Narben

Morphologie und Anatomie von Blüten und Blütenständen

© Dr. Veit M. DÖRKEN, Universität Konstanz, FB Biologie

1 Einleitung

Die Blüte der Angiospermen repräsentiert einen mehr oder weniger stark gestauchten Seitenspross oder Sprossabschnitt mit stark eingeschränkter Entwicklungsfähigkeit, der umgewandelte Blattorgane trägt, welche der Fortpflanzung dienen. Dieser Kurztrieb beendet nach der Ausbildung der Staub- und Fruchtblätter sein Wachstum. Meistens sind Staub- und Fruchtblätter 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, darauf die Fruchtblätter, 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) ist die sterile Hülle oft nur rudimentär ausgebildet oder fehlt gänzlich.

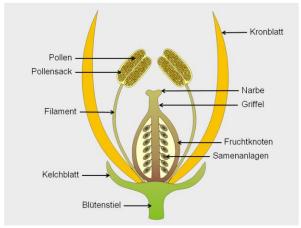




Abb. 1: Schematischer Aufbau einer Blüte mit gegliederter Blütenhülle;

Abb. 2: *Juglans regia*, weibliche Blüten; als Anpassung an Windbestäubung ist die Blütenhülle stark reduziert;

Bei einer diözischen Verteilung der Geschlechter gibt es 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.

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 (1901, 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 stachvosporen Blüten, bei denen die Sporangien ährenartig unmittelbar an Sprossachsen und nicht an Blättern inserierten (sprossbürtig).

Als **Blume** wird eine bestäubungsbiologische Einheit bezeichnet, die vom Bestäuber auch als solche, unabhängig von ihrem tatsächlichen morphologischen Aufbau, wahrgenommen wird. 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 perennis* (Gänseblümchen) entspricht ein Köpfchen einem Pseudanthium. Besteht eine Einzelblüte aus mehreren unabhängigen bestäubungsbiologischen Einheiten, wird jede dieser Einheiten als **Meranthium** (z.B. *Iris*) bezeichnet.



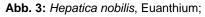




Abb. 4: Bellis perennis, Pseudanthium;

2 Blütenmorphologie

2.1 Blütenhülle

Die 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.





Abb. 5: Magnolia xsoulangiana, Perigon;

Abb. 6: Tulipa xgesneriana, Perigon;

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).

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 sog. **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.





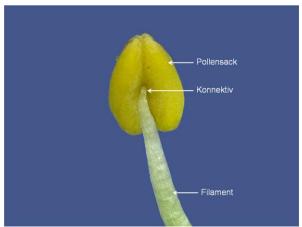
Abb. 7: Passiflora alata, strahlenförmige Nebenkrone; Abb. 8: Narcissus-Hybride, trichterförmige Nebenkrone;

Bei einigen Arten ist zwischen der Blütenhülle und den Staubblättern eine zusätzliche auffallend gefärbte und gestaltete Struktur ausgebildet, die als Nebenkrone (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 Paracorolla 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 Anhang des inneren Perigonblattkreises; 2. Die Paracorolla ist ein dorsaler Anhang des Androeceums.

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 alleinig aus umgewandelten, steril gewordenen Staubblättern hervorgegangen. 4. Der Kelch wird zwar auch in dieser Hypothese als von Hochblättern abgeleitet verstanden, während jedoch die Krone hier nicht mehr als aus eigenständigen Blattorganen hervorgegangen betrachtet wird. Vielmehr soll die Krone verschiedenen Ursprungs sein, so z.B. aus Nebenblättern oder dorsalen Blattanhängen der Kelchblätter. Diese Hypothese ist jedoch vielfach widerlegt und heute nicht mehr haltbar (WEBERLING, 1981).

2.2 Staubblätter (Mikrosporophylle)

Staubblätter sind die **männlichen reproduktiven Strukturen** 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 sog. sekundäre Polyandrie ist z.B. typisch für Hypericum (Johanniskraut) und Callistemon (Pfeifenputzerstrauch).





