

Plastizität des Blütenbodens und des Fruchtknotens – Unterständigkeit

Peer Schilperoord

Zusammenfassung

Die Plastizität des Blütenbodens ist in der goetheanistischen Literatur noch wenig thematisiert. Die neueren morphologischen Publikationen über unterständige Fruchtknoten von *Judd* (2008), *Kuzoff* (2003), *Leins* und *Erbar* (2008) und *Soltis* (2003) tragen wesentlich zum Verständnis der unterständigen Fruchtknoten und der Plastizität des Blütenbodens bei.

Das Meristem einer Blüte ist anfänglich konisch gestaltet. Während der Veranlagung der Blütenorgane besteht die Möglichkeit, dass die Blütenanlage scheibenartig, in einem weiteren Schritt becherartig und in einem letzten Schritt zu einem unterständigen Fruchtknoten wird, bei dem der Blütenboden gemeinsam mit dem Fruchtblatt die Fruchtwand des Fruchtknotens bildet. Eine Grenzziehung zwischen Blütenachse und Fruchtblatt ist hier nicht möglich.

In der Literatur gibt es zwei Interpretationen dieses Fruchtknotentyps. Die eine führt die Bildung auf eine Verschmelzung der Blattbasen der Blütenblätter mit dem Fruchtblatt zurück, die andere auf ein Streckungswachstum, das den Blütenboden und einen Teil des Fruchtblattes erfasst. Das Streckungswachstum lässt sich beobachten, die Verschmelzung nicht, sie basiert auf einem theoretischen Modell.

Der unterständige Fruchtknoten lässt sich nicht aus der Struktur der vegetativen Pflanze ableiten.

Die Bildung von unterständigen Fruchtknoten markiert den Endpunkt einer Metamorphosereihe, an deren Anfang oberständige Fruchtknoten stehen.

Betrachtet man die Plastizität des Blütenbodens in goetheanistischem Sinne, dann muss man zwei Aspekte berücksichtigen:

1. Das Verständnis der Metamorphosereihe, die über das Einleben und Nachvollziehen der einzelnen Schritte erfolgt.
2. Die Art, wie Familien, bzw. Gattungen das Thema der Unterständigkeit aufgreifen, sich zu eigen machen, und wie sie aus einem allgemeinen Prinzip zu etwas Speziellem, Einzigartigem kommen.

Summary

The plasticity of the flower receptacle has so far little featured in Goethean science literature. Recent morphological papers on the inferior (hypogynous) ovary by *Judd* (2008), *Kuzoff* (2003), *Leins* and *Erbar* (2008) and *Soltis* (2003) significantly contribute to our understanding of the inferior ovary and the plasticity of the receptacle.

The shape of the flower meristem is initially conical. During the early development of the flower organs, the possibility arises that the flower primordium becomes initially disc-shaped, then cup-shaped and finally an inferior ovary in which the receptacle, together with the carpel, forms the pericarp of the ovary. Here it is not possible to assign a boundary between the floral axis and the carpel.

In the literature there are two interpretations of this kind of ovary. One attributes its formation to a fusing of the bases of the petals with the carpel, the other to a stretching growth that encompasses the receptacle and part of the carpel. The stretching growth is observable, but not the fusing, being based on a theoretical model.

The inferior ovary cannot be derived from the structure of the vegetative plant.

The formation of the inferior ovary marks the termination of a metamorphic series at the beginning of which is the superior ovary.

In considering the plasticity of the receptacle in the Goethean sense, two aspects must be taken into account:

1. An understanding of the metamorphic series that ensues from involvement with and comprehension of the individual steps.
2. The way families or genera deal with the theme of inferior ovaries, adopt them, and how from a general principle something special, unique arises.

Einleitung

Das Fruchten ist nach dem Keimen, dem Sprossen und dem Blühen die vierte Phase, die die Pflanze in ihrer Metamorphose durchläuft. Früchte können trocken, saftig oder fleischig sein. Früchte können ausschliesslich aus Fruchtblättern bestehen, wie z. B. bei Erbse und Kirsche. Der Blütenboden kann sich an der Fruchtbildung beteiligen, so beim Apfel. Im Falle des Dinkels ist das Ährchen (Vese) die Verbreitungseinheit und nicht das Dinkeln Korn.

Die Gruppe der bedecktsamigen Pflanzen unterscheidet sich von den nacktsamigen Pflanzen durch die Umhüllung der Samenanlage durch ein Fruchtblatt. Aber auch bei den nacktsamigen Nadelhölzern sind die Samen nicht einfach nackt der Umgebung ausgesetzt, sondern die Zapfen halten die Samen zunächst fest umschlossen. Das Umhüllende, die Hüllenbildung, die Bildung eines geschützten Zentrums ist ein wesentliches Element der Fruchtbildung.

