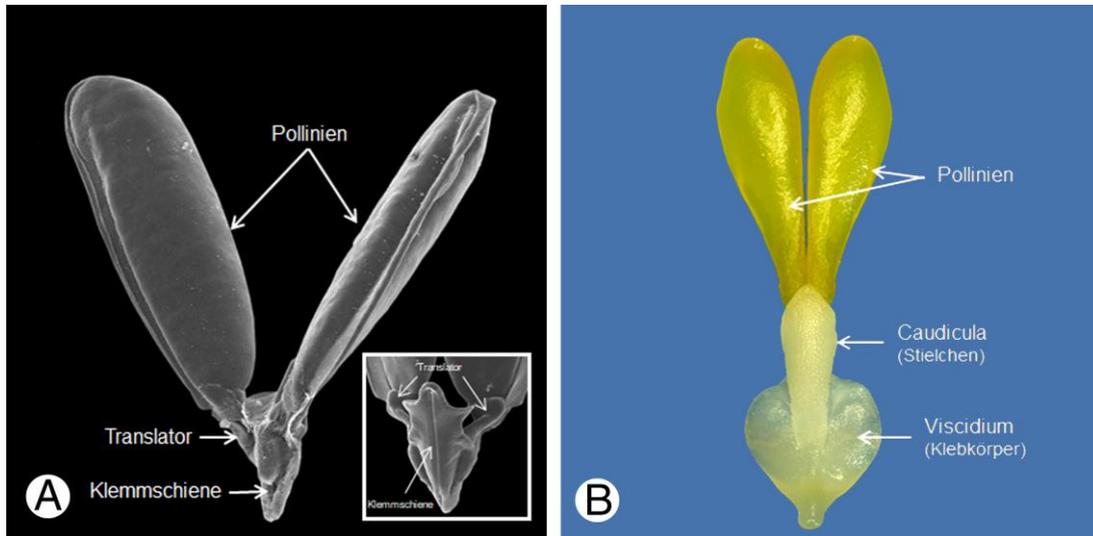


Abb. 6: Pollinien; Pollenkörner werden nicht mehr einzeln ausgebreitet, sondern der gesamte Inhalt der Antheren als Paket; **A:** Klemmfallenschiene von *Hoya carnososa* (Wachsblume); **B:** Pollinarium von Orchideen mit Klebfuß und Stielchen (*Stanhopea oculata*).

Bei wenigen Arten werden die Pollen jedoch nicht mehr einzeln, sondern als Pollenpakete (**Massulae**) ausgebreitet, wie dies z.B. typisch für die mimosoiden Fabaceae (z.B. *Acacia* und *Mimosa*) ist. Ein stark abgeleitetes Merkmal in den Angiospermen stellt die Übertragung des Pollens einer Anthere als Gesamtpaket dar. Dies ist z.B. in den Klemmfallenblumen der Seidenpflanzengewächse (Asclepiadaceae) und den Orchideen (Orchidaceae) der Fall. Bei den Asclepiadaceae ist der Polleninhalte zweier benachbarter Antheren durch einen Translator miteinander verbunden und dieser wiederum mit einer Klemmschiene, in der das Insekt mit dem Bein stecken bleibt und beim Herausziehen die beiden Pollenpakete aus den Antheren freisetzt. Diese Pollenpakete werden **Pollinien** genannt. Bei den Orchideen sind zusätzlich zu den Pollenpaketen noch ein Stielchen sowie eine Klebscheibe ausgebildet. Die gesamte Übertragungseinheit des Pollens in den Orchideen wird als **Pollinarium** bezeichnet.

Bei einigen Arten wie z.B. den Gattungen *Calliandra* (Fabaceae), *Mimosa* (Fabaceae) und *Callistemon* (Myrtaceae) sind die Filamente der Staubblätter auffallend gefärbt und übernehmen die Schaufunktion für den Bestäuber. Hier ist das Perianth stark reduziert. Bei der Gattung *Costus* (Costaceae) ist von den eigentlich 6

Staubblättern nur noch lediglich 1 fertil, die übrigen 5 bilden eine kräftig orange gefärbte, petaloidartig gestaltete Struktur aus. Die Kelch und Kronblätter haben kaum noch eine Schauwirkung.

3.4 Fruchtblätter (Makrosporophylle)

In einer zwittrigen Blüte folgen auf die männlichen (Staubblätter) die weiblichen reproduktiven Strukturen (Fruchtblätter). Die **Fruchtblätter (Karpelle)** tragen die Samenanlagen. Die Gesamtheit aller Karpelle einer Blüte wird als **Gynoeceum** bezeichnet. Das Karpell lässt sich in zwei Regionen mit unterschiedlichen Aufgaben unterteilen. Im basalen, bauchigen Bereich (**Ovar**) inseriert/inserieren die Samenanlage/Samenanlagen. Im distalen Bereich ist eine rezeptive Struktur ausgebildet (**Narbe**) die die Aufgabe des Polleneinfanges übernimmt. Zwischen Ovar und Narbe ist meist ein mehr oder weniger langer steriler Abschnitt (**Griffel**) ausgebildet. Das nahezu geschlossene Karpell lässt sich phylogenetisch über Zwischenstufen von einem Samenblatt mit randständigen Samenanlagen herleiten, das sich durch das Beibehalten der eingerollten Knospenlage nicht mehr öffnet. Bei sehr ursprünglichen Taxa wie z.B. *Drymis* (Winterrinde) ist die Narbe noch auf dem Karpellrücken ausgebildet.