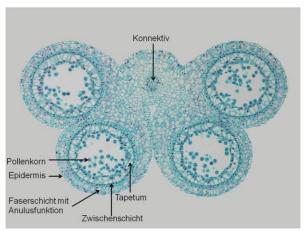
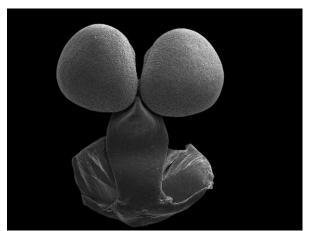


Abb. 10: Lilium candidum, Anthere im Querschnitt;

Das einzelne Staubblatt baut sich aus einem kleinen Stiel, dem Staubfaden (Filament), sowie den verwachsenen Staubbeuteln (Antheren) auf. Verbindungstück, das das Filament mit den Antheren verbindet, wird Konnektiv genannt. Bei den meisten Arten sind die Antheren aus zwei sog. 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, die sog. Schwundschicht, die zum Zeitpunkt der Pollenreife oft nicht mehr vorhanden ist. Die innerste Zellschicht ist das **Tapetum**, welches an der Ausbildung der Pollenwände beteiligt ist. Aus einer einzigen primären Archesporzelle 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.

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 z.B. in den Klemmfallenblumen der Seidenpflanzengewächse (Asclepiadaceae) und den (Orchidaceae) Orchideen der Asclepiadaceae ist der Polleninhalt zweier benachbarter Antheren durch einen sog. 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 Übertragungseinheit des Pollens in den Orchideen wird als **Pollinarium** bezeichnet.



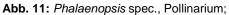




Abb. 12: Hoya carnosa, Pollinium;

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.



Abb. 13: *Mimosa pudica*, Blütenstand; rosa Filamente übernehmen die Schauwirkung;

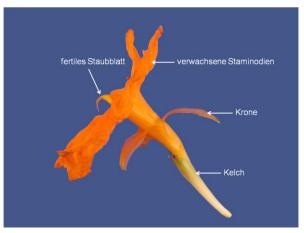


Abb. 14: Costus barbartus, Staminodien übernehmen die Schauwirkung;

2.3 Fruchtblätter (Makrosporophylle)

In einer zwittrigen Blüte folgen auf die männlichen (Staubblätter) die weiblichen reproduktiven Strukturen, die sog. Fruchtblätter. Die Fruchtblätter (**Karpelle**) tragen die Samenanlagen. Die Gesamtheit aller Karpelle einer Blüte wird als **Gynoeceum** bezeichnet.

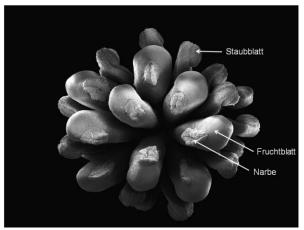


Abb. 15: Drymis winteri, ursprüngliche Zwitterblüte;

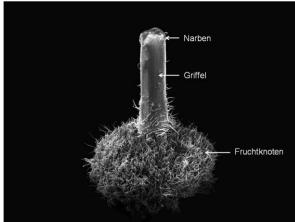


Abb. 16: Tilia platyphyllos, Fruchtknoten;

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, die sog. **Narbe**, die die Aufgabe des Polleneinfanges übernimmt, ausgebildet. Zwischen Ovar und Narbe ist meist ein mehr oder weniger langer steriler Abschnitt (**Griffel**) ausgebildet.

Das nahezu geschlossene Karpell lässt sich 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* (Winteraceae) ist die Narbe noch auf dem Karpellrücken ausgebildet.

Aufgrund der Ausbildung und Lage der übrigen Blütenorgane zum Fruchtknoten lassen sich verschiedene Blütentypen kategorisieren. Wenn alle übrigen Blütenorgane oberhalb des Fruchtknotens inserieren, so spricht man von einem unterständigen Fruchtknoten. Die Blüte ist in dem Fall epigyn. Bei einer perigynen Blüte inserieren die übrigen Blütenorgane etwa auf halber Höhe des Fruchtknotens. Der Fruchtknoten steht in diesem Falle halbunterständig. Inserieren alle Blütenorgane hingegen 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 inseriert, ist er nicht mittelständig, sondern oberständig. Daher sollte auf die Bezeichnung mittelständig verzichtet werden. Der Fruchtknoten liegt nur tief in einem krugförmigen Blütenbecher verborgen, der aus der Verwachsung von Kelch-, Kron-, und Staubblättern hervorgegangen ist.