Gerbert Grohmann (1981) behandelt in seinem Buch «Die Pflanze – ein Weg zum Verständnis ihres Wesens» die Fruchtbildung am Beispiel der Rosengewächse. Das Buch gibt eine Einführung in die goetheanistische Botanik und erschien 1948 in seiner letzten überarbeiteten Version. 40 Jahre später greift *Thomas Göbel* (1988) das Thema in seinem Buch «Die Pflanzenidee als Organon – angewandt auf die Rosenverwandten Europas» auf. Göbel geht aus vom Spross und unterscheidet an ihm Achse (Vertikalorganisation) und Blatt (Horizontalorganisation). Bei den Früchten der Rosengewächse stellt er bei Apfel, Mispel, Rose und Odermennig eine Dominanz der Vertikalorganisation fest, die Achse umhüllt bei diesen Früchten die Fruchtblätter. Bei Kirsche, Brombeere, Erdbeere und Nelkenwurz stellt er eine Dominanz der Horizontalorganisation fest, bei diesen Früchten sind die Fruchtblätter nicht vom Achsengewebe umhüllt.

Die Blütenachse bleibt achsenartig bei den oberständigen Fruchtknoten, sie kann aber auch becherartig werden im Falle der unterständigen Fruchtknoten. Göbel spricht dann zwar von einer Dominanz der Vertikalorganisation, des Sprossanteils, aber das Vertikale, das Achsenartige, geht bei dieser Dominanz verloren.

Es gibt keine neuere goetheanistische Literatur, die sich mit der Metamorphose des Blütenbodens befasst. Es sind aber in den letzten Jahren mehrere wissenschaftliche Arbeiten erschienen, die sich mit der Morphologie des Blütenbodens und insbesondere mit jener des unterständigen Fruchtknotens befasst haben (Judd, 2008; Kuzoff et al., 2001; Leins und Erbar, 2008; Soltis et al., 2003). Man hat festgestellt, dass es zwei Arten von Unterständigkeit gibt. Zur ersten Art, die auch pseudounderständig genannt wird, gehören die Kernobstarten Apfel und Birne. Bei der zweiten Art ist die Grenze zwischen Fruchtblatt und Blütenboden teilweise aufgehoben. Wie entstehen diese Fruchtknoten und was bedeutet das für das Verständnis der Pflanzenmetamorphose?

Plastizität des Blütenbodens – Stiele, Röhre, ober- und unterständige Fruchtknoten

Leins und Erbar geben in ihrem Buch «Blüten und Frucht» eine Gesamtübersicht über die Gestaltungsmöglichkeiten der Blütenachse (Leins und Erbar 2008, S. 103-112). Vor der Entstehung der Organanlagen ist der Blütenvegetationskegel mehr oder weniger gewölbt. Falls diese Form beibehalten bleibt, resultiert daraus eine konische Blütenachse. In diesem Fall befinden sich die Ansatzstellen der Blütenblätter (Kelch-, Kron- und Staubblätter) unterhalb des Fruchtknotens. Man nennt den Fruchtknoten oberständig. Das ist die Ausgangslage.

Nun können kreisförmige Segmente der Blütenachse sich durch gerichtetes Wachstum hervorheben. Es entstehen röhrenartige, bzw. säulenartige, Gebilde. Ist nur das Gynoeceum (die Gesamtheit der Karpelle) stielartig emporgehoben, dann spricht man von einem Gynophor (Beispiel Kapernstrauch). Sind Gynoeceum und Androeceum (die Gesamtheit der Staubblätter) emporgehoben, dann spricht man von einem Androgynophor (Beispiel Passionsblume), sind zusätzlich auch noch die Kronblätter betroffen, dann nennt man das säulenartige Gebilde ein Anthophor (Beispiel Gemeines Leimkraut oder Taubenkropf, *Silene vulgaris*).

Falls das Gynoeceum nicht betroffen ist, entstehen automatisch röhrenartige Gebilde. Sind Staubblatt- und Kronblattkreis betroffen, dann kann es eine Kronblatt-Staubblatt-Röhre (viele Beispiele, u. a. Korbblütler) geben. Ist zusätzlich noch der Kelchblattkreis betroffen, dann bildet sich eine becherförmige Struktur, die Blütenblätter befinden sich auf ihrem

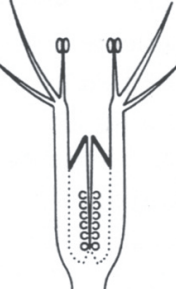
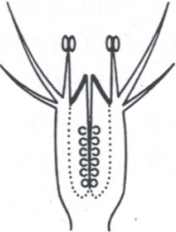
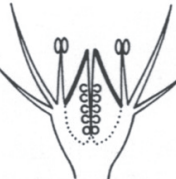
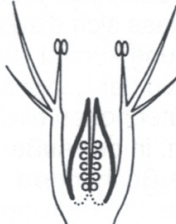
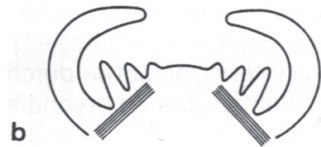


Abb. 1: Schemata zum Zustandekommen von unterständigen Fruchtknoten.

C = Fruchtblatt, P = Kronblatt, S = Kelchblatt; St = Staubblatt.
In der linken Spalte sind interkalare ringförmige Wachstumszonen in einen Blütenknospenlängsschnitt in Form paralleler Balken übertragen. In der rechten Spalte sind die ausgewachsenen Blüten wiedergegeben.

