

## Zur Anthese des Schlangen-Knöterichs (*Bistorta officinalis*, *Polygonaceae*) und verwandter Arten

ROLF WISSKIRCHEN

**Zusammenfassung:** Der Blühablauf (die Anthese) von fünf Arten der Gattung *Bistorta* (*B. officinalis*, *B. vivipara*, *B. amplexicaulis*, *B. affinis*, *B. vacciniifolia*) wird detailliert beschrieben. Hierdurch können bestehende Wissenslücken gefüllt und Fehlbeschreibungen korrigiert werden. Eingangs wird zum besseren Verständnis zunächst die Gattung kurz charakterisiert und der Bau der *Bistorta*-Blüte detailliert beschrieben. Der Schwerpunkt der Untersuchung liegt auf der Anthese des Schlangen-Knöterichs. Vier Stadien der Anthese können unterschieden werden: 1. Heraustreten der inneren Staubblätter bei noch nahezu geschlossener Blüte, 2. Heraustreten der äußeren Staubblätter mit partieller Blütenöffnung, 3. Heraustreten der Griffel, 4. Anwinkelung der Blütenstiele an die Blütenstandsachse. Für *B. officinalis* ist ein zweimaliges Blühen typisch, das aber nicht akropetal von unten nach oben, sondern radial (entlang der Wickelachse) von innen nach außen erfolgt, was zu dem bekannten Lampenputzer-Aspekt der Blütenstände führt. Abweichungen vom normalen Blühverhalten werden beschrieben. Die Verhältnisse bei *B. vivipara* sind ähnlich, doch die Wickel sind einblütig und die Fortpflanzung erfolgt in der Regel rein vegetativ über Bulbillen in der unteren Hälfte der Blütenstände. Bei *B. amplexicaulis* und *B. affinis* öffnen sich im Gegensatz zu den Vorgenannten die Blüten ganz weit, und die Anthese erfolgt in Form von akropetalen Blühwellen. Die Strategie von *B. amplexicaulis* ist es, mithilfe vielblütiger Wickel und jeweils relativ weniger Blüten gleichzeitig über einen langen Zeitraum Bestäuber anzulocken. Für *B. affinis* gilt ersteres weniger, doch sorgen auch hier ständig neue Blütentriebe für eine Dauerpräsentation, wobei mit Farbwechseln der jeweilige Bestäubungsstatus der Blüten angezeigt wird. Auffällig bei allen *Bistorta*-Arten ist die zygomorphe, fast dreieckige Form der Blüten in bestimmten Stadien der Anthese. In der Diskussion wird versucht dieses Phänomen zu erklären. Zwei Deutungsvarianten werden beschrieben: die eupentamere These, die die Blüten als 5-zählig und die Blütenhülle

als einkreisig betrachtet, sich dabei auf neuere Erkenntnisse der Phylogenie stützend; dem wird vom Autor die pseudopentamere These entgegengesetzt, die von zwei Blütenhüllkreisen ausgeht sowie davon, dass die *Polygonaceen*blüte strukturell 3-zählig ist. Diese hat den Vorteil, dass sich damit die morphologischen Besonderheiten, die bei der Anthese zutage treten, besser erklären lassen.

**Abstract:** On the anthesis of the snake knotweed (*Bistorta officinalis*, *Polygonaceae*) and related species. The flowering process (anthesis) of five species of the genus *Bistorta* (*B. officinalis*, *B. vivipara*, *B. amplexicaulis*, *B. affinis*, *B. vacciniifolia*) is described in detail. Existing gaps in knowledge are filled and wrong descriptions are corrected. First, for a better understanding the genus is shortly characterized and the structure of the *Bistorta* flower is described in detail. The focus of the study is on the anthesis of the Common Bistort. Four phases of anthesis can be distinguished: 1. emergence of the internal stamens from still nearly closed flowers, 2. emergence of the outer stamens with partial flower opening, 3. extrusion of the styles, 4. angulation of the flower pedicels to the inflorescence axis. For *B. officinalis* two-fold flowering is typical. This does not proceed acropetally from bottom to top but radially (along the lateral cyme axes) from inside to outside, which leads to the well-known lampbrush aspect of the inflorescences. Deviations from normal flowering behaviour are described. The situation in *B. vivipara* is similar, but the lateral cymes are 1-flowered and reproduction usually takes place vegetatively with bulbils in the lower half of the inflorescences. In contrast to the above species, the flowers of *B. amplexicaulis* and *B. affinis* open widely and anthesis takes place in the form of acropetal flowering waves. The strategy of *B. amplexicaulis* is to use multi-flowered cymes and to present only few flowers at the same time in order to attract pollinators over a long period. For *B. affinis* the former is less valid, but in this species new

flowering shoots serve the extended presentation of flowers. The respective pollination status of flowers is indicated by colour changes. The zygomorphic, almost triangular shape of the flowers at certain stages of anthesis is striking in all *Bistorta* species. The discussion attempts to explain this phenomenon. Two explanatory variants are described. The eupentamerous hypothesis considers flowers to be truly pentamerous and the perianth consists of one whorl of tepals. This hypothesis is based mainly on recent phylogenetic findings. The author instead favours the pseudopentamerous hypothesis, which assumes two whorls of organs in the perianth and that the polygonaceous flower is structurally trimerous. The advantage of the latter interpretation is that the morphological peculiarities observed in the anthesis can be explained better.

---

Rolf Wisskirchen  
Hubertusstraße 19, 53498 Bad Breisig;  
rolf-wisskirchen@t-online.de

---

## 1. Einleitung

Wohlvertraut und schön ist das Bild der rosafarbenen, an Lampenputzer erinnernden Blütenstände des Schlangen-Knöterichs (*Bistorta officinalis*), welches sich im Mai und Juni in flächenhafter Ausprägung in extensiv genutzten Feucht- und Bergwiesen bietet (Abb. 1). Doch auf die Frage des Blühablaufs – wenn man sich denn diese stellt – findet man kaum eine befriedigende Antwort. Auf den ersten Blick bietet die Literatur ein scheinbar ausreichendes Maß an Informationen. Tatsächlich aber erweist sich das meiste als falsch oder ungenau, und das, obwohl sich die Art doch alljährlich in so reicher Weise zur Beobachtung und Untersuchung anbietet. Aber manchmal behindert geglaubtes und tradiertes Wissen das zu sehen, was wirklich ist. Man braucht nur die Zeichnung der Blüte von *B. officinalis* in dem Buch "Docks and Knotweeds of Britain and Ireland" (AKERROYD, 2014: 46) zu betrachten. Denn weder ist – wie dort gezeigt – die Blüte bei der Anthese kelchförmig geöffnet, noch tritt bei allen Blütenblättern ein Mittelnerv leistenförmig hervor. Vor allem aber sind die männlichen Blütenorgane

mit 4 langen und 4 kurzen Staubblättern völlig falsch wiedergegeben. Gewiss, die Gesamtzahl 8 stimmt, doch gibt es innerhalb der ca. 50 Polygonaceen-Gattungen nirgendwo eine solche Blüte! Tatsächlich sind es immer 3 innere und 5 äußere Staubblätter. Zumindest ist das die Grundkonstellation bei Gattungen mit 5 Blütenblättern wie *Bistorta*, *Persicaria*, *Polygonum* s. str., *Fallopia*, *Fagopyrum*, *Koenigia* s. l., *Atraphaxis*, *Muehlenbeckia*, *Polygonella*, *Coccoloba*, *Antigonon* u. a. – Reduktionen kommen vor, aber keine grundlegenden Abweichungen.

Warum das so ist und warum dieser Punkt zum Verständnis des Ganzen nicht unwichtig ist, wird noch näher zu erläutern sein. Offenbar hat die Zeichnerin zwar gesehen, dass es lange und kurze Staubblätter gibt, aber geglaubt, die Staubblattkreise müssen wohl gleichzählig vier sein. Auch bei KNUTH (1899: 350) findet sich diese Angabe, die er einer Publikation von Ludwig entnimmt: „1. Männliches Stadium der primären Blüten, und zwar entwickeln sich erst 4, dann die anderen 4 Staubblätter“. Ansonsten findet man bei KNUTH durchaus eine Reihe von detaillierten und stimmigen Angaben, so auch, dass sich die Anthese in Phasen einteilen lässt. Deutlich weniger informativ ist KUGLER (1970: 241). Zudem schreibt er als Anmerkung zu den Staubblättern „Ihre Antheren öffnen sich intrors“ (nach innen gerichtet). Das ist nur zum Teil richtig, da es nur auf die 5 Staubblätter des äußeren Kreises zutrifft, nicht aber auf die 3 des inneren Kreises, die sich stets extrors (nach außen gerichtet) öffnen. Im Hinblick auf die Dynamik der Blütenstands-Anthese bemerkt RECHINGER (1958: 410): „Das Aufblühen der einzelnen Scheinähren erfolgt von unten nach oben, und zwar in zwei ‚Blühwellen‘; jede Scheinähre zeigt mithin ein zweimaliges Aufblühen.“ Diese Feststellung besitzt einen wahren Kern, ist im Wesentlichen aber falsch. Zwar gibt es *Bistorta*-Arten, bei denen das in etwa der Fall ist, doch nicht so beim Schlangen-Knöterich, auf den sich die Aussage ja bezieht. Der bei der Vollblüte so auffällige gleichmäßige zylindrische Lampenputzer-Habitus der Blütenstände ließe sich mit akropetalen Blühwellen nicht erklären. Erfreulich genau sind dagegen neuere Beobachtungen zur Anthese in der Flora Nordica (KARLSSON 2000). Hier heißt es richtig (S. 253) "flowers connivent at anthesis" und (S. 251) "Flowers slightly zygomorphic", dass also die Blüten bei der Anthese weitgehend



Abb. 1: Extensiv genutzte Feuchtwiese mit Massenbestand von Schlangen-Knöterich (*Bistorta officinalis*) nahe der Burg Baldenau bei Hundheim im Hunsrück, 20.6.2021 – Extensively used wet meadow with a large population of Common Bistort (*B. officinalis*) near the castle Baldenau at Hundheim in the Hunsrück mountains.

geschlossen bleiben und zudem leicht zygomorph sind. Allerdings sind dies alles nur Puzzleteile eines größeren Bildes, solche mit ± richtigen und solche mit ± falschen Aussagen. Ein klares Gesamtbild ergibt sich daraus nicht. Darum soll hier versucht werden, ein möglichst vollständiges und stimmiges Bild der Anthese des Schlangen-Knöterichs und seiner Verwandten zu zeichnen.