3.4.1 Stellung des Fruchtknotens

Aufgrund der Ausbildung und Lage der übrigen Blütenorgane zum Fruchtknoten lassen sich verschiedene Blütentypen kategorisieren. Wenn alle übrigen Blütenorgane oberhalb des Fruchtknotens stehen, so spricht man von einem **unterständigen** Fruchtknoten. Die Blüte ist in dem Fall **epigyn**. Bei einer **perigynen** Blüte stehen die übrigen Blütenorgane etwa auf halber Höhe des Fruchtknotens. Der Fruchtknoten steht in diesem Falle **halbunterständig**. Stehen alle Blütenorgane unterhalb des Fruchtknotens, so ist dieser **oberständig** und die Blüte wird als **hypogyn** bezeichnet. In der deutschen Literatur findet man mitunter noch die Bezeichnung **„mittelständig“** für die Stellung des Fruchtknotens z.B. bei der Gattung *Prunus* (Kirsche). Da aber auch hier der Fruchtknoten oberhalb der Blütenhülle und der Staubblätter stehen, ist er nicht mittelständig, sondern oberständig. Daher sollte auf die Bezeichnung mittelständig verzichtet werden. Der Fruchtknoten liegt dabei aber tief in einem krugförmigen Blütenbecher verborgen, der aus der Verwachsung von Kelch-, Kron-, und Staubblättern hervorgegangen ist.

3.4.2 Apokarpie und Coenokarpie

Die Anzahl der Karpelle in einer Blüte ist artspezifisch unterschiedlich. So wird in den Blüten der Gattung *Prunus* (Kirsche) lediglich ein einzelnes Fruchtblatt gebildet. Solche Blüten bezeichnet man als **monomer**. Das Vorhandensein von zahlreichen, schraubig angeordneten, freien Kapellen, wie z.B. bei *Magnolia* (Magnolie) oder *Drymis* (Winterrinde), repräsentiert ein ursprüngliches Merkmal innerhalb der Blütenpflanzen. Bei vielen Blütenpflanzen mit mehr als nur einem Fruchtblatt sind diese häufig miteinander verwachsen. Je nach Grad der Verwachsung lassen sich mehrkarpellige Gynoeceen in verschiedene morphologische Gruppen einteilen: 1. Die Kapelle sind frei und nicht miteinander verwachsen (z.B. *Magnolia* und *Ranunculus*), so spricht man von einem **apokarpen Gynoeceum**. 2. Sind mehrere Karpelle so mit einander verwachsen, dass sie eine gemeinsame kongenital verwachsene Ovarhöhle ausbilden, so spricht man von einem **coenokarpen Gynoeceum**.

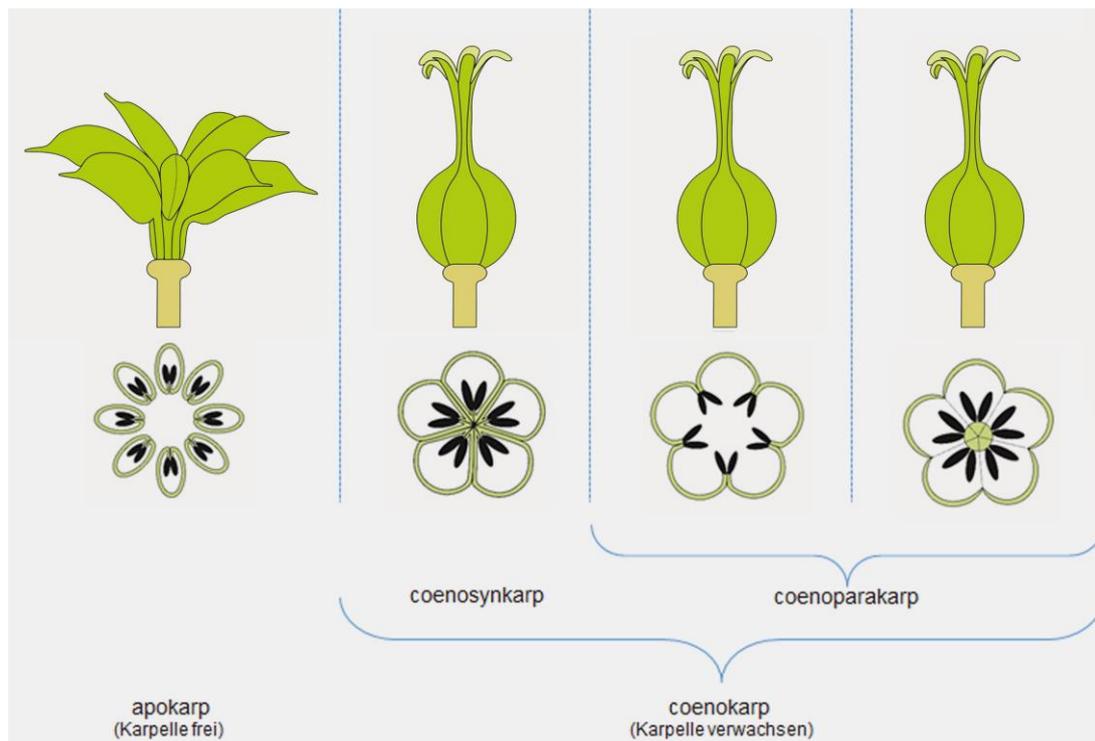


Abb. 7: Apokarpie vs. Coenokarpie; sind die Fruchtblätter frei und nicht miteinander verwachsen, so spricht man von einem apokarpen Gynoeceum; sind mehrere Fruchtblätter so miteinander verwachsen, dass sie einen gemeinsamen Fruchtknoten ausbilden, so spricht man von einem coenokarpen Gynoeceum; coenokarpe Gynoeceen lassen sich je nach Fächerung des Fruchtknotens und der Ausbildung der Plazenta noch in 3 Unterformen gliedern

Im Bereich des Griffels sind die Karpelle entweder frei (z.B. *Aquilegia* - Akelei) oder sie sind vollständig miteinander verwachsen (z.B. *Tulipa* - Tulpe). Ist der Fruchtknoten in einem coenokarpen Gynoeceum durch eine echte Scheidewand

gefächert, wird dies als **Synkarpie** bzw. als **coeno-synkarpes Gynoeceum** bezeichnet (z.B. *Lilium*). Die Scheidewände sind in diesem Falle die Seitenwände der miteinander verwachsenen Karpelle. Ist der Fruchtknoten bzw. die Ovarhöhle ungefächert, so spricht man von **Parakarpie** bzw. von einem **coeno-parakarpes Gynoeceum** (z.B. *Passiflora* - Passionsblume). Zwischen den beiden Formen sind häufiger auch Übergangsformen ausgebildet.