- a. Eine gleichmässige Ausdehnung einer anfänglich mehr oder weniger stark gewölbten Blütenachse ergibt einen oberständigen Fruchtknoten (*Gynoeceum*).
- b. Eine interkalare Wachstumszone ergreift Blütenhülle und Androeceum und führt zu einem Blütenbecher (*perigynes Hypanthium*), welches einen «mittelständigen» Fruchtknoten umgibt.
- c. Durch ein wenig intensives, auch die dorsalen Bereiche der Karpelle ergreifendes interkalares Meristem entsteht ein halbunterständiges *Gynoeceum*.
- d. Aus einem entsprechenden, aber verstärkten Wachstum resultiert ein unterständiger Fruchtknoten mit *gynoecealem Hypanthium* (Beispiel Liebstöckel).
- e. Die Kombination der Prozesse in b und d führt zu einem gynoecealen und perigynen Hypanthium in einer Blüte (Beispiel Gurke, Nachtkerze).

In der rechten Spalte sind die dorsalen Karpellflanken mit einer dickeren Linie ausgezogen, die Insertionsbereiche der Karpelle an der Blütenachse sind durch Punktierung angegeben (*Leins* und *Erbar* 2008, S. 108).

Rand. Im Zentrum des Bechers befindet sich hier das Gynoeceum. Bei den Rosengewächsen finden sich viele Beispiele (*Rosa*, *Agrimonia*). Der becherförmige Abschnitt wird *Hypanthium* (Blütenbecher) genannt (Abb. 1b). In der Mitte, am Boden der becherartigen Struktur, befindet sich der Fruchtknoten. Weil das Hypanthium den Fruchtknoten umringt, wird es auch als *perigyne Hypanthium* bezeichnet. Wird der Becher fleischig oder füllt der Fruchtknoten das Hypanthium aus, dann sieht es oberflächlich betrachtet aus, als ob der Ansatz von Kelch-, Kron- und Staubblättern direkt dem Fruchtknotenrand entspringen würde. Der Fruchtknoten befindet sich optisch unterhalb der Ansätze und wird als unterständig bezeichnet.

Es gibt eine zweite Art von Unterständigkeit, dabei bilden Becherwand und Fruchtknotenwand tatsächlich eine Einheit. Leins und Erbar bezeichnen diese Struktur als *gynoeceales Hypanthium* (Abb. 1d). Beispiele solcher Fruchtknoten finden sich bei der Gurke (*Cucurbitaceae*), der Nachtkerze (*Onagraceae*) den Glockenblumen (*Campanulaceae*), den Korbblütlern (*Asteraceae*) und bei den Doldengewächsen (*Apiaceae*).

Eine vieldiskutierte Frage war (*Leins 1972; Magin 1977; Kuzoff et al. 2001; Soltis et al. 2003*), ob man das gynoeceale Hypanthium: 1. als kongenitales Verschmelzungsprodukt von Fruchtknoten und Teilen der basalen Teile der Blütenorgane auffassen muss. Unter einem kongenitalen Verschmelzungsprodukt versteht man eine Form, die zwar aus mehreren Teilen entstanden gedacht wird, deren Verschmelzung während der Veranlagung aber nicht beobachtet werden kann. Die Verschmelzung sei gleichzeitig mit der Entstehung gebildet¹ oder 2. als eine Struktur, die sich erklären lässt durch interkalares Wachstum des becherförmigen Blütenbodens, das auch dorsale Bereiche der Karpelle ergreift (*Leins und Erbar 2008, S. 108*). Interkalares Wachstum ist Streckungswachstum, im Gegensatz zum meristematischen Wachstum werden beim interkalaren Wachstum keine neuen Organe veranlagt.

Die Studien von *Leins und Erbar (1985)* am Liebstöckel (*Levisticum officinale*), einem Doldengewächs, s. Abb. 3), zeigen interkalares Wachstum (Abb. 3.5 und 3.6). Eine Fusion von Fruchtblattanlage und Blütenbecher ist nicht feststellbar. In einer Studie an der Glockenblumenart *Downingia*

¹ In Abb. 4 und 5 ist das Septum ein Beispiel einer kongenitalen Verwachsung. Man kann anhand von morphologischen Reihen von verschiedenen Arten nachweisen, dass das Septum aus der Verschmelzung von Blatträndern von Fruchtblättern hervorgegangen ist. Diese Reihe fängt mit den freistehenden (chorikarpen) Fruchtblättern an und endet bei den Gynoeceen mit verwachsenen Fruchtblättern. Phyllombasen stehen dabei jedoch nie frei, daher kann man nur schwerlich von einer kongenitalen Verwachsung der Phyllombasen sprechen.

bacigalupii von Kaplan (1967) ist ein vergleichbares interkalares Wachstum feststellbar. Obwohl der Sachverhalt klar scheint, werden die Ergebnisse unterschiedlich interpretiert.