## 2. Methoden

Im Botanischen Garten in Bonn wurden Vergleichskulturen mit verschiedenen *Bistorta*-Arten angelegt. Kurz vor Blühbeginn wurden bei 5 Pflanzen pro Art jeweils 10 Blütenstände mit Filzstift markiert und der Anthesezustand der Blüten täglich notiert. Die Entwicklung der Wickel, zu denen diese Blüten gehören, wurde ebenfalls erfasst. Die Beobachtungen erstreckten sich je nach Art zwischen 3 Wochen und mehreren Monaten – zumindest so lange, bis die Gesetzmäßigkeiten erkannt werden konnten. Genauer untersucht wurden Pflanzen von

*B. officinalis*, *B. affinis* und *B. amplexicaulis*. Ergänzende Beobachtungen wurden an *B. vivipara* und *B. vacciniifolia* gemacht. Der Bau der Blüten und Blütenstände wurden anhand von Lebend- und Herbarmaterial analysiert und zeichnerisch sowie fotografisch festgehalten.

## 3. Grundlagen

### 3.1 Die Gattung *Bistorta*

Der Gattungsname *Bistorta* bedeutet „zweimal gewunden“, was sich auf das im Boden befindliche schlangenartig gewundene Rhizom von *B. officinalis* bezieht (Abb. 2). Schon der Arzt und Kräuterbuchautor FUCHS (1542: 772) kannte diese Art und ihre Merkmale sehr genau. Er nennt sie „Naterwurz“ und beschreibt sie unter der alten Bezeichnung „Serpentaria“. Bezogen auf das heilkundlich wichtige Rhizom merkt er an: „Hinc est quod herbariis nostri temporis Bistorta dicatur.“ [Daher von den Kräuterkundigen unserer Zeit Bistorta genannt]. Es ist noch nicht lange her, da nannte man diese und viele

weitere Arten der *Polygonaceae* alle einheitlich „*Polygonum*“ = Knöterich. So sah man auch im Rahmen der Flora Europaea keinen Grund für mehr als eine Gattung (WEBB & CHATER 1963, AKEROYD 1993). Allerdings reihte man sie dort durchaus in Sektionen, so wie es LINNÉ (1753: 359 ff) getan hatte, der die schon lange vor ihm bestehenden und auch von ihm selbst akzeptierten Gattungen *Bistorta*, *Persicaria*, *Polygonum* und *Helxine* (= *Fagopyrum* + *Fallopia*) nur deshalb zu einem *Polygonum* s.l. zusammenlegte, weil ihre gemeinsame summarische Blütenformel  $P5 A8 G3$  als „Octandria Trigyna“ (= Achtmännig-Dreiweibisch) so besser in sein Sexualsystem passte. Bis in neuere Zeit blieb man weitgehend bei dieser Fassung der Gattung *Polygonum* s.l. Schaut man aber genauer hin,

nimmt die Zahl trennender Merkmale schnell zu. HEDBERG (1946) gehörte mit zu den ersten, die die Grenzen in diesem Komplex neu steckten. Er untersuchte die Pollentypen der *Polygonaceae* und konnte in dem Verwandtschaftsbereich *Polygonum* s.l. große konstante Gruppen-Unterschiede finden, was auch durch die Nichtkreuzbarkeit von Arten zwischen diesen Gruppen unterstrichen wird. Später kamen Untersuchungen des Fruchtwandaufbaus (HARALDSON 1978, RONSE DE CRAENE et al. 2000), der Haartypen (LERSTEN & CURTIS 1992), der floralen und extrafloralen Nektarien (RONSE DE CRAENE & SMETS 1991) und weitere Details (WISSKIRCHEN 1998, S. 377) hinzu. Während man in Osteuropa schon früh zu den oben genannten vorlinne'schen Gattungen zurückging,



Abb. 2: Die stark gewundenen Rhizome von *Bistorta officinalis* (Wurzeln wurden entfernt) bestehen aus vielen kurzen, verdickten Internodien. Sie erklären den Gattungsnamen: Bis = zweifach, torta = gedreht. – The strongly twisted rhizomes of *B. officinalis* consist of many short and thickened internodes (roots removed). They explain the genus name: Bis = double, torta = twisted.

blieb man im westlichen Europa lange Zeit reserviert. Als Kompromiss zwischen enger und weiter Fassung des *Polygonum* s.l. kam zeitweise der Vorschlag von RONSE DE CRAENE & AKEROYD (1988) mit der Trennung von *Polygonum* und *Persicaria* s.l. (incl. *Bistorta* und *Aconogonon*) in Anwendung. Dieser hat sich aber nicht bewährt und wurde vom Erstautor später selber aufgegeben. WILSON (1988), WISSKIRCHEN (1998) und KARLSSON (2000) propagierten ungeachtet dessen die neue (= ursprüngliche) Sichtweise. Den allgemeinen Durchbruch in der Akzeptanz brachten aber erst Ergebnisse molekularer Untersuchungen, insbesondere die von GALASSO et al. (2009) und SCHUSTER & al. (2015). *Polygonum* s.l. erweist sich demnach als ein Polyphylum, als künstliche Gruppierung, die drei Verwandtschaftsgruppen umfasst, nämlich die Triben *Polygoneae* (*Polygonum* s. str., *Atraphaxis*, *Duma*, *Fallopia* s.l., Knorringia), *Fagopyreae* (*Fagopyrum*) und *Persicarieae* (*Persicaria*, *Koenigia* s.l., *Bistorta*). *Bistorta* ist – im Gegensatz zu der weltweit verbreiteten Gattung *Persicaria* mit tropisch-subtropischem Schwerpunkt – eine relativ junge Gattung mit meridionaler bis

borealer Verbreitung. Ihre Hauptentfaltung fällt mit der Orogenese des Himalaya zusammen, wo sich auch heute noch ihre Diversitätszentren in Höhenlagen zwischen 1 000 und 5 000 m befinden – in China allein 22 Arten (ANJEN & al. 2003). Von dort und von anderen zentralasiatischen Gebirgen konnten im Laufe der Zeit einzelne Arten der Gattung *Bistorta* westwärts bis nach Europa und Nordafrika sowie ostwärts bis nach Japan und Nordamerika gelangen (vgl. KADEREIT & al. 2008). Das ist der Grund, warum *B. officinalis* noch heute ihren Schwerpunkt in den Mittel- und Hochgebirgen hat. Für *B. vivipara* gilt dies noch mehr. Die Präferenz für kühle luftfeuchte Berglagen spiegelt die Herkunft der Pflanzen wider. Neben den auffälligen dichten, oft zylindrischen Blütenständen erkennt man die Gattung an Merkmalen wie verdickten Blattrandnerven (Abb. 3), einzelligen weichen stumpfen Haaren, glaskugelartigen sehr kleinen Narben, langen, wenig spreizenden Griffeln und an den drei Doppelnektarien an der Basis der inneren Staubblätter. Die Ochrea ist weder gewimpert (*Persicaria*) noch zerschlitzt (*Polygonum* s. str.). Nächstverwandt ist die Gattung mit *Koenigia* s.l.,



Abb. 3: *Bistorta macrophylla*: Das Bild zeigt ein für die Gattung typisches Merkmal: verdickte Blattrandnerven. China, NW Yunnan, Malong Feng, 3440 m; 29.7.1996; B. Dickoré. – The picture shows a typical character of the genus: thickened nerves along the leaf margin.

die ebenfalls im Himalaya ihren Schwerpunkt hat. In manchen Regionen werden junge *Bistorta officinalis*-Bätter gegessen. Die wichtigste Nutzung besteht aber in pharmakologisch wichtigen Inhaltsstoffen (gegen Durchfall, Entzündungen, Blutungen) und in der Verwendung als Zierpflanzen (VÖGELI & al. 2009). Eine monographische Bearbeitung der Gattung fehlt leider bislang.

### 3.2. Der Blütenbau von *Bistorta*

Der Blütenbau von *Bistorta* (Abb. 4) ähnelt den Verhältnissen bei den anderen genannten Gattungen des früheren *Polygonum* s.l., unterscheidet sich aber in einigen Details sowie durch die Form und Auffälligkeit der Blütenstände. Die zwittrigen Blüten sind im Ganzen entweder weiß, rosa, pinkfarben, rot oder purpurn gefärbt. Die Blütenhülle ist ein tief geteiltes petaloides Perigon, welches nicht in Kelch und Krone differenziert ist. Auf den ersten Blick kaum wahrnehmbar besteht es dennoch aus zwei Kreisen. Seitlich im Bereich der Transversalen liegen die zwei Blütenblätter des äußeren Perigonkreises, die zusammen mit den Brakteen

und tütenförmig verwachsenen hyalinen Vorblättern eine Kospenschutz-Funktion bieten, dann aber bei der Anthese zusammen mit den drei inneren Blütenblättern Teil der Anlockungs-Funktion werden. An ihrer Spitze besitzen sie auf der Außenseite ± deutlich einen kleinen Kiel, der wohl zur Stabilisierung der Tepalen und zur Funktionsverstärkung beim Öffnen oder Schließen der Blüte dient (Abb. 5). Diese äußeren Blütenhüllblätter, die man mit T1 und T2 bezeichnen kann, umschließen beidseitig das in der oberen Mediane (der Abstammungsachse zugewandt) gelegene Blütenblatt T4 und im Bereich der unteren Mediane die beiden seitlich davon gelegenen Blütenblätter T3 und T5, wobei T3 das Tepalum T5 deckt. Nach Galle (1977) beschreibt die Entwicklung der Blütenorgane eine Schraube von außen nach innen: von der Blütenhülle über die Staubblattkreise bis hin zum Fruchtknoten. Die hier verwendete Nummerierung der Tepalen orientiert sich daran. Der Umlaufsinn der Schraube wechselt bei jeder nachfolgenden Blüte innerhalb einer Wic-kels. Diese fünf Blütenblätter bilden bei voller Blütenöffnung einen 5-zähligen Blütenstern mit etwa gleichen Abständen zueinander.