3.4.3 Plazentation

Je nach Position der Plazenten, auf denen mit einem kleinen Stiel (**Funiculus**) die Samenanlagen inserieren, sind unterschiedliche Formen erkennbar. Bei freien, nicht verwachsenen Fruchtblättern können die Plazenten entweder auf der Fläche des Fruchtblattes (**laminale Plazentation**) oder an seinem Rand (**marginale Plazentation**) gebildet werden. Sind mehrere Karpelle zu einem gemeinsamen Fruchtknoten verwachsen, können die Plazenten entweder auf der Innenwand des Fruchtknotens ausgebildet sein (**parietale Plazentation**) oder es wird eine große gemeinsame, säulenförmige Zentralplazenta in der Mitte des Fruchtknotens ausgebildet (**zentrale Plazentation**). Die mittige Plazentation in einem gefächerten Fruchtknoten wird als **zentralwinkelständig** bezeichnet, da zahlreiche Scheidewände vorhanden sind.

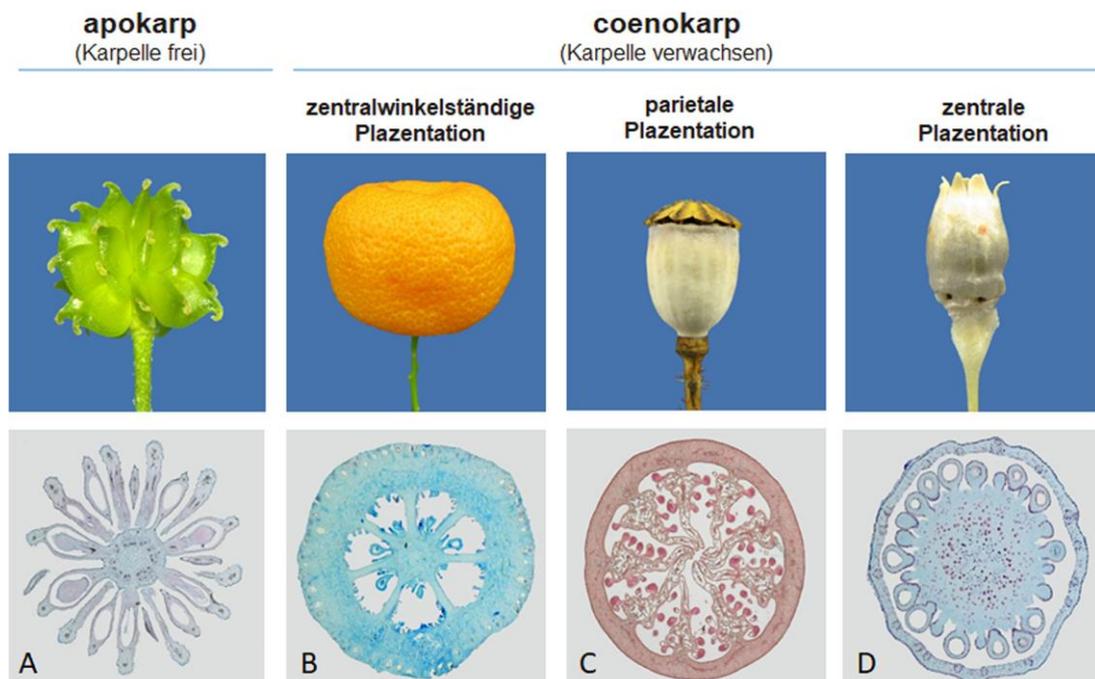


Abb. 8: Formen der Plazentation; **A:** *Ranunculus acris* (Scharfer Hahnenfuß); apokarpes Gynoeceum; **B:** *Citrus reticulata* (Mandarine); **C:** *Papaver rhoeas* (Klatsch-Mohn); **D:** *Primula veris* (Echte Schlüsselblume).

4 Blüten vs. Blume

Als **Blume** wird eine bestäubungsbiologische Einheit bezeichnet, die vom Bestäuber auch als solche, unabhängig von ihrem tatsächlichen morphologischen Aufbau, wahrgenommen wird, dabei ist es unerheblich, ob es sich um eine einzelne Blüte oder um mehrere handelt. Repräsentiert eine Einzelblüte allein die Blume, so spricht man von einem **Euanthium**. Besteht die Blume aus vielen Einzelblüten, so spricht man von einem **Pseudanthium**. Bei zahlreichen Asteraceae wie z.B. bei *Bellis* (Gänseblümchen) entspricht ein Köpfchen einem Pseudanthium. Besteht eine Einzelblüte aus mehreren unabhängigen bestäubungsbiologischen Einheiten, wird jede dieser Einheiten als **Meranthium** (z.B. *Iris* - Schwertlilie) bezeichnet.

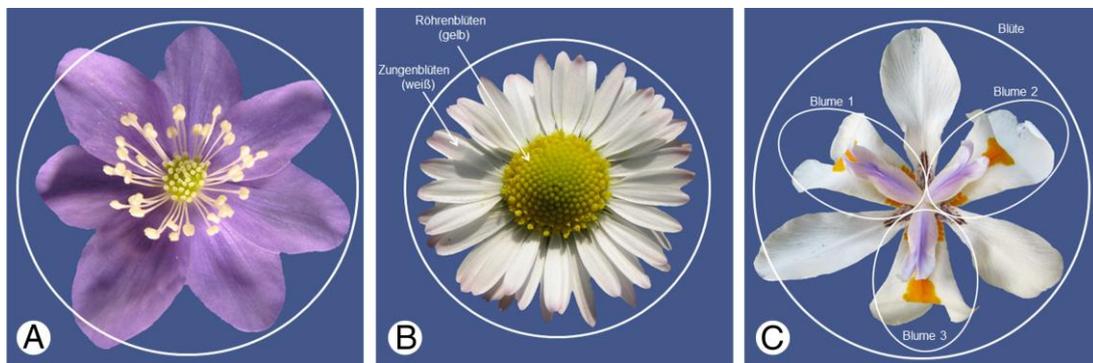


Abb. 9: Blüte vs. Blume; eine Blüte ist ein Spross mit gestauchtem und begrenztem Wachstums, dessen Organe der Fortpflanzung dienen; eine Blüte ist daher eine morphologische Einheit; eine Blume ist hingegen eine bestäubungsbiologische Einheit, gleichgültig, wie ihr morphologischer Aufbau ist; **A:** Euanthium, die Blume entspricht der ganzen Blüte; *Hepatica nobilis* (Gewöhnliches Leberblümchen); **B:** Pseudanthium, die Blume besteht aus vielen Einzelblüten; *Bellis perennis* (Gewöhnliches Gänseblümchen); **C:** Meranthium = eine Blüte besteht aus mehreren unabhängigen bestäubungsbiologischen Einheiten; *Dietes grandiflora* (Hochzeitslilie).