Die erste Interpretation, die den unterständigen Fruchtknoten als Verschmelzungsprodukt von Fruchtknoten und Teilen der Blütenorgane ansieht, beruft sich auf das Phyllommodell. Es besagt, dass ein Spross sich aus Blättern und den dazu gehörigen Achsensegmenten zusammensetzt. Fasst man die Kelch-, Kron- und Staubblattanlagen mit den sich darunter befindenden Achsensegmenten als strukturelle Einheiten (Phyllome) auf, dann muss man das Hypanthium als Zusammenschluss, als kongenitale Verwachsung der Phyllombasen sehen, denn bei einer konischen Blütenachse befinden sich die Phyllome in Kreisen angeordnet übereinander. Bei der Bildung eines Blütenbeckers (Hypanthium) sind die Phyllome ebenfalls in Kreisen angeordnet, liegen aber jetzt nebeneinander, wobei die Blatteile frei und die Blattbasen als miteinander verwachsen gedacht werden. Leins und Erbar lehnen diese Modellvorstellung mit ihren theoretischen, in den Abbildungen nicht feststellbaren Grenzen strikt ab. Leins und Erbar gaben ihrer Arbeit zur frühen Entwicklungsgeschichte des Apiaceen-Gynoeceums den Titelzusatz «Ein Beitrag zur Entmythologisierung des unterständigen Fruchtknotens». Es sei ein Mythos, dass Teile der Blüte mit dem Fruchtblatt in einem unterständigen Fruchtknoten verwachsen seien. Gemäss Leins und Erbar (1985, S. 58) ist der entscheidende Schritt, der zur Unterständigkeit des Gynoeceums führt, das interkalare Wachstum im Blütenboden, das auch dorsale Teile der Karpelle ergreift.

Bei Kuzoff et al. (2001), Soltis et al. (2003) und Judd (2008) hat sich die Ansicht von Leins und Erbar nicht durchgesetzt. Kuzoff et al. unterscheiden

1. Hypogyne Organogenese: Die Blütenachse bleibt konisch, der Fruchtknoten ist oberständig. Es gibt dann als Variante die Möglichkeit, dass die Blütenachse bis zur Veranlagung des Fruchtknotens konisch bleibt, dann aber becherförmig wird und der Fruchtknoten zwar oberständig veranlagt ist, sich aber am Grunde eines Blütenbeckers befindet, was als pseudounerständig bezeichnet wird. Die Bildreihen 1 und 2 in Abb. 2 zeigen die beiden Möglichkeiten einer hypogynen Organogenese.
2. Epigyne Organogenese: In diesem Fall wird die konische Blütenachse bei der Ausgliederung der Blütenblattanlagen zunächst scheibenförmig und anschliessend becherförmig. Bei der Veranlagung der Fruchtblätter ist die Insertionsstelle bereits schräg gestellt. Es bildet sich ein unterständiger Fruchtknoten, bei dem die Wandung als «synorganized region of congenitally fused floral appendages» (Kuzoff 2001, S. 202), bezeichnet wird, weshalb Kuzoff auch die Bezeichnung «appendicular epigynous» verwendet. Die Bildreihe 3 in Abb. 2 zeigt die epigyne Organogenese.

Das Schema (Abb. 2.) von Kuzoff ist in Bezug auf die Darstellung des sich entwickelnden Blütenbodens weniger schematisch als die Modelle von Leins und Erbar (Abb. 1). Das Schema in Abb. 2 berücksichtigt die Änderungen, die in dem sich bildenden Blütenboden stattfinden. In Abb. 1 wird der Eindruck erweckt, dass die unterschiedlichen Formen der Blüten von einem Stadium, das für alle Formen gleich ist, abgeleitet werden kann. Abb. 2 zeigt die gestalterischen Möglichkeiten des sich bildenden Blütenbodens während der Veranlagung der Blütenorgane. Bei *Leins* und *Erbar* (1985) kommt dieser Aspekt bei der konkreten Behandlung der Blütenbildung von Liebstockel zum Tragen (Abb. 3).

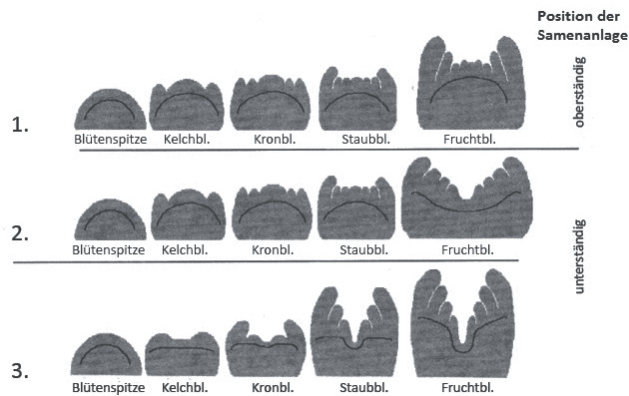


Abb. 2: Muster der frühen Blütenentwicklung und ihre Beziehungen zur Blütenarchitektur.

1. Oberständige Blüten, bei denen der Ansatz der Kelch-, Kron- und Staubblätter sich unterhalb des Fruchtknotens befinden, behalten in der Regel eine konvexe Blütenspitze.
 2. Blüten, bei denen der Ansatz der Kelch-, Kron- und Staubblätter gemeinsam angehoben ist und der Fruchtknoten dadurch unterhalb der Ansatzstellen sich befindet, haben ein ähnliches Wachstumsmuster auch noch während der Veranlagung des Fruchtknotens. Aber nach der Initiierung dehnt sich die Peripherie der Blütenspitze und wächst hoch, dadurch entsteht die Vertiefung im Zentrum der Blütenspitze, und der Fruchtknoten wird von der den Kelch-, Kron- und Staubblättern gemeinsamen Achse becherartig umhüllt.
 3. Hier beteiligt sich die Wandung des Fruchtknotens an der Bildung der sich becherartig wölbenden Achse. Auch diese Blüten fangen mit einer konvexen Blütenspitze an, aber während der Initiierung der Blütenhülle flacht die Spitze ab, und bevor oder während der Initiierung der Staubblätter bildet sich eine Vertiefung in der Mitte der Blütenspitze, hervorgerufen durch ringförmiges Heraufwachsen. Anschliessend wird der Fruchtknoten auf der Flanke der Vertiefung veranlagt (verändert nach *Kuzoff* et al. 2001).