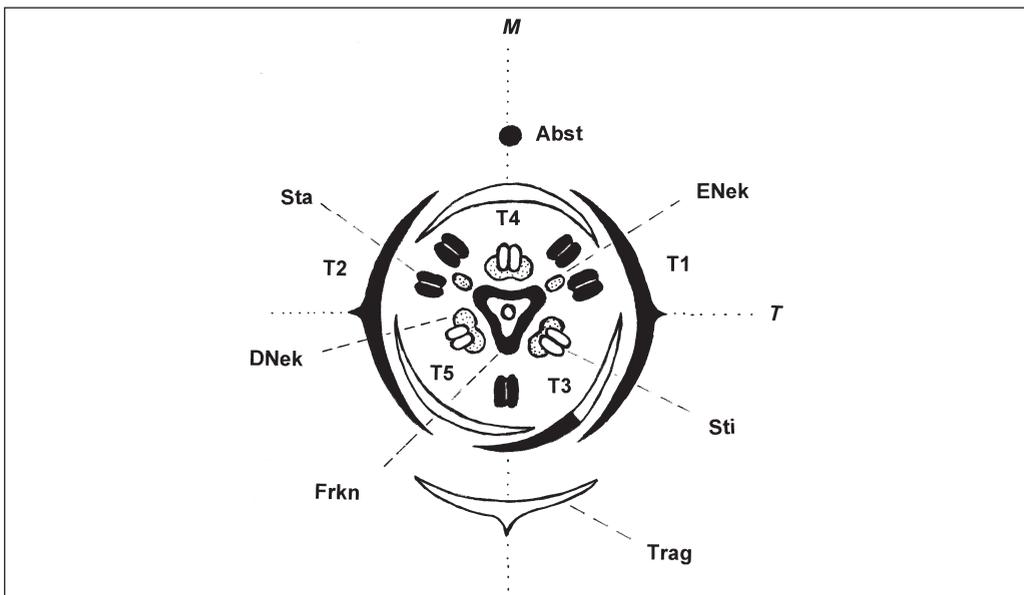


Abb. 4: Blütendiagramm von *Bistorta*: Abst = Abstammungsachse, Trag = Tragblatt, T1, T2 = äußere Tepalen, T4, T5 = innere Tepalen, T3 = Doppel-Tepalum, Sta = äußere Staubblätter, Sti = innere Staubblätter, DNek = Doppelnektarium, ENek = Einzelnektarium, Frkn = Fruchtknoten, M = Mediane, T = Transversale. – Flower diagram of *Bistorta*: Abst = pedicel axis, Trag = bract, T1, T2 = outer tepals, T4, T5 = inner tepals, T3 = double tepal, Sta = outer stamens, Sti = inner stamens, DNek = double nectary, ENek = single nectary, Frkn = ovary, M = median plane, T = transversal plane.



Abb. 5: Blütenknospen von *Bistorta officinalis* kurz vor der Anthese. Die beiden seitlichen Tepalen hüllen – zumindest auf der Oberseite – die Blüte ganz ein und haben apikal kleine Kiele. – Flower buds of *Bistorta officinalis* shortly before anthesis. The two lateral tepals envelop the flower completely – at least on the upper side – and are apically shortly keeled.

Das hier Blütenblatt T3 genannte Tepalum ist – je nach Interpretation – ein Doppel- oder Übergangstepalum, d. h. es erscheint wie aus zwei verschiedenen Teilen hälftig zusammengesetzt. Es ist nicht etwa intermediär ausgeprägt, sondern die eine Hälfte entspricht den Merkmalen des äußeren Kreises (T1, T2), die andere den Verhältnissen des inneren Kreises (T4, T5). Nicht selten besitzt es auch zwei Haupt-Längsnerven (alle anderen Blütenblätter haben nur einen). Es repräsentiert den verbindenden Übergang zwischen den zwei Blütenblattkreisen. Die morphologische Differenzierung dieses T3-Tepalums ist bei *Bistorta* insgesamt gering. Funktional kommt sie aber deutlich zum Tragen (siehe unten). Auf diese 5 etwas ungleichen Blütenhüllblätter folgen nach innen 5 Staubblätter (Stamina), die aber nicht gleichmäßig verteilt sind, sondern von 3 Ursprungsarten ausgehen und auf Lücke zu den 3 inneren Tepalen stehen. Es handelt sich dabei um 2 Staubblattpaare im Bereich der oberen Transversalen und um ein einzelnes Staubblatt in der unteren Mediane. Ihre Antheren sind intrors gerichtet, d. h. sie öffnen sich nach innen. Von ihren drei Ursprungsarten richten sich die 5 Filamente bei voller Blütenöffnung so aus, dass sie zu der Blütenhülle auf Lücke stehen. Auf Lücke zu den 3 Ursprungsarten der äußeren Staubblättern bzw. genau vor den inneren Tepalen stehen die 3 inneren Staubblätter, die sich extrors öffnen (nach außen gerichtet). An den Filamentbasen dieser 3 Stamina befindet sich jeweils ein verwachsenes Doppelnektarium (Abb. 6, 24). Zwei

weitere kleinere Einzelnektarien liegen basal zwischen den Staubblattpaaren des äußeren Staubblattkreises. Das Blütenzentrum wird von einem einfächerigen, aus drei Fruchtblättern verwachsenen oberständigen Fruchtknoten gebildet (parakarp-coenokarp). Nach oben geht der Fruchtknoten in 3 getrennte, gleichwohl einander genäherte, lange schlank-zylindrische Griffel über, die am Ende eine kleine glatte, kugelige Narbe tragen. Am Grunde des Fruchtknotens steht innen aufrecht (orthotrop) auf einem kurzen Stiel (Funikulus) eine einzige Samenanlage. Die Blütenformel lässt sich summarisch mit  $P_5 A_5+3 G(\underline{3})$  bzw. vereinfacht mit  $P_5 A_8 G(\underline{3})$  angeben.



Abb. 6: *Bistorta officinalis*: Blick in die präparativ geöffnete Knospe vor der Anthese aus der Position von T4 gesehen. Die Antheren der drei inneren, extrorsen Staubblätter stehen oberhalb derjenigen der äußeren, introrsen Staubblätter. Die Pfeile deuten auf das mit der Filamentbasis verwachsene Doppelnektarium. – View into the opened bud before anthesis, seen from the position of T4. The anthers of the three inner extrorse stamens are above those of the outer introrse stamens. The arrows point at the double nectary connected with the filament base.

## 4. Ergebnisse

### 4.1 *Bistorta officinalis* (Schlangen-Knöterich, Schlangen-Wiesenknöterich)

Die Blüten von *Bistorta* (und allen anderen Polygonaceen-Gattungen) stehen nicht als Einzelblüten an der Blütenstandsachse, sondern

das, was wie Einzelblüten erscheint, sind in Wirklichkeit Wickel, d. h. stark gestauchte zyrmöse, meist wenigblütige Teilblütenstände. Der Gesamtblütenstand (Lampenputzer) ist demnach ein Thyrsus, doch ist der geläufige Begriff Scheinähre hier zum Verständnis günstiger und ausreichend genau. Bei *B. officinalis* umfassen die Wickel meist 2 oder 3 Blüten. Selten sind sie ganz oben auf 1 Blüte reduziert oder ganz unten auf 4 Blüten vermehrt. Innerhalb jedes Wickels entwickeln sich die Blüten nacheinander. Die älteste Blüte von ihnen, die an der „Basis“ des Wickels sitzt, ist die, die als erste unter beginnender Rosafärbung und zunehmender Größe zwischen den Brakteen sichtbar wird. Wenn die Blütenknospen eine ausreichende Größe erreicht haben, beginnt die Anthese mit der Öffnung der Blüte und der sukzessiven Präsentation der Sexualorgane. Die goldbraunen, oben zugespitzten Tragblätter (Brakteen),



Abb. 7: *Bistorta officinalis*: Stadium I der Anthese. Die inneren Staubblätter treten heraus, oft angeführt von dem vor T4 liegenden Staubblatt in der oberen Mediane. Bonn, Botanischer Garten, 12.5.2004; R. Wisskirchen – Stage I of anthesis. The inner stamens emerge, often led by the stamen in front of T4 in the upper median plane.

die zuvor in ihrer Gesamtheit die noch dünnen Scheintrauben dachziegelartig umhüllten und schützten, treten in den Hintergrund. Bei der Anthese lassen sich morphologisch-funktional vier Stadien unterscheiden.

**Stadium I** – Stets sind die Blüten des Schlangenknoterichs protandrisch (vormännlich). Als erstes verlängern sich die drei inneren Staubblätter und schieben sich oben aus der noch fast ganz geschlossenen Blüte heraus. Das geschieht allein schon deshalb so, weil ihre Antheren über denen der inneren Staubblätter liegen (Abb. 6) und so den Ausgang vollständig versperren. Zweifellos ist das so beabsichtigt, und man findet eine solche Anordnung auch bei anderen *Bistorta*-Arten. Nicht selten erscheint zunächst nur ein einziges Staubblatt (Abb. 7). Die geschlossene länglich-ovale Blüte zusammen mit dem oben herausragenden einzelnen



Abb. 8: *Bistorta officinalis*. Stadium II der Anthese: Die seitlichen Tepalen (T1, T2) öffnen sich und lassen die Staubblätter des äußeren Staubblattkreises weit heraustreten. Bonn, Botanischer Garten, 12.5.2004. – Stage II of anthesis: The lateral tepals (T1, T2) open and allow the stamens of the outer circle to protrude widely.

Staubblatt hat dann Ähnlichkeit mit einem züngelnden Schlangenkopf, sodass sich der Name Schlangen-Knöterich auch hier bewahrheitet. Auch Volksnamen wie Otter- und Natternzunge (RECHINGER 1958) deuten darauf. Dieses einzelne Staubblatt ist das vor T4 liegende in der oberen Mediane, also das der Blütenstandsachse zugewandte. Wenig später treten das 2. und 3. Staubblatt aus dem inneren Kreis hinzu. Die Pollensäcke der inneren Staubblätter öffnen sich nach außen (extrors), wobei die Antheren nun in die Waagerechte schwenken – bedingt durch ein sich verdünnendes Konnektiv. Die nur schwach aneinander haftenden Pollen fallen nach und nach heraus und werden vom Wind verfrachtet. Ein gewisses Ausmaß an Windbestäubung ist daher anzunehmen. In diesem ersten Stadium ist die Blüte selbst aber noch weitgehend geschlossen. Stadium I dauert in der Regel nur einen Tag.

**Stadium II** – Erst in der 2. männlichen Phase ändert sich das Aussehen der Blüte. Nun erscheinen gleichzeitig oder ein wenig nacheinander die 5 Staubblätter des äußeren Kreises, die seitlich aus der Blüte heraustreten, was dadurch möglich wird, dass sich synchron die beiden seitlich stehenden Tepalen (T1 und T2) des äußeren Blütenhüllkreises zurückspreizen (Abb. 8, 9). Die drei inneren Tepalen umschließen gleichwohl weiterhin das Blüteninnere. Es findet also nur eine partielle Blütenöffnung statt. Der Begriff „Glöckchen“ passt nicht. Die Blüten zeigen in dieser Phase vielmehr eine deutliche Zygomorphie, ja sogar eine leichte Monosymmetrie. Das erinnert ein wenig an Fabaceen-Blüten oder an die Verhältnisse bei Kreuzblümchen (*Polygala*). Es zeigt sich hier, dass die zwei Staubblatt- und Blütenblattkreise unabhängig voneinander agieren und spezifische Funktionen haben.