5 Blütensymmetrie

Anhand der Anzahl von Symmetrieebenen, die man durch eine Blüte legen kann, lassen sich 4 Typen klassifizieren: 1. zygomorphe Blüten, 2. disymmetrische Blüten, 3. radiärsymmetrische Blüten und 4. drehsymmetrische Blüten. Die Beurteilung der Blütensymmetrie erfolgt in der Regel aufgrund der sterilen Blütenhülle (Kelch- und Kronblätter), teilweise sogar auch nur aufgrund der Kronblätter. Staub- und Fruchtblätter werden hierbei meist außer Acht gelassen. In **zygomorphen Blüten** wie z.B. *Viola* (Veilchen) gibt es nur eine Spiegelebene. Der Drehwinkel in einer solchen Blüte beträgt daher 360° , folglich gibt es keine Drehsymmetrie. Je nachdem, wo die Spiegelebene in der zygomorphen Blüte liegt, kann man weiterhin drei zygomorphe Typen unterscheiden: 1. Median-zygomorphe Blüten, bei denen die Spiegelebene in der Medianebene liegt z.B. *Lamium* (Taubnessel); 2. Transversal-

zygomorphe Blüten bei denen die Spiegelebene in der Transversalebene liegt und 3. Schräg-zygomorphe Blüten, in denen die Spiegelebene schräg zwischen Median- und Transversalebene liegt. In **disymmetrischen Blüten** gibt es zwei Spiegelebenen (jeweils eine in der Median- und eine in der Transversalebene). Der Drehwinkel beträgt hier 180° . Die Disymmetrie ist in 4-zähligen Blüten zu finden, wie bei zahlreichen Arten aus der Familie der Kreuzblütler (Brassicaceae). In **radiärsymmetrischen Blüten** gibt es mehr als zwei Symmetrieebenen. Der Drehwinkel in solchen Blüten hängt von der Anzahl der Kronblätter ab. Sind 5 Kronblätter vorhanden, beträgt der Drehwinkel dementsprechend 72° . In **drehsymmetrischen Blüten** wie z.B. beim *Vinca* (Immergrün) gibt es aufgrund der in sich gedrehten/asymmetrischen Kronblätter keine Symmetrieebene. Der Drehwinkel der einzelnen Kronblätter zueinander berechnet sich entsprechend dem in radiärsymmetrischen Blüten.

6 Blütenstände

Blüten stehen entweder einzeln an der Sprossachse oder zu mehreren in Blütenständen (**Infloreszenzen**). Dabei können sich die Infloreszenzen aus nur wenigen oder bis zu mehreren tausend Einzelblüten aufbauen und gigantische, fast schon baumartige Formen annehmen, wie dies z.B. bei vielen Agaven der Fall ist. Andere Arten wie z.B. der Wassersalat (*Pistia stratiotes*) haben hingegen nur wenige Millimeter große, unauffällige Blütenstände.

Jede Einzelblüte steht in der Achsel eine **Tragblattes** (Braktee). Demzufolge ist ein Blütenstand stets eine abgrenzbare, mehr oder weniger stark verzweigte Zone einer Pflanze, die die Blüten trägt. Innerhalb der Brassicaceae z.B. sind die Brakteen allerdings so stark reduziert, dass sie zur Blütezeit oft nicht mehr zu erkennen sind. Anders bei zahlreichen Bromeliaceae (Ananasgewächse). Hier sind die Brakteen häufig auffällig gefärbt und übernehmen die Schauwirkung für die meist recht unscheinbaren Einzelblüten.

6.1 Blütenstandsformen

Blütenstände lassen sich unter verschiedenen Gesichtspunkten typologisieren: **einfach vs. zusammengesetzt** sowie **geschlossen vs. offen**. Gehen in einem Blütenstand die Verzweigungen nicht über den ersten Grad hinaus, so spricht man

von **einfachen Blütenständen** (einfache Infloreszenzen). Hier setzen an der Blütenstandsachse seitliche Blüten an. Stehen jedoch an der Blütenstandsachse anstelle von Einzelblüten seitliche Teilblütenstände (Partialinfloreszenzen), so geht die Verzweigung des Blütenstandes über den ersten Grad hinaus, und es liegen **zusammengesetzte Blütenstände** (zusammengesetzte Infloreszenzen) vor. Beispiele für einfache Blütenstände sind Traube, Ähre, Kolbe, Dolde und Köpfchen, Beispiele für zusammengesetzte Blütenstände Doppeltraube, Doppelähre, Doppeldolde, Rispe sowie der Thyrsus. Schließt dabei der Blütenstand mit einer terminalen Blüte ab, so spricht man von einem **geschlossenen Blütenstand** (monotele Infloreszenz), wie dies z.B. bei Rispen der Fall ist. Fehlt jedoch eine terminale Blüte, so liegt ein **offener Blütenstand** (polytele Infloreszenz) vor, wie zum Beispiel bei Ähren, Trauben, Kolben und den Köpfchen einiger Asteraceae.