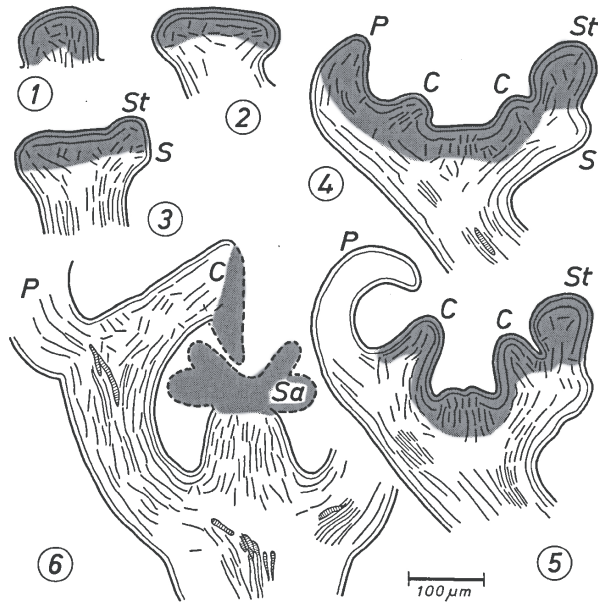


Abb. 3: Längsschnitte durch verschiedene Stadien von Blütenknospen des Liebstöckels (*Levisticum officinale*). Die Striche deuten Zellreihen an und widerspiegeln z. T. bevorzugte Teilungs- bzw. Zellvermehrungsrichtungen. Grau unterlegt ist das embryonale Gewebe. C = Fruchtblattanlage, P = Kronblattanlage, S = Kelchblattanlage (reduziert), Sa = Samenanlage und St = Staubblattanlage (Leins und Erbar 1985, S. 59). In 6 in der Mitte der Achse quergestreift, Procambium.

Beschreibung der ontogenetischen Vorgänge

Das hervorstechendste Merkmal des apikalen Sprossmeristems ist seine ständige Erneuerung. Es ist ein andauerndes quellendes Wachstum. Gliedert sich ein Teil des apikalen Meristems als Blattmeristem aus, wird bald wieder die ursprüngliche Grösse des Sprossmeristems hergestellt. Der grosse Unterschied zwischen Spross- und Blütenmeristem ist, dass beim Blütenmeristem die Erneuerung des apikalen Meristems bei der Veranlagung der Fruchtblätter eingestellt wird. Ein zweiter Unterschied ist das eingeschränkte Längenwachstum der Blütenachse nach der Veranlagung der Blütenorgane. Die Meristeme der Blütenorgane grenzen eng aneinander. Der Aspekt der Hemmung und Verbreiterung der Achse kommt in der Bezeichnung Blütenboden deutlicher zum Ausdruck als in der Bezeichnung Blütenachse.

Schauen wir die Vorgänge beim Liebstöckel (Abb. 3) genauer an. Bei den Blüten mit oberständigem Fruchtknoten behält das Blütenmeristem die

konvexe Form des Sprossmeristems bei. Bei den Blüten mit unterständigem Fruchtknoten flacht sich die konvexe Form ab und wird sogar konkav. Das Längenwachstum unterbleibt vollkommen. Die Erneuerung des Blütenmeristems im Zentrum hält zunächst noch an und es findet dementsprechend unterhalb und im Meristem ein Wachstum senkrecht zur Längsrichtung statt, es bildet sich eine Scheibe (Abb. 3.1 und 3.2). Sobald die Kelchblätter veranlagt werden, setzt das Längenwachstum unter den Kelchblattanlagen wieder ein, ebenso nach der Veranlagung der Kron-, Staub- und Fruchtblattanlagen (Abb. 3.3 und 3.4). In Abb. 3.4, spätestens aber in 3.5, dürfte das Blütenmeristem gänzlich in das Fruchtblattmeristem aufgegangen sein. Die Erneuerung des apikalen Meristems ist eingestellt. In 3.4 ist die Flankenbildung des Blütenbeckers zu erkennen. Die Becherbildung setzt sich in 3.5 und 3.6 fort. Die Flanke des sich bildenden Beckers streckt sich, und so ist auch der Abschnitt betroffen, der bis zur Fruchtblattanlage kurz vor der Veranlagung des Septums reicht (3.4). Dadurch bildet sich die ventrale Seite des Fruchtblattes in der Region zwischen Septum und dem Randmeristem des Fruchtblattes C in 3.4 und 3.5. Es ist also nicht so, wie Leins und Erbar schreiben, dass der unterständige Fruchtknoten entsteht, weil dorsale Bereiche der Karpelle durch ein interkalares Meristem ergriffen worden sind. Die dorsalen Bereiche kommen nicht zur Ausbildung. Das Eigentümliche ist, dass beim unterständigen Fruchtknoten der ventrale Bereich der Karpelle zusammen mit der Blütenachse eine *organische Einheit* bildet. Der Begriff *gynoeceales Hypanthialovarium* von Leins und Erbar zur Bezeichnung des unterständigen Fruchtknotens wird dieser Eigentümlichkeit gerecht. Die Aussenseite des Fruchtknotens ist Blütenachse, die Innenseite ist die Ventralseite der Karpelle. Die Aussenseite übernimmt funktionell die Aufgabe der dorsalen Seite des Fruchtblattes und erfüllt zusätzlich die Aufgabe der Versorgung des Perianths mit Nährstoffen. (Siehe auch Abb. 4.)