Abb. 9: *Bistorta officinalis*: Im Stadium II der Anthese erscheinen die Blüten zygomorph mit schwacher Tendenz zur Asymmetrie. Während die äußeren Tepalen sich öffnen, umschließen die inneren Tepalen weiterhin das Innere der Blüte. Das abaxiale, hier unten liegende Doppeltepalum T3 versucht, beiden Funktionen gerecht zu werden. Es entsteht andeutungsweise eine Dreiecksstruktur. – In stage II of anthesis the flowers appear zygomorphic with a slight tendency to asymmetry. While the outer tepals open, the inner tepals continue to enclose the stamens and the gynoceum. The abaxial double tepalum T3 below tries to fulfill both functions. A triangular structure emerges.

Die Stamina des äußeren Staubblattkreises treten nun rechts und links infolge der Öffnung der äußeren Tepalen paarweise heraus, das einzelne Staubblatt in der unteren Mediane bahnt sich seinen Weg nach außen unten in der Lücke zwischen T5 und T3 und bleibt nicht selten in der Entwicklung etwas zurück. Die fünf Antheren des äußeren Staubblattkreises haben relativ große Pollensäcke, die sich ausschließlich nach innen (intrors) öffnen. Es dürften die sein, die vor allem für die Bestäubung durch Insekten verantwortlich sind, während man für die Funktion der inneren Stamina Windbestäubung annehmen möchte – also eine evolutionär-ökologische Doppelstrategie. Mit dem Erscheinen der äußeren Stamina zeigt sich zugleich eine glänzende Flüssigkeit am Grund der Blüte, die von den Nektarien erzeugt wird (vgl. Abb. 22). Die Nektarproduktion lockt vor allem Tagfalter und Bienen an. Selbstbestäubung findet nicht statt (WISSKIRCHEN 2001a). Auch das Stadium II dauert nicht lang, meist nur 2–3 Tage.

**Stadium III** – Nach dem Verwelken der Staubblätter beginnt die weibliche Phase der Blüten. Die drei schlanken Griffel in der Mitte der Blüte verlängern sich, treten aus der Blüte heraus und überragen schließlich das Perigon deutlich (Abb. 10, 11). Ihre kleinen, kugelförmigen, glänzenden Narben sind nun bestäubungsbereit. Parallel fallen nach und nach alle Antherenreste ab. Das weibliche Stadium dauert in der Regel 3–4 Tage.

**Stadium IV** – Nach der Bestäubung beginnt der Blütenstiel, sich aktiv nach oben zur Infloreszenzachse hin zu biegen, bis die Blüte schließlich in einem sehr spitzen Winkel der Infloreszenzachse anliegt (Abb. 12, 13). Dass dies geschieht, hat einen leicht erkennbaren Grund. Die jetzt in Fruchtbildung befindliche Blüte macht „die Bühne“, d. h. den Platz, frei für die zweite „Blühwelle“. Die bereits bestäubten Blüten ziehen sich also aus der außen liegenden Präsentations-Position (Blühsphäre) ins Innere des Blütenstands in die Reifungs-Position (Fruchtsphäre) zurück und bilden dort die Nussfrüchte aus. Das Anwinkeln des Blütenstiels erfolgt innerhalb weniger Tage. Die eigentliche Fruchtbildung benötigt aber fast einen Monat.

Bei der zweiten „Blühwelle“ passiert das Gleiche wie unter Stadium I–IV beschrieben. Diese



Abb. 10: *Bistorta officinalis*. Stadium III – weibliches Stadium. Nachdem die Staubblätter verwelkt sind, strecken sich die dünnen langen Griffel mit ihren kleinen, kugelförmigen Narben so weit aus der Blüte wie zuvor die Staubblätter. Bonn, Botanischer Garten, 12.5.2004. – Stage III – female stage. After the stamens wilted, the thin long styles with their small spherical stigmas elongate to the same length as before the stamens.

Blüten sind etwas länger gestielt (ca. 6 mm) als die der ersten Blühwelle (ca. 4 mm) und stehen bei ihrer Anthese fast waagrecht von der Blütenstandsachse ab (die 1. Blüte stand noch etwas nach oben gewinkelt).

Das für die Art typische Lampenputzer-Stadium wird erreicht. Jetzt wirkt der Blütenstand besonders dick. Im unteren Teil der Infloreszenz entwickeln die Wickel oft noch eine dritte Blüte. Vereinzelt kommt es im basalen Bereich sogar zur Entwicklung einer vierten Blüte. Das sich nach außen Strecken der Blüten bei der Anthese und das nachfolgende Wiederanwinkeln der Blüten im Rahmen sukzessiver Fruchtbildung ist charakteristisch für den Schlangenknoterich und bezeugt die hohe Ökonomie seiner Anthese. Das erkennt man auch schon an der Art und Weise, wie die Blütenorgane dicht gepackt und

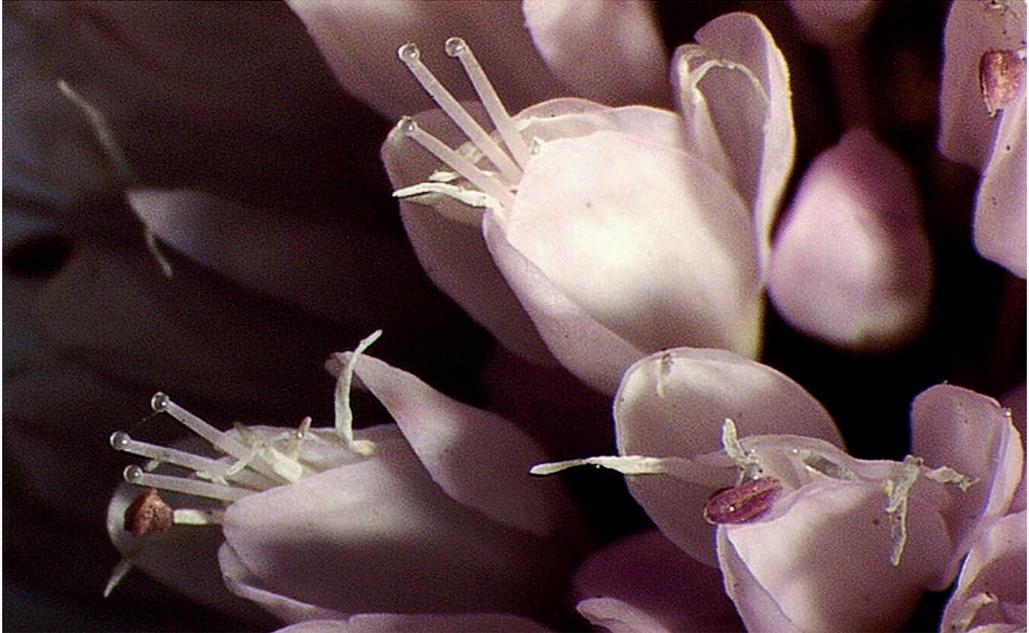


Abb. 11: *Bistorta officinalis*: In der weiblichen Phase (Stadium III) der Anthese schließen sich die Blüten wieder etwas und die drei Griffel mit ihren markanten glaskugelartigen Narben treten heraus. – In the female stage (stage III) of anthesis, the flowers again close slightly and the three styles with their distinctive glass-ball-like stigmas emerge.

ohne Zwischenraum im späten Knospenstadium erscheinen.

Im Zuge der anschließenden Fruchtbildung, die längere Zeit in Anspruch nimmt, verfärbt sich die Blüte von weißlich-rosa nach dunkelrosa und bildet so einen farblichen Kontrast zu den weiter außen befindlichen bestäubungsbereiten Blüten. Offenbar handelt es sich um ein Farbsignal an Bestäuber, ein Zeichen dafür, dass diese Blüten keinen Nektar mehr bieten und nicht mehr angefliegen werden sollen.

Bei der Fruchtreife neigen sich die seitlichen Tepalen (T1, T2) wieder nach innen, und die drei inneren 3 Tepalen werden infolge Nussvergrößerung etwas nach außen gedrückt, sodass im Endeffekt alle Tepalen der Frucht locker anliegen (Abb. 12), im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Polygonum* s. str. oder *Persicaria*, wo die Blütenhülle die reife Frucht meist fest umschließt.

Die scharf dreikantige Nussfrucht, die denen von *Rumex*-Arten ähnelt, wird so lang wie oder etwas länger als das jetzt zusehends verschrumpelnde Perigon. Sie verfärbt sich von zunächst hellgrün langsam über oliv bis nach dunkelbraun. Sind die Nussfrüchte reif, fallen sie samt der anhaftenden Blütenhülle

ab, während die angewinkelten Blütenstiele an der Infloreszenzachse verbleiben. Die Abbruchstelle der Frucht liegt bei *B. officinalis* direkt unterhalb des Blütenbodens. Die Entwicklung der Nussfrüchte zeigt oft einen Vorsprung im apikalen Bereich der Blütenstände, möglicherweise deshalb, weil die Wickel dort nur 2- oder gar 1-blütig sind, d. h. Blüten eines Wickels weniger miteinander um Nährstoffe konkurrieren. Nichtbefruchtete Blüten fallen ohne Fruchtknotenvergrößerung bald ab. Blütenknospen im apikalsten Bereich entwickeln sich teilweise gar nicht. Die sehr gleichmäßige Entwicklung der 1. Blüte wird bei der 2. und 3. Blüte nicht mehr erreicht, d. h. die Synchronisierung nimmt ab. Die von unten nach oben unterschiedliche Zahl der Blüten, Unterschiede im Synchronverhalten und Nichtbestäubung einzelner Blüten führen in späten Stadien der Anthese dann zu einem in Form und Farbe „unordentlichen“ Bild der Blütenstände. Das ist es, was man in fortgeschrittener Blütezeit vielfach sieht und in seinen Ursachen und Entstehungszusammenhang nicht versteht. In der Hauptblütezeit findet man alle beschriebenen Blütenstadien nebeneinander in einer Population. Das sichert den Bestäubungserfolg.