6.1.1 Einfache Blütenstände

Bei den nun nachfolgenden Blütenständen handelt es sich um **einfache Infloreszenzen**. Die **Traube** (Racemus) stellt einen Blütenstand mit einer einfachen, durchgehenden Hauptachse und langgestielten Einzelblüten dar. Einen traubigen Blütenstand finden man in der heimischen Flora zum Beispiel bei *Lilium martagon* (Türkenbund-Lilie). Die **Ähre** (Spica) entspricht weitgehend der Traube, aber die Einzelblüten sind nicht gestielt, sondern sitzen. Ein Beispiel aus der heimischen Flora hierfür ist *Plantago media* (Mittlere Wegerich). Aber aufgepasst: Die Begriffe "Spica" oder "Spike" werden vielfach auch Synonym für alles verwendet, das irgendwie aussieht wie eine Ähre, egal ob es eine ist oder nicht. Der **Kolben** (Spadix) ist seinerseits der Ähre recht ähnlich. Es gibt ebenfalls eine einfache, durchgehende Hauptachse und zahlreiche ungestielte Einzelblüten. Jedoch schwillt hier in die Blütenstandsachse stark an. Wenn man den Kolben so definiert, gibt es ihn ausschließlich in den Araceae (Aronstabgewächsen). Ein Beispiel hierfür wäre *Acorus calamus* (Kalamus). Wird der Kolben aber als kompakter, zylindrischer Blütenstand mit ungestielten oder kurz gestielten Einzelblüten definiert, ist auch der Blütenstand von *Thypha* (Rohrkolben) ein solcher. Vom Blütenstand des **Köpfchens** (Capitulum) kann man zwei Formen unterscheiden. Beim **abgeflachten Köpfchen** sitzen zahlreiche, ungestielte Einzelblüten einer stark teller- oder scheibenartig abgeflachten Hauptachse auf, wie z.B. bei *Anthemis tinctoria* (Färberkamille). Beim **aufgewölbten Köpfchen** sitzen zahlreiche, ungestielte Einzelblüten einer stark aufgewölbten Hauptachse auf, wie dies bei *Echinacea purpurea* (Roten Sonnenhut)

der Fall ist. Generell stellen die Köpfchen einjährige Blütenstände dar, die nach der Samententlassung eintrocknen und degenerieren. Eine Besonderheit in diesem Zusammenhang sind die **mehrfährigen Köpfchen** einiger Kakteen (z.B. innerhalb der Gattungen *Melocactus* oder *Ferrocactus*), bei denen das Köpfchen, das hier als **Cephalium** bezeichnet wird. Dieses wird meist ab einem Alter von etwa 10 Jahren ausgebildet und bleibt dann ein Leben lang erhalten.