Diskussion

Die Vielfalt der Gestaltungsmöglichkeiten des Blütenbodens hängt zusammen mit der Plastizität des Blütenmeristems. Im Vergleich zur Sprossachse kommt zu der Vertikale noch die Horizontale hinzu, und damit eine ganze Palette von kugelig über konisch bis zu becherförmig gestaltete Blütenböden. Diese Gestaltungsbreite gibt es, soweit mir bekannt, für das vegetative Sprossmeristem nicht. Die konische Grundform bleibt beibehalten. Das es trotzdem wie bei den Asteraceae körbchenförmige Blütenstände geben kann, steht damit nicht im Widerspruch.

Ist die Bildung des unterständigen Fruchtknotens mit gynoecealem Hypanthium aus dem Typus des vegetativen Sprosses abzuleiten oder nicht? Sie wäre abzuleiten, wenn wir am vegetativen Spross Laubblätter

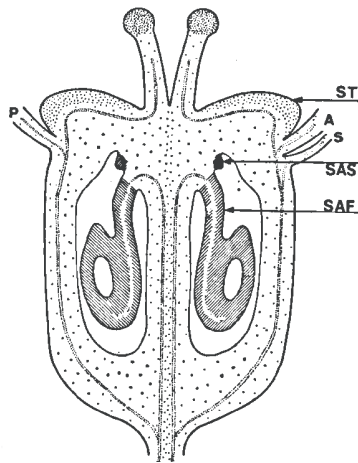


Abb. 4: Schematischer Längsschnitt durch eine zweigriffelige Apiaceen-Blüte. A = Staubblatt, P = Kronblatt, SAF = Samenanlage fertil, SAS = Samenanlage steril, ST = Stylopodium oder Nektarscheibe (Magin 1977).

mit ausgebildeter ventraler Seite finden würden, deren abaxiale (dorsale) Seite nicht zur Ausbildung kommt. Solche Blattformen gibt es nicht. Das Grundorganmodell der vegetativen Pflanze (= Typus der vegetativen Pflanze) lässt sich also nicht eins zu eins auf die Blüte übertragen. Das Spezielle am unterständigen Fruchtknoten ist, dass die Fruchtwand teils aus der ventralen Seite des Fruchtblattes und teils aus der Sprossachse hervorgeht. Das Fruchtblatt büsst an dieser Stelle seine Dorsiventralität ein, die so typisch für die Spreitenbildung ist.

Der Bildungsprozess des unterständigen Fruchtknotens erscheint als letzter Schritt in einer Reihe von Metamorphosen des Blütenbodens, angefangen bei einer halbkugeligen, konischen Form über eine scheibenartige und eine becherartige Form bis zum unterständigen Fruchtknoten, bei dem die Samenanlagen teils in dem Blütenboden becherartig eingebettet sind und die Grenze zwischen Blatt und Blütenachse verschwindet. Die Organbildung hat sich über Grenzen, die das Modell der Grundorgane postuliert, hinweggesetzt.

Wie kann man diese Metamorphosereihe goetheanistisch verstehen? Was heisst goetheanistisch verstehen?

Ich unterscheide zwei Aspekte, die wichtig sind für ein goetheanistisches Verständnis. Sie ergänzen einander:

1. Verständnis der Metamorphose. Die Pflanzenmorphologie, die eine Lehre der Pflanzenmetamorphose ist, zeigt die Zusammenhänge zwischen den Organen einer Pflanze von der Keimung bis zur Frucht- und Samenbildung auf. Die Metamorphose gibt die allgemeine Grundlage ab für individualisierende Gestaltungsprozesse.
2. Verständnis der Art, der Gattung bzw. Familie. Das Gattungs- bzw. Artsspezifische greift die allgemeinen Bildeprinzipien auf und führt zu der wunderbaren Vielfalt im Pflanzenreich.

Thomas Göbel (1988) versteht die Metamorphosereihe der Rosengewächse aus einem sich gegenseitiges Durchdringen von Spross- und Blattanteil. Er schaut auf das Verhältnis zwischen Fruchtblatt und Blütenachse bei den verschiedenen Früchten der Rosengewächse (Abb. 5). Bei der Kirsche überwiegt bei der Fruchtbildung das Fruchtblatt, beim Apfel überwiegt die