Abb. 12: *Bistorta officinalis*: Fruchtstand: Zu Beginn der Fruchtbildung (Anthese-Stadium IV) winkeln sich die Fruchtsiele der Scheinähren-Achse an. Das Perigon umschließt später die dunkelbraune reife Frucht in lockerer Weise. Bonn, Botanischer Garten, 20.6.2004 – Fruiting stage: At the beginning of fruit formation (anthesis stage IV) the fruit pedicels bend upwards to the inflorescence axis. The perianth loosely encloses the dark brown mature fruit.



Abb. 13: *Bistorta officinalis*: Nach dem Abfallen der reifen Nussfrüchte bleiben die Fruchtsiele zurück und zeigen deutlich ihre angewinkelte Position. Bonn, Botanischer Garten, 24.6.2004 – After the mature nuts have fallen off, the pedicels remain and clearly show their bent position.

## Entwicklung der Scheinähren (Thyrsen)

**a) Normale Entwicklung:** Die für die einzelnen Blüten geschilderte Anthese innerhalb einer Scheinähre erfolgt bei allen Blüten des zylindrischen Blütenstands synchron, und das weitgehend in allen Stadien. Häufig beginnt das Aufblühen zwar unten ein klein wenig früher (seltener oben), doch auch dann ist der zeitliche Vorsprung nur gering. Die Regel ist ein synchrones Aufblühen aller Wickel einer Scheinähre und damit eine sehr gleichmäßige Dicke der Scheinähre in allen Blühphasen. Auf keinen Fall kann hier von akropetalen Blühwellen – wie etwa bei *Plantago media* oder *Veronica* (*Pseudolysimachion*)-Arten – die Rede sein, höchstens von zentrifugalen Blühwellen, die die Abfolge der Blüten eines Wickels von innen nach außen repräsentieren. Bei anderen *Bistorta*-Arten gibt es akropetale Blühwellen aber durchaus.

Die Länge der Scheinähren schwankt zwischen 2 und 8 cm. Meist sind es 4 bis 5 cm. Beim Öffnen der 1. Blüte hat die Scheinähre einen Durchmesser von etwa 1 cm. Beim Öffnen der länger gestielten zweiten Blüte erreicht dieser 1,5–2 cm. Die 3. Blüte, die sich nur im unteren Teil der Scheinähre entwickelt, ist noch länger gestielt. An der Spitze der Scheinähre befindet sich ein schmaler dichter Schopf von blütenlosen Brakteen, die im unteren Teil noch einzelne sterile Blütenknospen tragen können. Der Blühraum insgesamt hat (bezogen auf das Perigon) einen Durchmesser von 2 cm, bezogen auf die Staubblätter einen Durchmesser von 2,5 cm. Dass die zweite Blüte sich weiter nach außen strecken muss, um gut gesehen zu werden, erklärt sich aus dem Fruchtraum, den die 1. Blüte trotz Anwinkelung einnimmt.



Abb. 14: *Bistorta officinalis*: Abweichender Blütenstand einer Akzession im Bonner Botanischen Garten. Während bei anderen Akzessionen der gleichen Art die Anthese ganz normal verläuft, entstehen bei der abgebildeten Population im Sommer an der Basis der Scheinähre viele gestielte Seiteninfloreszenzen. 11.5.2000 – Deviating inflorescence of an accession in the Bonn Botanical Garden. While in other accessions of the same species anthesis is normal, many stalked lateral inflorescences occur at the base of the main inflorescence in summer in the population shown.

**b) Abweichungen:** Die geschilderten Verhältnisse gelten für die Hauptblütezeit (Spätfrühling bis Frühsommer je nach Höhenlage) und für „normale“ Pflanzen. An Nachblühern, die sich im montanen Bergland noch bis in den August hinein entwickeln, beobachtet man oft leichte Veränderungen. Es überwiegt dann in den Blütenständen die Tendenz zu einer  $\pm$  akroptalen Aufblühfolge, wobei aber die Blühzeitunterschiede von unten nach oben immer noch relativ kurz sind, sodass sich eine gleitende Reihe und keine richtige Blühwelle ergibt. Im Tiefland ist eine deutliche zweite Blüte der Art nicht selten, wie sich bei der Kultur in Gärten zeigt. Auch hier kommt es zu den geschilderten Abweichungen. Zugleich erscheint am Grunde der Scheinähre oft eine kleine Nebenähre,

meist nur wenige Wickel umfassend. Im Botanischen Garten in Bonn zeigte eine von mehreren kultivierten Populationen ein besonders stark abweichendes Verhalten, das sich jedes Jahr wiederholte. Während im Frühjahr die Verhältnisse noch ganz den oben beschriebenen entsprachen, waren die meisten Blütenstände im Sommer keine einfachen Scheinähren mehr. An der Basis der Blütenstände entwickelten sich viele längere Stiele und bilden kleine, kugelige Teilblütenstände aus, sodass sich im Ganzen eine Art traubige Rispe ausbildet (Abb. 14).

Wie ist das zu erklären? Zum einen könnte es sich um eine zufällige Mutation handeln, zum anderen aber könnte die Erscheinung als Atavismus, als Rückfall in einen phylogenetisch früheren Zustand, per Genaktivierung (bzw. -deaktivierung) gedeutet werden. Wäre es eine normale Mutation, würden die Blütenstände im Frühjahr und Sommer wohl gleich abweichend aussehen. Dies ist aber nicht der Fall. Von daher wird hier der Atavismus-Hypothese der Vorzug gegeben. Bekannt ist, dass *Bistorta*  $\pm$  eng mit *Koenigia* und *Persicaria* verwandt ist. Während für *Koenigia* traubig-rispige, also nicht hochgeordnete, Blütenstände bezeichnend sind, gibt es bei *Persicaria* sect. *Cephalophilon* ähnliche gestielte köpfchenförmige Blütenstände. Phylogenetisch ist das morphologische Potenzial also schon vorhanden.



Abb. 15: *Bistorta officinalis*: Blüte einer karpellaten Pflanze. Die weiblichen Organe sind normal entwickelt, die Staubblätter aber zu Staminodien verkümmert (Pfeile). – Flower of a carpelate plant. The female organs are normally developed, but the stamens are reduced to staminodes (arrows).

Die Evolution der Gattung *Bistorta* ist eng verknüpft mit der Entwicklung des Himalaya. Von ihrer Herkunft her, nämlich in Höhen zwischen 1 000 und 5 000 Metern an offenen Standorten zu wachsen, sind ihre Arten primär an kühlfeuchte Hochgebirgsklimate angepasst. Hohe sommerliche Temperaturen könnten so zu Störungen führen, denn im Hochgebirge gibt es in der kurzen Vegetationsperiode keine zweite Blüte. Die allmähliche Anpassung von *Bistorta*-Arten an immer niedrigere Höhenstufen (in Norddeutschland bis in die planare Stufe) ist möglicherweise, zumindest in Einzelpopulationen, noch nicht perfekt. Die quantitativ deutlich geringere Nachblüte ist für die Pflanze offenbar aber von geringer Bedeutung, sodass sie keiner strengen Selektion unterliegt.

Neben zwittrigen findet man mitunter auch karpellate (funktional weibliche) Blüten, bei denen die Staubblätter zu Staminodien reduziert sind (Abb. 15). Solche wurden z. B. auf einer Waldschneise in der Westeifel östlich der Ortschaft Paulushof in großer Zahl beobachtet. Auf dem Gipfel des Mont Gerbier de Jonc im französischen Zentralmassiv (oberhalb der Loire-Quelle) fanden sich nur solche quasi eingeschlechtlichen Pflanzen, also nicht in Mischung mit zwittrigen Pflanzen. Über ähnliche Beobachtungen berichtet auch KNUTh (1899), dabei Angaben von Schulz aus dem Riesengebirge und den Alpen zitierend. Ob ihnen eine spezielle ökologisch-evolutionäre Bedeutung (Strategie) zukommt oder ob es sich um zufällige Defektmutanten handelt, ist unklar. Das Phänomen karpellater Blüten findet sich auch bei *Persicaria amphibia*.

#### 4.2 *Bistorta vivipara* (Knöllchen-Knöterich, Knöllchen-Wiesenknöterich)

Die ersten Blätter erschienen im Botanischen Garten in Bonn Mitte bis Ende März. Gegen Ende Mai – Anfang Juni blüht die Art voll auf (Abb. 16). Die Blüten einer Scheinähre öffnen sich ähnlich synchron wie bei *B. officinalis*, doch sind die Wickel stärker reduziert und bilden meist nur eine einzige Blüte aus. Auch bei *B. vivipara* mit ihren weißen bis leicht rosafarbenen Blüten in länglichen dichten, aber schlankeren Scheinähren bleibt die Blüte bei der Anthese weitgehend geschlossen (Abb. 17, 18). Nur die

beiden seitlichen äußeren Tepalen öffnen sich deutlich. Der Verlauf der Anthese (Stadium I bis IV) ähnelt ansonsten den Verhältnissen bei *B. officinalis*, doch reifen in der Regel nur die unterhalb der Blütenzone gebildeten Bulbillen heran – die Vermehrungsweise ist also hauptsächlich vegetativ – zweifellos eine spezifische Anpassungs-Strategie, wenngleich nicht leicht zu erklären. Möglicherweise fehlen den Pflanzen bei uns die Bestäuber.



Abb. 16: *Bistorta vivipara*: Die Blütenstände des Knöllchen-Knöterichs sind zweigeteilt – mit normalen, in der Regel aber keine Früchte entwickelnden Blüten in der oberen Hälfte und Bulbillen zur vegetativen Fortpflanzung in der unteren Hälfte. Bonn, Botanischer Garten. – The inflorescences of the Alpine *Bistorta* have normal, but usually non-fruiting flowers in the upper half and bulbils for vegetative reproduction in the lower half.

#### 4.3 *Bistorta amplexicaulis* (D. Don) GREENE (Kerzen-Knöterich, Kerzen-Wiesenknöterich)

Deutlich abweichend von den zwei bisher behandelten Arten sind die Verhältnisse bei *B. amplexicaulis* und der nachfolgenden Art. Bei ihnen erfolgt die Anthese tatsächlich in Form von akropetalen Blühwellen.



Abb. 17: *Bistorta vivipara*: Stadium II der Anthese mit dem seitlichen Öffnen der Blüte und dem Heraustreten der Staubblätter des äußeren Kreises. – Stage II of anthesis with the lateral opening of the flower and the emergence of the stamens of the outer circle.



Abb. 18: *Bistorta vivipara*: Ähnlich wie beim Schlangen-Knöterich schließen sich auch beim Knöllchen-Knöterich die Blüten im weiblichen Stadium (III) wieder zusehends. Das unterschiedliche Verhalten der inneren und äußeren Blütenblätter ist erkennbar. – Similar to the Common Bistort, the flowers in the female stage (III) increasingly close in the Alpine Bistort. The different behaviour of the inner and outer tepals is recognizable.