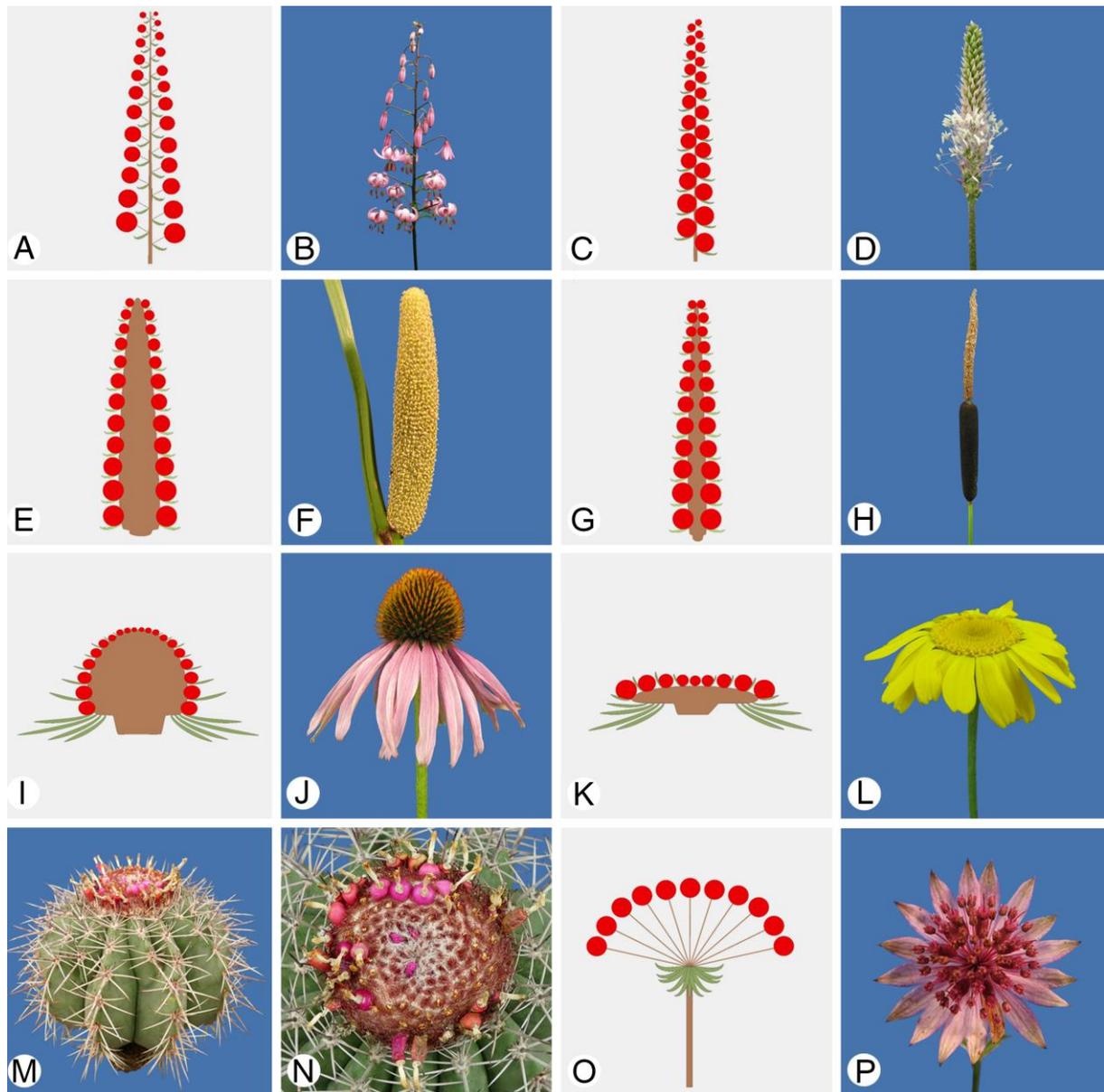


Abb. 10: Blütenstände - einfache Infloreszenzen; **A & B:** Traube (Racemus); einfache, durchgehende Hauptachse mit lang gestielten Einzelblüten; *Lilium martagon* (Türkenbund-Lilie); **C & D:** Ähre (Spica); einfache, durchgehende Hauptachse mit ungestielten, sitzenden Einzelblüten; *Plantago media* (Mittlerer Wegerich); **E-H:** Kolben (Spadix); **E & F:** Einfache, durchgehende, stark angeschwollene Hauptachse und ansitzende Einzelblüten und mit dicker Blütenstandsachse; dann klassische Beispiele mit Ausnahme der Araceen keine; *Acorus calamus* (Kalamus); **G & H:** Wird der Kolben als kompakter, zylindrischer Blütenstand mit ungestielten oder kurz gestielten Einzelblüten definiert, ist auch der Rohrkolben einer; *Thypha angustifolia* (Schmalblättriger Rohrkolben); **I & J:** Aufgewölbttes Köpfchen (Capitulum); zahlreiche, ungestielte Einzelblüten sitzen einer stark aufgewölbten Hauptachse auf; *Echinacea purpurea* (Roter Sonnenhut); **K & L:** Abgeflachtes Köpfchen (Capitulum); zahlreiche, ungestielte Einzelblüten sitzen einer stark abgeflachten Hauptachse auf; *Anthemis tinctoria* (Färber-Hundskamille); **M & N:** Köpfchen (Cephalium); mehrjährige Blütenstände bei einigen Kakteen; *Melocactus zehntneri* (Melonen-Kaktus); **O & P:** Einfache Dolde (Umbella); alle Internodien bis auf den Blütenstiel (Pedicellus) extrem verkürzt; zahlreiche, gleich-artig gestaltete Achsen gehen von einem Punkt aus; jede Achse mit jeweils nur einer Blüte; *Astrantia major* (Große Sterndolde).

Als letzte Form der einfachen Infloreszenzen ist die **einfache Dolde** (Umbella) zu nennen, bei der alle Internodien der Achse bis auf den Blütenstiel-extrem verkürzt sind. Daher entspringen hier zahlreiche, gleichartig gestaltete Achsen von einem Punkt ausgehend. Jede Achse trägt dabei nur eine terminale Blüte. Einfache Dolden sind im Vergleich zur Doppeldolde deutlich seltener. Ein Beispiel aus der heimischen Flora ist *Astrantia major* (Große Sterndolde).