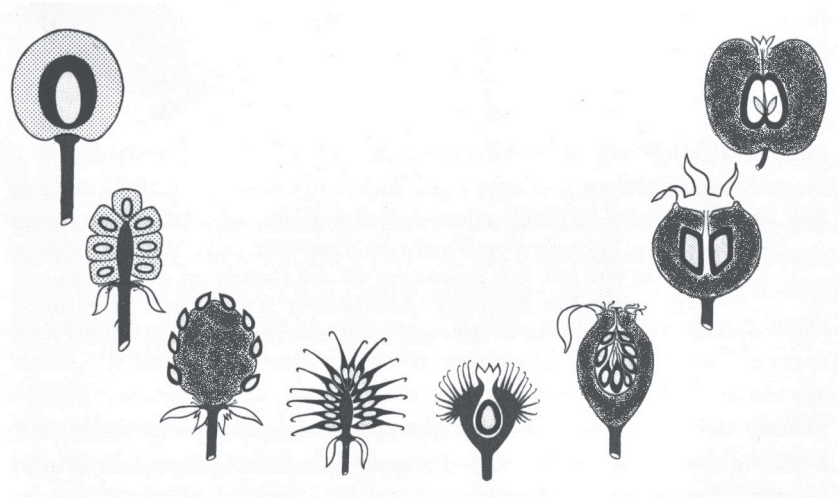


Abb. 5: Schematische Darstellung verschiedener Fruchtformen in der Familie der Rosengewächse. Von links nach rechts: Kirsche, Brombeere, Erdbeere, Nelkenwurz, Odermennig, Hagebutte, Mispel und Apfel. Links von der Mitte die Früchte, bei denen gemäss *Göbel* (1988) das Horizontalprinzip vorherrscht, rechts die Früchte, bei denen das Vertikalprinzip vorherrscht. *Göbel* versteht die Fruchtbildungen aus einem sich gegenseitiges Durchdringen (Pervasionsprinzip) der beiden Kraftpolaritäten Spross und Blatt zu einem einzigen Organ. Man kann allerdings auch das Neue, das sich in der Fruchtbildung zeigt, das das Ergebnis einer qualitativen Metamorphose ist, betonen. Das ist das Raumergreifende, Raumfüllende, das über die Vertikale des Sprossprinzips und über das Horizontale des Blattprinzips hinausgeht und sich nicht vollständig aus diesen beiden erklären lässt (Abb. verändert nach *Göbel*, 1988).

Blütenachse. Göbel schreibt: «In der Frucht durchdringen sich Vertikal- und Horizontalsystem gegenseitig.» Und: «Die Frucht unterliegt als Ganzes einem Metamorphoseprinzip, bei dem sich blatt- und sprossabkünftige Bildungen durchdringen. Das kann auf ganz verschiedene Weise geschehen. Überwiegt der sich stark polar metamorphosierende Sprossanteil, so bleibt der Blattanteil unverwandelt typusnah (Apfel). Überwiegt der sich stark polar metamorphosierende Blattanteil, so bleibt der Sprossanteil typusnah (Kirsche).» Mit stark metamorphosierend meint Goebel für das Fruchtblatt die Bildung von saftigem Steinobst (Kirsche) und für den Spross die Bildung von fleischigem Kernobst (Apfel). Nicht stark metamorphosierend sind bei Goebel die trockenen Früchte von Nelkenwurz (blattbetont) und Odermennig (sprossbetont). Schaut man die Längsschnitte in Abb. 5 an, dann finden sich rechts die Früchte, bei denen die Blütenachse zum Blütenbecher geworden ist, und es finden sich links die Früchte, bei denen die Blütenachse den Achsencharakter beibehalten hat. Rechts wird durch die Blütenachse ein Innenraum gebildet und die Achse nimmt stärker teil an der Fruchtbildung. Die Erdbeerfrucht bildet in der linken Hälfte eine Ausnahme, weil bei ihr die angeschwollene Achse das Fruchtfleisch liefert, im Gegensatz zu Brombeere und Kirsche.

Bei der Bildung der unterständigen Fruchtknoten wird die Blütenachse, wie wir gesehen haben, noch stärker in die Fruchtbildung einbezogen. Das Gegenteil findet statt, wenn zentrale Teile des Blütenbodens hervorgehoben werden wie beim Kapernstrauch, bei der Passionsblume oder beim Taubenkropf.

1. *Verständnis der Metamorphose*

Beim Übergang vom vegetativen Spross in die generative Blüte haben wir es mit einem qualitativen Schritt in der Metamorphose zu tun (*Schilperoord* 2011). Es reicht nicht aus, in der Blüte die Blütenorgane als Repräsentanten des Horizontalprinzips und die Blütenachse als Vertreter des Vertikalprinzips aufzufassen. In der Blüte verwandelt sich das Horizontalprinzip des Stängelblattes. Das Fruchtblatt breitet sich nicht mehr in die Horizontale aus, sondern bildet einen Innenraum. Die übrigen Blütenorgane verzichten auf die Spreitenbildung, der Blattgrund bildet die Grundlage für ihre Bildung. Dazu kommt als qualitativ neuer Impuls die Bildung der generativen Grundorgane Pollenkorn und Embryosack. (*Schilperoord* 2008)

Die Betrachtung des Blütenbodens zeigt zwei Tendenzen. Die Streckung, typisch für das Vertikalprinzip, kann sektorweise betont werden oder unterbleiben. Es können säulenartige, ringartige und becherartige Strukturen auftreten. Zu der Linie (Vertikal- oder Achsenprinzip) und Fläche (Horizontal- oder Blattprinzip) kommt die Innenräumlichkeit (Fruchtprinzip) hinzu.

Das lebendige, bewegliche Denken brauchen wir, um die Wachstumsprozesse nachzuvollziehen. Das Denken schult sich an diesen Prozessen, es erarbeitet sich die Bildsamkeit, die in diesen Prozessen waltet.