*B. amplexicaulis* (Abb. 19) ist eine recht robuste und hochwüchsige Art (bis 1,5 m), die aus dem äußeren, humiden Himalaya und den Gebirgen West-Chinas stammt, wo sie üblicherweise in montanen Wiesen und Hochstaudenbeständen wächst (Mitt. Dickoré). Ihre unterirdischen Rhizome sind kurz, sodass die Pflanze im Gegensatz zu dem sich über Ausläufer weit verzweigenden Schlangenknöterich horstig bleibt. Im Frühjahr wird zunächst eine Blattrosette angelegt, doch gehört die Art nicht zu den zuvor behandelten halbrosettigen Vertretern. Die aufsteigenden bzw. in dichten Beständen fast senkrechten Sprosse sind kräftig, mehr oder weniger stark verzweigt und mit vielen großen, unten gestielten, oben sitzenden Blättern versehen. Alle Haupt- und Seitensprosse enden aber stets in nur einer Scheinähre. Diese ist bei der Wildform und den Sorten, die dieser nahestehen, lang und dünn (ähnlich den Blütenständen von *Alopecurus myosuroides*) und vor der Anthese gleichmäßig dachziegelartig-glatt von zugespitzten bräunlichen Brakteen bedeckt. Die Blüten stehen etwas locker, jedoch ohne Zwischenräume, an der dünnen Ährenachse. Die Anthese erfolgt anders als beim Schlangenknöterich in vielen ca. 1 cm breiten Blühwellen (Abb. 20), die stets an der Scheinähren-Basis beginnen. Zur Spitze hin können die Wellen schmaler werden.



Abb. 19: *Bistorta amplexicaulis*: Robustheit, kompakter Wuchs und eine Fülle von Sorten mit unterschiedlichen Blütenfarben macht den Kerzen-Knöterich zu einer beliebten Gartenpflanze. Frankfurt, Palmengarten, 9.9.2014. – Robustness, compact growth and an abundance of varieties with different flower colours make Red Bistort a popular garden plant.



Abb. 20: *Bistorta amplexicaulis* „Atropurpurea“: Anders als beim Schlangenknöterich öffnen sich die Blüten des Kerzenknöterichs  $\pm$  ganz (hier: weit becherförmig). Die Anthese verläuft in Form vieler kleiner akropetaler Blühwellen. Das vorliegende Bild lässt drei Blühwellen erkennen. Bonn, Botanischer Garten, 3.8.2004. – In contrast to Common Bistort, the flowers of Red Bistort open  $\pm$  completely (here: widely cup-shaped). Anthesis proceeds in form of many small acropetal flowering waves. The picture shows three flowering waves.

Im Detail verläuft die Anthese folgendermaßen: Schon im Stadium der Knospenschwellung zeigt sich ein akropetaler Gradient. Die Blüten der 1. Welle drücken die Brakteen zurück und ihre rote Farbe wird an der Ährenbasis sichtbar. Die äußeren Tepalen zeigen an ihren Spitzen kleine Kiele, die aber wegen ihrer Gleichfarbigkeit kaum auffallen. Die Blüten öffnen sich – je nach Sorte – stieltellerartig oder weit kelchartig, wobei alle Stamina gleichzeitig heraustreten. Die Griffel bleiben zunächst zurück. Dann schließen sich die Blüten wieder und die Antheren leeren sich (Abb. 21). Danach erst verlängern sich die Griffel. Im weiblichen Stadium ist die Blüte  $\pm$

wieder geschlossen und die männlichen Organe sind verwelkt. Die drei leicht spreizenden Griffel treten nur kurz heraus. Danach schwellen ganz unten erneut Blütenknospen an und es beginnt eine 2. Blühwelle. Im Abstand von ca. 1 Woche (5–9 Tage) wiederholt sich dies. Diese kurzen Wellen verschieben sich täglich weiter nach oben – die Blüten selbst sind meist nur 1 Tag geöffnet. Die nach oben wandernde Blühwelle braucht 13–16 Tage, also ca. 2 Wochen, um ganz oben anzukommen. Der Wellenabstand zwischen 1. und 2. Welle wird beim Weiterwandern nach oben geringer, denn die 1. Welle verlangsamt sich und verarmt an der Spitze. Schließlich gibt es dort nur noch geschlossen bleibende Blüten. Zuvor aber erscheint eine 3. Welle an der Basis, wieder mit größerem Abstand von der 2. Welle. In dieser Art und Weise folgen über einen längeren Zeitraum viele weitere Wellen nach. Nicht selten lassen sich drei Wellen gleichzeitig an einer Scheinähre beobachten. Die Partialblütenstände (Wickel) sind also vielblütig und unterscheiden sich darin deutlich von denen bei *B. officinalis* und anderen *Bistorta*-Arten, die meist nur 1–3 Blüten hervorbringen.



Abb. 21: *Bistorta amplexicaulis*: Die sich nach der männlichen Phase der Anthese wieder schließende Blüte lässt eine dreieckige Form erkennen. Der schwach ausgeprägte apikale Kiel der seitlichen Tepalen (T1, T2) wiederholt sich annäherungsweise in der unteren Mediane bei dem rechts stehenden Blütenblatt (T3). – The flower, which closes again after the male phase of anthesis, has a triangular shape. The weakly pronounced apical keel of the lateral tepals (T1, T2) is also more or less present in the right tepal (T3) in the lower median plane.

Die Strategie von *B. amplexicaulis* ist es also, eine möglichst lange Blütezeit durch Präsentation von jeweils nur wenigen Blüten gleichzeitig bei einer großen Blütenzahl pro Wickel zu entwickeln – im Grunde genommen eine Sparsamkeitsstrategie. Das führt zu einer sehr langen Blütezeit von Juli bis Oktober, wobei die Hauptblütezeit im Spätsommer und Frühherbst liegt. Nichtsdestotrotz wirkt die Blüh-Präsentation von *B. amplexicaulis* stets reichlich, was damit zusammenhängt, dass sich die Pflanze stark verzweigt und so auf engem Raum eine große Zahl von immer neuen Scheinähren präsentiert wird. In jüngerer Zeit wurde eine Fülle von neuen Sorten gezüchtet, die ein großes Spektrum an Blütenfarben, Ährenformen, Blattfarben, Blattformen und Wuchshöhen abdecken (HERTLE 2018). Bei einigen dieser Sorten besteht allerdings der Verdacht, dass es sich nicht mehr um reines *B. amplexicaulis* sondern um Hybriden mit *B. officinalis* und anderen *Bistorta*-Arten handelt. Die hier untersuchte ältere Sorte „Atropurpurea“ mit ca. 9 cm langen Scheinähren entspricht aber den Verhältnissen bei der Wildform.

#### 4.4 *Bistorta affinis* (D. DON) GREENE (Teppich-Knöterich, Teppich- Wiesenknöterich)

Heimat des Teppich-Knöterichs sind die subalpinen und alpinen Heiden im West- und Zentral-Himalaya, dort vor allen in den vom Monsun relativ abgeschirmten und daher schneearmen inneren und westlichen Gebirgen wie Karakorum und Hindukush (Mitt. Dickoré), weshalb er ziemlich unempfindlich gegen Kahlfröste und so auch in Kultur bei uns relativ winterhart ist. Der in Gärten und Grünanlagen gelegentlich als Bodendecker gepflanzte Teppich-Knöterich (Abb. 22) besitzt verholzende, wurzelnde Kriechtriebe (verzweigte Hauptsprosse), an denen – dichtstehend – kleine länglich-elliptische Blätter sitzen. Die niedrigwüchsige Pflanze bildet vom Spätfrühling bis in den Herbst hinein viele kurzgestielte, den Blatt-Teppich um 10–30 cm überragende senkrechte, wenigblättrige Luftsprosse aus, die am Ende meist nur eine einzige große walzenförmige Scheinähre tragen. In dieser Hinsicht ähnelt sie den Verhältnissen bei *B. officinalis*, doch erfolgt die Anthese wie bei *B. amplexicaulis* stets von unten nach

oben in ca. 1–2 cm breiten akropetalen Wellen, die allerdings weniger scharf begrenzt sind als bei *B. amplexicaulis*. Zwei Wellen gleichzeitig sind meist deutlich voneinander unterscheidbar (Abb. 23). Nach oben zu nimmt die Zahl der Blüten pro Wickel ab. Oft ist die Breite einer Welle je nach Spross-Seite ungleich, sodass 2 Wellen partiell miteinander verschmelzen können. Unten noch breit, werden die Wellen an der Spitze des Blütenstandes immer schmaler und lösen sich schließlich in Einzelblüten auf. Insgesamt ist der Wellen-Charakter bei der Anthese nicht so deutlich entwickelt wie beim Kerzen-Knöterich. Auch dauert die Blütezeit einer Scheinähre bei weitem nicht so lang. Die Blütezeit der Pflanze reicht dennoch vom Frühjahr bis in den späten Herbst, da ständig neue Zweige gebildet werden und die Pflanze dazu neigt, sich zentrifugal in alle Richtungen auszubreiten, ähnlich wie *B. officinalis*.

Die Infloreszenz ist zunächst eingehüllt von hellbraunen spitzen Brakteen. Dann beginnt im unteren Teil ein leichtes Abspreizen derselben und weißliche Blütenknospen werden sichtbar. Schließlich öffnen sich die Blüten  $\pm$  vollständig

(stieltellerartig oder weit becherförmig je nach Sorte). Die himbeerroten 3 Doppel- und 2 Einzel-Nektarien sind bei dieser Art besonders groß ausgebildet und kontrastieren scharf mit den weißlichen Blütenblättern (Abb. 24). Der Durchmesser der Scheinähre erreicht jetzt ca. 1 cm. Alle Staubblätter strecken sich gleichzeitig. Die Griffel sind etwa so lang wie das Perigon und werden, da die Perigonzipfel  $\pm$  stark spreizen, deutlich vorgesteckt. Zunächst sind sie noch dicht zusammen gebündelt. Nach Abfall der Stamina spreizen die Griffel apikal etwas auseinander. Eine deutliche weibliche Phase ist aber nicht ausgeprägt. Nach der Blüte verfärben sich die Tepalen von der Basis her und schließlich im Ganzen rosa. Zugleich schließen sich die Blüten. Die 2 äußeren Tepalen (T1, T2) bleiben dabei flach-konvex und stehen gleichwinkelig auf den Spitzen der sich konkav verformenden und fast ganz zusammengefalteten inneren Tepalen (Abb. 25). Griffel und Antheren verwelken, und die schon vorher nach oben stehenden Blütenstiele winkeln sich der Infloreszenz-Achse an und berühren sie fast – ähnlich wie bei *B. officinalis*.