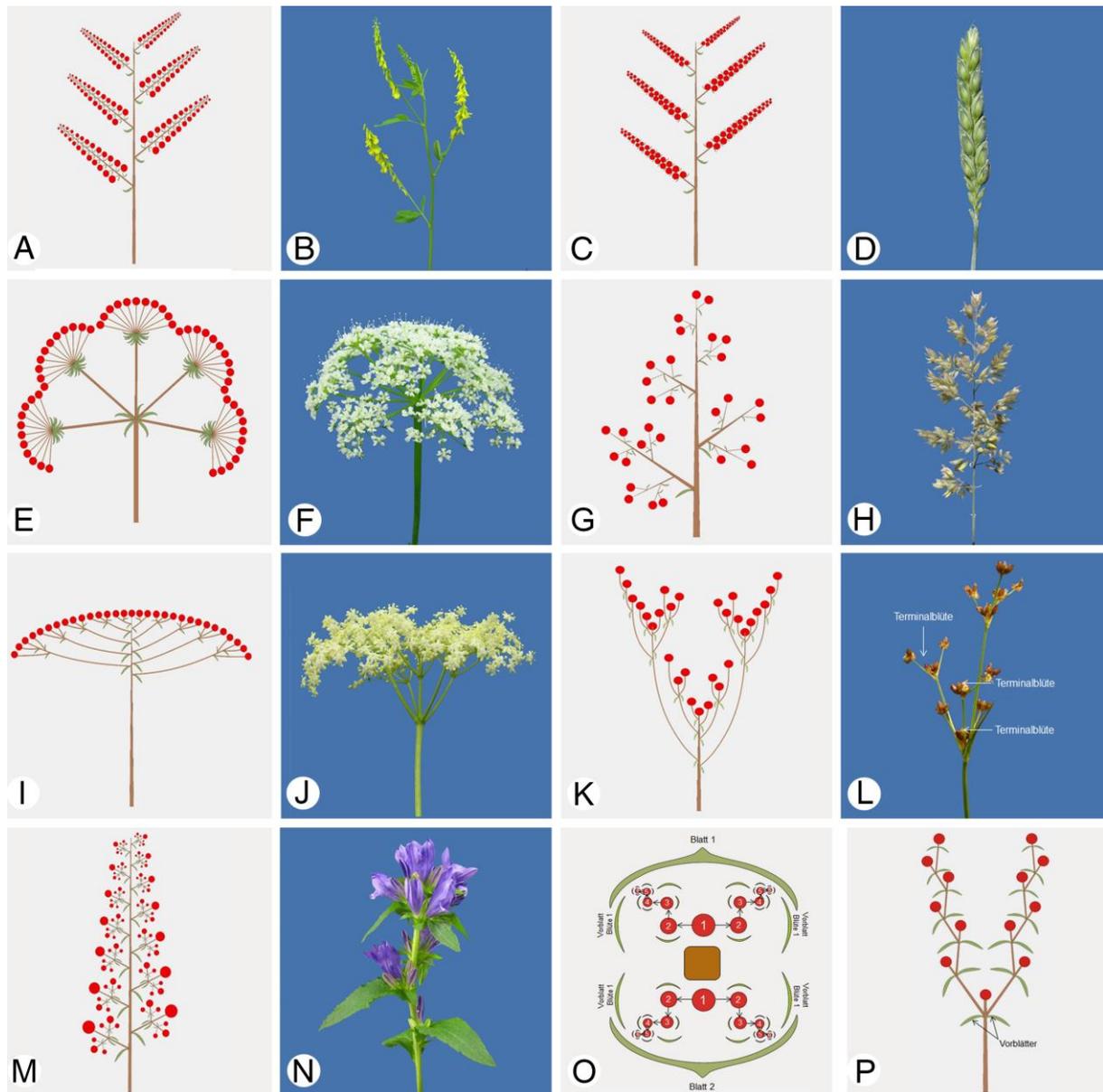


Abb. 11: Blütenstände - zusammengesetzte Infloreszenzen; **A & B:** Doppeltraube; langgestielten Einzelblüten werden jeweils durch eine Traube ersetzt; *Melilotus officinalis* (Gelber Steinklee); **C & D:** Doppelähre; anstelle von sitzenden Einzelblüten werden Ähre ausgebildet; *Triticum aestivum* (Saat-Weizen); **E & F:** Doppeldolde; die langgestielten Einzelblüten werden jeweils durch eine Dolde (Döldchen) ersetzt; *Aegopodium podagraria* (Gewöhnlicher Giersch); **G & H:** Rispe (Panícula); Haupt- & Seitenäste mit terminaler Blüte; Verzweigungsgrad nimmt nach unten regelmäßig zu; *Holcus lanatus* (Wolliges Honiggras); **I & J:** Schirmrispe (Corymbus); Rispe tellerartig abgeflacht; Blüten in einer flach-gewölbten Ebene; *Sambucus nigra* (Schwarzer Holunder); **K & L:** Spirre (Anthela); Übergipfelung der Terminablüten durch unterhalb ansetzenden Seitenachsen; der Blütenstand dadurch trichterförmig ausgebildet (Trichterrispe); *Juncus articulatus* (Glieder-Binse); **M & N:** Thyrsum; generell sehr formenreiche Blütenstände mit cymösen Teilblütenständen; die einzelnen Formen unterscheiden sich im Verzweigungsmuster und -grad der seitlichen Cymen; z.B. beide Vorblätter fertil: Cyme \triangleq Dichasium; *Campanula trachelium* (Knäuel-Glockenblume) **O & P:** Doppelwickel; jeder Seitenblüte gehen 2 Vorblätter voraus; die 2 Vorblätter der Blüte 1 sind beide fertil und tragen je eine Seitenblüte; bei den Vorblättern der nachfolgenden Seitenblüten ist hingegen nur noch eines fertil und trägt eine Seitenblüte, das andere ist steril;

6.1.2 Zusammengesetzte Blütenstände

Bei den nun folgenden Blütenständen handelt es sich um **zusammengesetzte Infloreszenzen**, deren Verzweigungsgrad stets über den der ersten Ordnung hinausgeht. Bei der **Doppeltraube**, wiederholen die seitlichen Teilblütenstände (Partialinfloreszenzen), die traubige Grundstruktur. Die langgestielten Einzelblüten werden jeweils durch eine seitliche Traube ersetzt. Bei der **Doppelähre** werden die sitzenden Einzelblüten jeweils durch seitliche Ähren ersetzt. Ähnlich verhält es sich auch bei der **Doppeldolde**, hier werden die langgestielten Einzelblüten durch Döldchen ausgebildet. Die Tragblätter der Dolden heißen in ihrer Gesamtheit Hülle (Involucrum), die der Döldchen Hüllchen (Involuclum). Bei der **Rispe** (Panicula) enden sowohl die Seiten- als auch die Hauptachsen mit der Ausbildung einer terminalen Blüte. Der Verzweigungsgrad in der Rispe nimmt nach unten hin regelmäßig zu. Die Einzelblüten in der Rispe sind stets langgestielt. Eine Sonderform der Rispe ist die tellerartig abgeflachte **Schirmrispe** (Corymbus). Hier stehen die Blüten in einer flach-gewölbten Ebene. Aber Achtung: Bitte nicht die Schirmrispe mit der Dolde verwechseln, bei der zahlreiche, gleichartig gestaltete Achsen von einem Punkt ausgehen und jede jeweils mit der Ausbildung einer Terminalblüte endet. Eine weitere Sonderform der Rispe ist die **Spirre** (Anthela). Hier kommt es zur Übergipfelung der Terminalblüte durch die unterhalb ansetzenden Seitenachsen. Dieses Verzweigungsmuster wiederholt sich dann fortlaufend in den seitlichen Teilblütenständen. Dadurch erhalten diese Blütenstände teilweise ein trichterförmiges Erscheinungsbild (**Trichterrispen**), wie diese für die Gattung *Juncus* (Binse) typisch sind. Der **Thyrus** ist einer der zweifelsohne formenreichsten Blütenstandstypen und repräsentiert quasi einen traubigen Blütenstand bei dem anstelle von Einzelblüten Cymen stehen. **Cymen** sind wiederum Teilblütenstände, die sich nur aus den Achseln, der alleine vorhandenen Vorblättern verzweigen. Die einzelnen Formen der Thyrsen unterscheiden sich im Verzweigungsmuster und -grad der seitlichen Cymen. Sind zum Beispiel beide Vorblätter fertil entspricht die Cyme einem **Dichasium**.

7 Blütenformeln und Blütendiagramme

Blütenstrukturen können auch in Blütendiagrammen und Blütenformel dargestellt werden. Im schematischen **Blütendiagramm** werden die einzelnen Blütenorgane, sowie deren Stellung zueinander auf eine zeichnerische Ebene projiziert. Dabei gibt

es zwei Möglichkeiten der Darstellung. Das **empirische Blütendiagramm** zeigt ausschließlich das, was tatsächlich vorhanden ist. Anders hingegen das **theoretische Blütendiagramm**, dies enthält zusätzliche Strukturen, die entweder aufgrund von Stellungsregeln vorhanden sein müssten, bei nahe verwandten Taxa vorhanden sind, oder solche, die aus systematischen Gründen zu erwarten wären.