2. Verständnis der Art, der Gattung

Bei den unterständigen Fruchtknoten gibt es solche mit saftigen beerenartigen Früchten, Beispiel Gurke (Cucurbitaceae – Fabiden) (Abb. 6) und solche mit trockenen Früchten, Beispiele Nachtkerze (Onagraceae – Malviden) (Abb. 7), Doldengewächse (Apiaceae – Campanuliden), Glockenblume (Campanulaceae – Campanuliden) und die schon samenartigen Früchte (Achänen) der Korbblütler (Asteraceae – Campanuliden).



Abb. 6: Gurke (*Cucumis sativus*), weibliche Blüte vor der Befruchtung. Links unversehrt, rechts Längsschnitt durch die Blüte und den unterständigen Fruchtknoten. Der Pfeil weist auf die Grenze zwischen dem unterständigen Fruchtknoten (gynoeceales Hypanthium) und dem Blütenbecher (Hypanthium), der bis auf die Höhe der umgebogenen Narben im Zentrum der Blüte reicht. Die Staubblätter sind nicht ausgebildet. An der Basis des Blütenbeckers befindet sich Nektargewebe. Siehe Schema 1 e. Fotos: Peer Schilperoord.

Nehmen wir als Beispiele Gurke und Löwenzahn, dann zeigt sich, dass das Charakteristische der Unterständigkeit, die innige Verbindung von Blütenachse und Fruchtblatt, nicht darüber entscheidet, wie eine Familie damit umgeht und wie sie die Unterständigkeit in ihre Eigenart integriert. Bei



Abb. 7: Zweijährige Nachtkerze (*Oenothera biennis*) mit unterständigem Fruchtknoten (gynoeceales Hypanthium). Bis zur Pfeilspitze reicht der unterständige Fruchtknoten. Oberhalb der Pfeilspitze befindet sich der Blütenbecher (Hypanthium), der sich stielartig verlängert hat. Im Innern des hohlen Stiels befindet sich der Griffel. Der Stiel ist die gemeinsame Basis der Kelch-, Kron- und Staubblätter und hat Blütencharakter, wie das am Absterben rechts vom Pfeil zu sehen ist. Siehe Schema 1 e. Foto: Peer Schilperoord.

der Gurke bleibt die Fruchtbildung bodennah im Wässrig-Feuchten. Beim Löwenzahn ermöglicht die Unterständigkeit die Bildung von samenartigen Früchten, die in einem becherartigen Behälter reifen, der aus Hüllblättern gebildet ist. Beim Liebstöckel haben die Früchtchen ebenfalls den Charakter von Samen, werden aber vom Anfang an Luft und Licht ausgesetzt. Sie reifen in der Peripherie.

Das ist eine andere Blickrichtung, um die Frucht der Gurke und des Löwenzahns oder des Liebstöckels zu verstehen. Die Aufmerksamkeit richtet sich darauf, wie die jeweilige Art sich die allgemeinen Bildungsprozesse zu eigen macht.

Das Studium der Metamorphose führt zum Verständnis der grundlegenden, allgemeinen Gestaltungskräfte des Pflanzenreiches, das Studium

der Arten führt zum Verständnis der speziellen, individualisierenden Gestaltungskräfte.

Dank: Ich danke Ruth Richter und Michael Kalisch für Korrekturen und Hinweise.

Literatur

- Göbel, Th. (1988): Die Pflanzenidee als Organon. Niefern-Öschelbronn: Tycho-Brahe-Verl.
- Grohmann, G. (1981): Die Pflanze. Ein Weg zum Verständnis ihres Wesens. Stuttgart: Verl. Freies Geistesleben.
- Judd, W. S. (2008): Plant systematics. A phylogenetic approach. 3. Aufl. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Kaplan, D. R. (1967): Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. In: American Journal of Botany (54), S. 1274–1290.
- Kuzoff, R. K., Hufford, L., Soltis, D. E. (2001): Structural homology and developmental transformations associated with ovary diversification in *Lithophragma* (Saxifragaceae). In: American Journal of Botany 88 (2), S. 196–205.
- Leins, P., Erbar, C. (1985): Zur frühen Entwicklungsgeschichte des Apiaceen-Gynoeceums. Ein Beitrag zur Entmythologisierung des unterständigen Fruchtknotens. In: Bot. Jahrb. Syst. (106), S. 53–60.
- Leins, P., Erbar, C. (2008): Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie. 2., vollst. überarb. Aufl. Stuttgart: Schweizerbart.
- Magin, N. (1977): Das Gynoeceum der Apiaceae – Modell und Ontogenie. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90, S. 53–66.
- Schilperoord, P. (2008): Die Trennung der Geschlechter und die Bildung der Blütenorgane – Gestaltungsfreiheit. In: Elemente der Naturwissenschaft (88), S. 39–60.
- Schilperoord, P. (2011): Metamorphosen im Pflanzenreich. Lesen im Buch der Verwandlungen. Stuttgart: Verl. Freies Geistesleben.
- Soltis D. E., Fishbein M., Kuzoff R. K. (2003): Reevaluating the evolution of epigyny: data from phylogenetics and floral ontogeny. In: Int. J. Plant Sci. 164 S251-264.

Peer Schilperoord
Hauptstrasse 16
CH 7492 Alvaneu
schilperoord@bluewin.ch