Abb. 22: *Bistorta affinis*: Die Art eignet sich recht gut für flächenhafte Begrünungen. Die verschiedenen Farben der Blütenstände sind nicht Folge von genetischer Variabilität, sondern spiegeln unterschiedliche Phasen der Anthese wider. Bonn-Kessenich, 23.9.2019 – The species is quite suitable for extensive greening. The different colours of the inflorescences are not the result of genetic variation but reflect different phases of anthesis.

Bedingt durch gleichzeitig noch neu aufblühende Wickelelemente ohne deutliche Wellenstrukturierung bei bereits vorhandenen himbeer-rosa und rot durchgefärbten geschlossenen Blüten, ergibt sich eine bunte Mischfarbe und ein zunehmender Durchmesser der Ähren (ca. 1,5 cm). Nach Abschluss der Blüte färben sich die Blütenstand purpurrot (Abb. 26), welkend schließlich nach braun um. Die Umfärbung nach rosa und schließlich rot dürfte Signalcharakter haben und Insekten anzeigen, wo Blüten bereits bestäubt sind und keinen Nektar mehr bieten.



Abb. 23: *Bistorta affinis*: Im Gegensatz zu *B. officinalis* öffnen sich die Blüten des Teppich-Knöterichs bei der Anthese weit. Zwei Blühwellen sind zu erkennen. – In contrast to *B. officinalis*, the flowers of Rockery Bistort open widely during anthesis. Two waves of flowerings are visible.



Abb. 24: *Bistorta affinis*: Blick ins Blütenzentrum: In der Mitte liegt der 3-zählige Fruchtknoten (Griffel entfernt), umgeben von den drei inneren Staubblättern, deren Filamentbasen jeweils mit einem Doppelnektarium verwachsen sind, links und rechts oberhalb der Mitte die zwei Einzelnektarien. Das Austreten von Nektartropfen ist zu erkennen. – View into the flower centre: The 3-merous ovary is in the center (styles removed), surrounded by the 3 inner stamens, the filament bases of which are connected with a double nectary, left and right above the middle are the two single nectaries. Drops of nectar can be seen.



Abb. 25: *Bistorta affinis*: Nach der Anthese verfärben sich die Blüten zunächst rosa und schließen sich wieder ganz. Sie zeigen jetzt eine ausgeprägte Zygomorphie. Die seitlichen äußeren Tepalen ruhen auf den Kanten der bereits verschlossenen inneren Tepalen, mit einem sich intermediär verhaltenden Doppelpetalum T3 in der unteren Mediane rechts. – After anthesis, the flowers turn pink at first and close completely. At this stage they show a pronounced zygomorphy. The lateral outer tepals rest on the edges of the already closed inner tepals, with an intermediate double tepal T3 (right) in the lower median plane.



Abb. 26: *Bistorta affinis*: Mit Beginn der Fruchtbildung verfärben sich die Blüten von rosa nach rot und später nach braun. Bonn, Botanischer Garten, 18.10.2021. – At the beginning of fruit formation, flower colour turns from pink to red and later to brown.

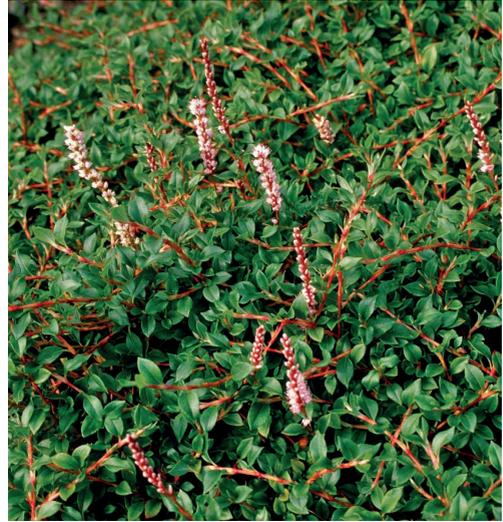


Abb. 27: *Bistorta vacciniifolia*: Der Heidelbeer-Knöterich mit seinem feinen dichten Blattwerk und seinen erst im Spätsommer erscheinenden kurzgestielten Blütenständen ist eine reizvolle Art, aber nicht leicht zu kultivieren. Bonn, Botanischer Garten. – Billberry Bistort with its fine dense foliage and short-stemmed inflorescences that flowers in late summer is a delightful species but not easy to cultivate.

#### 4.5 *Bistorta vacciniifolia* (WALL. ex MEISN.) GREENE (Heidelbeer-Knöterich, Heidelbeerblättriger Wiesenknöterich)

Der Heidelbeer-Knöterich (Abb. 27) stammt aus dem zentralen Himalaya, wo er in subalpinen und alpinen Zwergstrauchbeständen wächst, so z. B. an der humiden Seite des Mt. Everest (Abb. 28). Dort gibt es im Winter eine mächtige schützende Schneedecke und im Sommer ausreichend Feuchtigkeit durch Monsunregen. Im Gegensatz zu den eher west- und trans-himalayischen Sippen wie z. B. *B. affinis* ist die Art daher frostempfindlich (Mitt. Dickoré). Aber auch sommerliche Trockenheit macht ihr zu schaffen. Aus diesen Gründen ist sie in Kultur nicht leicht zu halten und erfordert viel Aufmerksamkeit.

*B. vacciniifolia* ist eine niedrigwüchsige verholzende Art, die dünnästige, stark verzweigte Zwergsträucher bildet. Die Sprosse liegen nicht direkt dem Erdboden auf wie bei *B. affinis*,

sondern es sind Luftsprosse, die sich kaum mehr als 30 cm über den Boden erheben. In der Tat erinnern die Pflanzen mit ihren kleinen ovalen Blättchen und ihrer Wuchsform an Heidelbeersträucher. Die kleinen Blätter entwickeln sich im Laufe des Sommers an Kurztrieben aus einer zunächst wie abgestorben erscheinenden wirt verzweigten Sprossmatte.

Die Blüte erfolgt erst im Spätsommer. Allein schon dieses deutet darauf hin, dass *B. vacciniifolia* in ihrer Heimat einen großen Teil des Jahres unter einer Schneedecke verbringt. Die aufrecht stehenden, kurz gestielten Scheintrauben sind länglich und dünn. Die Anthese ist akropetal. Sie beginnt an der Infloreszenzbasis und verläuft in nur einer einzigen Welle bis zur Spitze. Die Einzelblüten sind hell- bis mittelrosa gefärbt und öffnen sich wenig, doch etwas mehr als bei *B. officinalis*. Eine Zygomorphie der Blüte bei der Anthese ist deutlich ausgeprägt (Abb. 29). Die inneren Tepalen sind aber nicht dicht aneinander gepresst, sondern nur genähert, und berühren sich höchstens punktuell.



Abb. 28: *Bistorta vacciniifolia*: Blütenstände in Fruchtbildung. Während kultivierte Pflanzen aufgrund ihrer Klonstruktur in der Regel keine reifen Früchte hervorbringen, ist dies an ihrem Heimatstandort ganz selbstverständlich. China, Xizang, Himalaya, Mt. Everest, 4120 m, 10.10.1989; B. Dickoré. – Inflorescences at fruiting time. While cultivated plants usually do not produce mature fruits due to their clonal structure, fruit formation is normal in their native range.



Abb. 29: *Bistorta vacciniifolia*: Die Anthese dieser Art erinnert in Hinblick auf die zygomorphe Blütenform an die des Schlangen-Knöterichs, verläuft aber akropetal in einer einzigen Welle. – Anthesis of this species is reminiscent of that of Common Bistort in terms of zygomorphical flower shape, but flowering proceeds acropetally in a single wave.

## 5. Diskussion

Welchen adaptiven Sinn die unterschiedliche Ausbildung der Anthese bei den fünf behandelten Arten haben könnte, wurde im Ergebnisteil bereits erläutert, sofern man überhaupt etwas dazu sagen kann. Koevolution mit Insekten und die spezifischen Lebensräume der einzelnen Arten dürften die formenden Kräfte sein. Jede der fünf vorgestellten Arten geht im Detail ihren eigenen Weg und besetzt eine eigene Nische. Man könnte dies als biologische Radiation bezeichnen.

Warum die Blüten von vielen *Bistorta*-Arten bei der Anthese trotz tief geteilten Perigons so relativ geschlossen sind, bleibt unklar. Am ehesten sind Anpassungen an bestäubende Insekten denkbar. Aber auch Windbestäubung scheint eine Rolle zu spielen. Dazu passen die weit aus der geschlossenen Blüte herausgestreckten Griffel speziell bei *B. officinalis* und *B. vivipara*.

Offenbar spielen bei der Ausprägung der Anthese auch noch ererbte Merkmale mit, die

mehr oder weniger deutlich allen *Bistorta*-Arten gemeinsam sind. Bestimmte Aspekte entsprechen nicht unbedingt dem, was man erwarten würde. Dies bezieht sich insbesondere auf die  $\pm$  dreieckigen, deutlich zygomorphen Blütenformen. Man würde bei fünfzähligen Blüten eigentlich radiärsymmetrische Verhältnisse erwarten. Die Frage ist also: Wie kommt es zu solchen Mustern? Ist es Zufall und bedeutungslos oder steckt ein ererbtes Strukturmuster dahinter?

Um das zu verstehen, muss man einen grundsätzlichen Blick auf den Blütenbau der Familie *Polygonaceae* werfen. Auf den ersten Blick erscheint die Sache einfach. Bei fast der Hälfte der rund 50 Gattungen sind die Blüten 6-zählig (bzw. doppelt 3-zählig), und alle Organe stehen auf Lücke. Ein typisches Beispiel hierfür ist die *Rheum*-Blüte mit  $P3+3 A6+3 G(\underline{3})$  (summarisch:  $P6 A9 G\bar{3}$ ). Ungefähr die andere Hälfte hat 5-zählige Blüten, hierzu gehört auch *Bistorta* mit in der Regel  $P5 A5+3 G(\underline{3})$  bzw.  $P5 A8 G(\underline{3})$  als summarischer Blütenformel. Daneben gibt es wenige 4-zählige und ganz selten 3-zählige Vertreter.

Eine Frage, die in diesem Zusammenhang immer wieder gestellt wird, ist die, ob die Blüten der Polygonaceen ursprünglich 5- oder 6-zählig sind, ob sich also 5-zählige Blüten durch Reduktion aus 6-zähligen Vorfahren entwickelt haben oder durch Organvermehrung genau umgekehrt (KUBITZKI 1987).