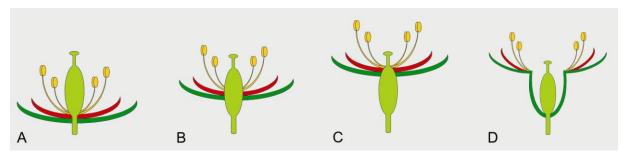


Abb. 17: Fruchtknotenstellung; A: oberständig; B: halbunterständig; C: unterständig; D: "mittelständig";

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, spiralig angeordneten, freien Kapellen, wie z.B. bei *Magnolia* oder *Drymis*, 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** bzw. **chorikarpen Gynoeceum**. 2. Sind mehrere Karpelle so mit einander verwachsen, dass sie eine gemeinsame kongenital verwachsene Ovarhöhle ausbilden, so spricht man von einem **coenokarpen Gynoeceum**.

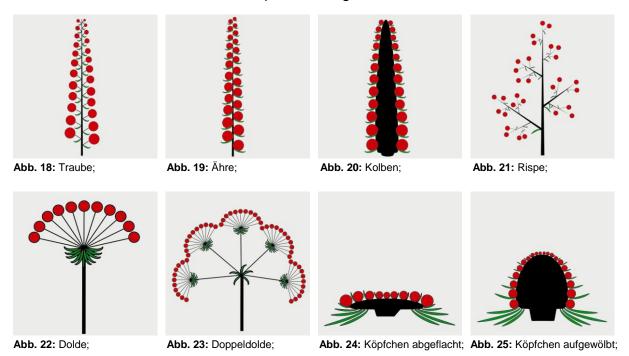
Im Bereich des Griffels sind die Karpelle entweder frei (z.B. Aquilegia und Nigella) oder sie sind vollständig miteinander verwachsen (z.B. Tulipa). Ist der Fruchtknoten in einem coenokarpen Gynoeceum durch eine echte Scheidewand gefächert, wird dies als Synkarpie bzw. als coeno-synkarpes Gynoeceum bezeichnet (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-parakarpen Gynoeceum (z.B. Passiflora). Zwischen den beiden Formen sind häufiger auch Übergangsformen ausgebildet.

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.

3 Blütenstände

Blüten stehen entweder einzeln an der Sprossachse oder zu mehreren in Blütenständen (Infloreszenzen). Dabei können die Infloreszenzen sich 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.

Dabei steht jede Einzelblüte in der Achsel eine Tragblattes (**Braktee**), demzufolge ist eine Infloreszenz eine mehr oder weniger stark verzweigte Struktur. 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. Infloreszenzen lassen sich unter verschiedenen Gesichtspunkten typologisieren. Schließt die Infloreszenz 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 ist der Blütenstand offen (**polytele Infloreszenz**) wie bei Ähren, Trauben, Kolben und Köpfchen einiger Asteraceae.



Eine **Traube** ist ein Blütenstand mit einer langgestreckten Blütenstandsachse und zahlreichen gestielten Einzelblüten. Jede Einzelblüte steht jeweils in der Achsel eines Tragblattes. Stehen in einer Traube anstelle der gestielten Einzelblüten **Cymen** (Blütenstände bzw. Teilblütenstände), deren Achsen mit einer terminalen Blüte abschließen und 1 oder 2 Vorblätter tragen, aus denen dann die weitere Verzweigung erfolgt, werden diese dann als **Thyrsus** bezeichnet. Die **Ähre** unterscheidet sich von der Traube nur durch die ungestielten Einzelblüten. Der **Kolben** entspricht vom Aufbau her einer Ähre, jedoch ist die Blütenstandsachse stark verdickt. Sitzen die ungestielten Blüten an einer kugeligen, aufgewölbten oder scheibenartigen Blütenstandsachse, so spricht man von einem **Körbchen** bzw.