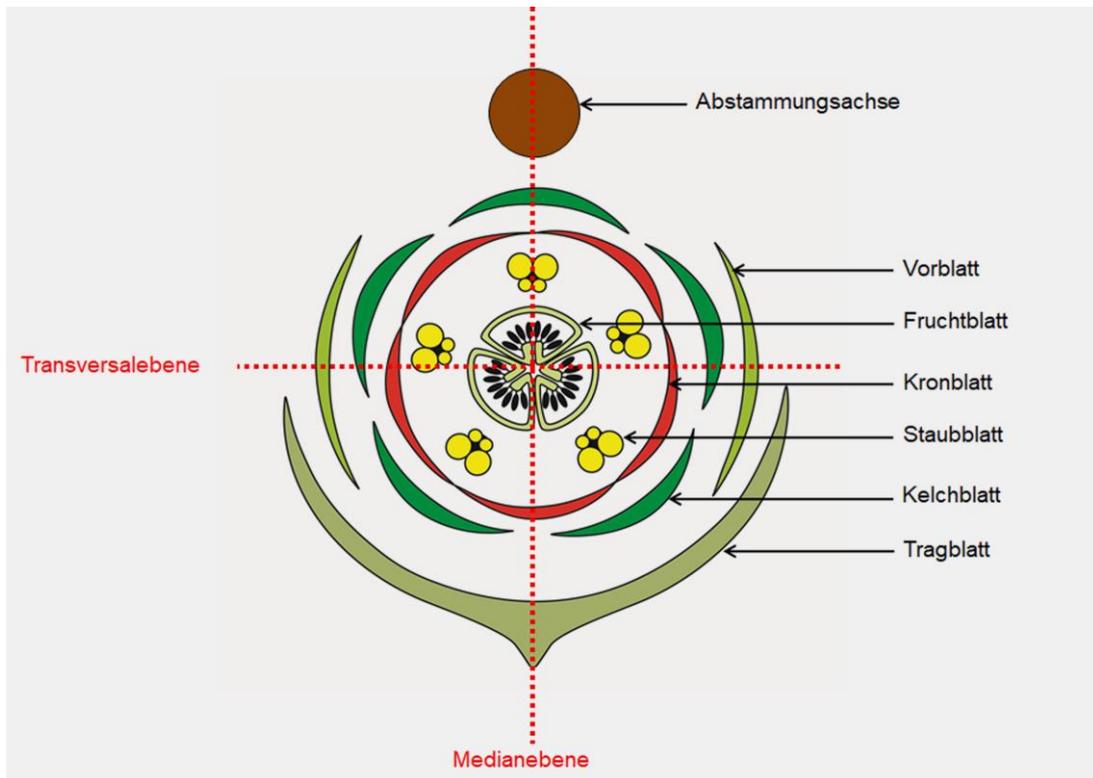


Abb. 12: Die Elemente eines Blütendiagramms; die Blütenformel für diese Blüte ist * K5 C(5) A5 G(3).

Ergänzend zu den Blütendiagrammen gibt es die **Blütenformeln**, welche Informationen zur Blütensymmetrie, sowie zur Anzahl und Stellung der Blütenorgane gibt. Die Blütenformel besteht aus einer Kombination von Buchstaben, Zahlen und Symbolen.

Buchstaben in der Blütenformel	Bedeutung
P	Perigon (ungegliederte Blütenhülle)
K	Calyx (Kelchblätter)
C	Corolla (Kronblätter)
A	Androeceum (Gesamtheit aller Staubblätter einer Blüte)
G	Gynoeceum (Gesamtheit aller Fruchtblätter einer Blüte)

Tab. 1. Die Bedeutung der Buchstaben in einer Blütenformel.

Symbole in der Blütenformel	Bedeutung
*	Blüte radiärsymmetrisch
↓	Blüte median zygomorph
+	Blüte disymmetrisch
∞	Blütenorgane zahlreich
()	Blütenorgane verwachsen
[]	Blütenorgane aufeinanderfolgender Wirtel verwachsen
r	Blütenorgane reduziert
0	Blütenorgane fehlt
—	Fruchtknotenstellung: — ober-, — unter-, — halbunterständig

Tab. 2. Die Bedeutung der Symbole in einer Blütenformel.

8 Weiterführende Literatur

- BECK C.B. (2010).** An Introduction to Structure and Development, Plant Anatomy for the Twenty-First Century, 2nd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- EIHLER A.W. (1954).** Blüthendiagramme. Band 1. – Koeltz, Eppenhain.
- ESAU K. (1977).** Anatomy of seed plants, 2nd ed. – Wiley, New York.
- ESCHRICH W. (1995).** Funktionelle Pflanzenanatomie. – Springer, Heidelberg & Berlin.
Evolution der Blüten. – Ulmer, Stuttgart.
- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996).** Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3rd. ed. – Freeman and Company, New York.
- HESS D. (2019).** Die Blüte – eine Einführung in Struktur und Funktion, Ökologie und Evolution der Blüten. – Ulmer, Stuttgart.
- KADEREIT J.W., KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021):** Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl.- Springer, Berlin.
- KÜCK U. & WOLFF G. (2009).** Botanisches Grundpraktikum, 2. Aufl. – Springer, Berlin & Heidelberg.
- LAM H. (1950).** Stachyosporry and Phyllosporry as factors in the natural system of the Cormophytes. – Svensk. Bot. Tidskr. **44**: 517-534.
- LEINS P. & ERBAR C. (2010).** Flower and Fruit; Morphology, Ontogeny, Phylogeny; Function and Ecology. – Schweizerbart Science Publishers, Stuttgart.
- RUDALL P. (2007).** Anatomy of Flowering Plants, an Introduction to Structure and Development, 3rd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- STÜTZEL T. (2015).** Botanische Bestimmungsübungen, 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.

- WANNER G. (2010).** Mikroskopisch-botanisches Praktikum, 2. Aufl. – Thieme, Stuttgart & New York.
- WEBERLING F. (1981).** Morphologie der Blüten und der Blütenstände. – Ulmer, Stuttgart.
- WETTSTEIN R. (1935).** Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl. – Deuticke, Leipzig & Wien.