einem Köpfchen. Inserieren an einer Sprossachse von einem Punkt ausgehend zahlreiche lang gestielte Einzelblüten, so spricht man von einer **Dolde**. Die Tragblätter der Einzelblüten in einer Dolde werden als Hülle (Involucrum) bezeichnet. Stehen anstelle der Einzelblüten einer solchen Dolde wiederum Dolden, so liegt eine **Doppeldolde** vor, die Dolden 2. Ordnung werden Döldchen genannt. Die Tragblätter der Dolden heißen hier in der Gesamtheit ebenfalls Hülle, die Tragblätter der **Döldchen** werden zusammen als Hüllchen (= Involucellum) bezeichnet. In **Rispen** schließt sowohl die Hauptinfloreszenzachse als auch jede Seitenverzweigung mit einer Blüte ab. Der Verzweigungsgrad nimmt innerhalb einer Rispe von der Basis zur Spitze ab.

4 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. beim Veilchen (Viola, Violaceae) 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, Lamiaceae); 2. Transversal-zygomorphe Blüten bei denen die Spiegelebene in der Transversalebene liegt und 3. Schräg-zygomorphe Blüten, in denen Spiegelebene schräg zwischen Median- und Transversalebene disymmetrischen Blüten gibt es zwei Spiegelebenen (jeweils eine in der Medianund 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 Immergrün (*Vinca*, Apocynaceae) gibt es aufgrund der in sich gedrehten/asymmetrischen Kronblätter keine Symmetrieebene. Der Drehwinkel der einzelnen Kronblätter zueinander berechnet sich entsprechend dem in radiärsymmetrischen Blüten.

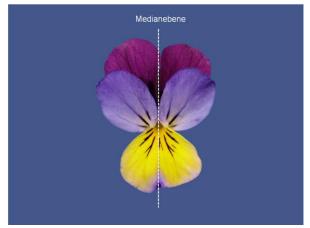


Abb. 26: Viola tricolor, mediane Zygomorphie;

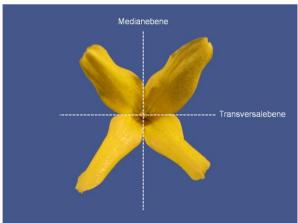


Abb. 27: Forsythia × intermedia, Disymmetrie;



Abb. 28: Narcissus-Hybide, Radiärsymmetrie;



Abb. 29: Vinca minor, Drehsymmetrie;

5 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.

EICHLER, A. W. (1954): Blüthendiagramme. Band 1. – Koeltz, Eppenhain.

GIFFORD, E. M. & FOSTER, A. S. (1996): Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3. Aufl. – Freeman and Company, New York.

HESS, D. (1990): Die Blüte – eine Einführung in Struktur und Funktion, Ökologie und Evolution der Blüten. – Ulmer, Stuttgart.

LAM, H. (1950): Stachyospory and Phyllospory as factors in the natural system of the Cormophytes. – Svensk. Bot. Tidskr. **44:** 517-534.

- LEINS, P. & ERBAR, C. (2010): Flower and Fruit; Morphology, Ontongeny, 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, TH. (2005): Botanische Bestimmungsübungen. 2. Auflage. Ulmer, Stuttgart.
- TROLL, W. (1957): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Band 2. Fischer, Jena.
- WEBERLING, F. (1981): Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Ulmer, Stuttgart.
- WETTSTEIN, R. (1890): Zur Morphologie der Staminodien von *Parnassia palustris*. Ber. dt. bot. Ges. 8: 304-309.
- WETTSTEIN, R. (1901): Handbuch der systematischen Botanik. 1. Auflage. Deuticke, Wien.
- WETTSTEIN, R. (1935): Handbuch der systematischen Botanik. 4. Auflage. Deuticke, Leipzig & Wien.