Wenn man bedenkt, dass in der Evolution vielfach einfache Strukturen sich zu immer komplizierteren weiterentwickeln (hier insbesondere: Radiärsymmetrie > Monosymmetrie > Asymmetrie), dann wäre die richtige Lesart **P6 > P5**, denn  $P6 A9 G\bar{3}$  kennzeichnet eine rein radiärsymmetrische Blüte. Alle Organkreise stehen auf Lücke und ihre Organzahlen sind durch 3 teilbar – nicht verschieden vom Diagramm der Monokotyledonen, wenn man von der Plazentation absieht. Blüten mit  $P5 A8 G\bar{3}$  sind im Vergleich dazu deutlich komplizierter gebaut. Allein schon die Zahlen der summarischen Blütenformel haben keinen gemeinsamen Nenner. Kompliziert ist die Blüte vor allem dadurch, dass eines der 5 Blütenblätter – wie schon erläutert – von den anderen abweicht. Dieses Doppeltepalum, das genaugenommen mit T3/6 statt mit T3 zu beziffern wäre, fehlt bezeichnenderweise den 6-zähligen Vertretern. Noch etwas fällt auf: Eine familienspezifische Besonderheit der Polygonaceen sind die Staubblattpaare im

äußeren Staubblattkreis. So hat *Rheum* (P6) im inneren Kreis 3 einzelne Staubblätter mit  $120^\circ$  Winkelabstand. Die Staubblätter des äußeren Kreises stehen hierzu auf Lücke, d. h. es gibt auch hier nur 3 Staubblattpositionen mit  $120^\circ$  Winkelabstand, die aber jeweils doppelt besetzt (dédoubliert) sind. GALLE (1977) deutet sie als komplexe Organe. Das heißt, die Stamen-Paare entstehen durch Vermehrung aus ursprünglichen Einzelorganen. Bei Blüten mit P5 ist die Struktur die gleiche, nur dass eine der Positionen des äußeren Staubblattkreises, nämlich die in der unteren Mediane, statt mit einem Paar mit einem einzelnen Staubblatt besetzt ist.

Bei der Umwandlung von P6 nach P5 geht also ein Tepalum verloren, indem die Hälften zweier benachbarter, aber zu unterschiedliche Kreisen gehörenden Tepalen miteinander verwachsen, und gleichzeitig wird in diesem Bereich ein Stamen-Paar zu einem Einzelorgan reduziert, vermutlich aus Platzgründen. In allen Fällen (P5 und P6) sind fünf funktional und morphologisch unterscheidbare Organkreise vorhanden, nämlich zwei Blütenblattkreise, zwei Staubblattkreise und ein Fruchtblattkreis. Meines Erachtens ist es logischer und zwangloser anzunehmen, dass aus einer einfachen Struktur eine komplexe entsteht, als umgekehrt. PAYER (1857), GROSS (1912) und GEITLER (1929) sind die Hauptautoren, die explizit P6 als ursprünglich und P5 als abgeleitet sehen.

Das ist die eine Annahme, eine sicherlich gut begründete Hypothese. Tatsächlich wird heute von vielen Botanikern eine Gegenannahme favorisiert, beginnend mit den Publikationen von BAUER (1922) und GALLE (1977). Betrachtet man z. B. die Ordnung *Caryophyllales*, zu denen die *Polygonaceae* ja gehören, so erweisen sich ihre Blüten durchgängig als 5-zählig, wie z. B. die der nahe verwandten *Plumbaginaceae* oder die der *Chenopodiaceae* und *Caryophyllaceae*. Wenn also die übergeordnete Gruppe durch Fünfzähligkeit ihrer Blüten gekennzeichnet ist, sollte dies auch auf ihre Teile zutreffen, sozusagen als gemeinsames Gruppenerbe. Dem rechtzugeben scheinen neuere molekulare Verwandtschaftsanalysen der *Polygonaceae* (CUÉNOUD & al. 2002, BURKE & al. 2010, SCHUSTER & al. 2015) So stehen tropisch-subtropisch verbreitete Holzgewächse, insbesondere Lianen mit 5-zähligen Blüten wie *Afrobrunnichia*, *Brunnichia* und *Antigonon*, an der Basis der *Polygonaceae*. RONSE DE

CRAENE (2010) formuliert es so: "However, accepting a basically trimerous Bauplan for *Polygonaceae* does not fit with phylogeny: *Polygonaceae* is nested within an essentially pentamerous clade (Cuenoud et al. 2002) and molecular studies within *Polygonaceae* indicate that the trimerous taxa are nested within pentamerous clades (Lamb-Frye and Kron 2003; Sanchez and Kron 2008)." Demnach wären die *Polygonaceae* ursprünglich 5-zählig in ihrer Blütenhülle und alle anderen Blütenformeln davon abgeleitet (**P5 > P6**). Als Blütendiagramme in dieser **eupentameren** Sicht ergeben sich folgende Strukturen:

*Rheum*: P3+3 A6+3 G(3)  
*Bistorta*: P5 A5+3 G(3)  
*Atraphaxis*: P5 A5+3 G(3)  
*Oxyria*: P2+2 A4+2 G(2)

Der Autor geht sogar so weit, eine hypothetische ursprüngliche *Polygonaceen*blüte (RONSE DE CRAENE 2010, Fig. 9.7 A) mit zwei zusätzlichen Staubblättern im inneren Stamenkreis zu zeichnen, um der gewünschten 5-Zahl in den Blütenorgankreisen näherzukommen, quasi als Versuch einer Annäherung an die nächst verwandten *Plumbaginaceae* mit K5 C5 A5 G(5). Eine solche Blüte hat aber noch niemand gesehen. Die Blütenhülle wird in dieser eupentameren Interpretation als eine Struktur gedeutet, die stammesgeschichtlich aus umgewandelten Hochblättern entstanden ist und nur einem Organkreis in  $\frac{2}{5}$ -Stellung, einer sog. Quincunx, entspricht. Je nachdem, ob ihre Hüllblätter mehr innen oder mehr außen stehen, werden unterschiedliche Merkmale ausgeprägt. Das Doppeltepalum wird in dieser Sichtweise zum Übergangstepalum. Demnach wären die *Polygonaceen*blüten 4-kreisig, und alle 6-zähligen Blüten wären abgeleitet.

Allerdings hat der Hinweis auf die Phylogenie einen kleinen Haken. Noch vor den o. g. 5-zähligen Lianen zweigt in der Stammesgeschichte mit *Symmeria* ein sehr isoliert stehendes tropisches Holzgewächs mit 6-zähligen (bzw. doppelt 3-zähligen) Blüten ab, das eine eigene Unterfamilie darstellt. Um diesen Umstand zu relativieren, könnte man sagen, dass die Art wohl abgeleitet sein müsse. Das lässt sich aber nur für den Umstand, dass sie zweihäusig ist, plausibel machen. Lianen erscheinen auch eher abgeleitet als ursprünglich. Aber das sind nur

zwei Gesichtspunkte. So ist die Lücke zwischen *Symmeria* (ohne *Ochrea*) und *Afrobrunnichia* (mit familientypischer *Ochrea*) morphologisch wie phylogenetisch riesengroß. Wir haben nur Zugang zu rezenten Vertretern der Familie und kennen nicht die ganze Entstehungsgeschichte, wissen nicht, welche weiteren Taxa mit welchen Blütenstrukturen außerdem noch existiert haben. Je näher man dem Ursprung kommt, desto weniger Puzzlestücke stehen für ein Gesamtbild zur Verfügung, desto größer werden die Lücken. Wir können also nicht bis zum Ursprung der *Polygonaceae* zurückschauen. Selbst die vielfach bestätigte Verbindung zur nächstverwandten Familie der *Plumbaginaceae* ist schwer zu knüpfen, zumindest mit nichtmolekularen Merkmalen. Das mag verschiedene Gründe haben. Einer lässt sich wohl etwas genauer benennen. Das letzte Massenaussterben der Erdgeschichte fand vor 66 Millionen Jahren nach dem Einschlag eines Kometen von 10 km Durchmesser im Golf von Mexiko statt, genau dort, wo im näheren Umkreis alle 11 holzigen Gattungen der *Polygonaceen* noch heute vorkommen. Die meisten von ihnen besitzen nur wenige (1–3) Arten. Das deutet auf eine starke Ausdünnung im Bereich der ursprünglichen tropisch-subtropischen *Polygonaceen*-Diversität in Mittelamerika und im nördlichen Südamerika hin. Weiterhin darf man Koevolution mit Insekten nicht außer Acht lassen. Für eine Pflanze ist die Fortpflanzung wichtiger als die Bewahrung eines bestimmten, aber nicht essenziellen genetischen Erbes. Es ist wohl kein Zufall, dass die allermeisten Angiospermenblüten 5-zählig sind. Das könnte man als Anpassung an die Wahrnehmungs- und Anflug-Gewohnheiten von Insekten interpretieren, denn die zahlreichen Familien mit 5-zähligen Blüten sind nicht näher miteinander verwandt. Es erweckt den Eindruck einer Konvergenz unter einem bestimmten Selektionsdruck – unabhängig vom ursprünglichen Zustand. Das schließt einen ursprünglich 5-zähligen Zustand der *Polygonaceen*-Blüte nicht aus, obwohl ein solcher aber auch nicht zwingend erscheint. So lässt sich die Frage nach dem Aussehen der ursprünglichen Blüte der *Polygonaceae* in Wahrheit nicht sicher beantworten. Letztlich könnten nur paläobotanische Befunde diese Frage einer Antwort näher bringen. Paläobotaniker orientieren sich aber auch an dem, was Systematiker vorgeben. Von daher scheint es wichtig, die beiden gut

begründeten Hypothesen nebeneinander beizubehalten, damit nicht eine von ihnen voreilig in Vergessenheit gerät.

Um die eigene Ansicht im Gegensatz zu der von RONSE DE CRAENE (2010) und anderen Autoren noch einmal zu verdeutlichen: Alle rezenten Vertreter der Knöterich-Gewächse haben in struktureller Sicht bis auf wenige Gattungs-Ausnahmen (*Leptogonum*, *Pterostegia*) 5-kreisige Blüten (vgl. GROSS 1912) und stammen von Vorfahren ab, deren Blüten über die Dreizahl in den Organpositionen nicht hinauskommen, wenn man mal von den Verhältnissen bei der stark abgeleiteten Gattung *Calligonum* absieht. In der eigenen **pseudopentameren** Sicht ergeben sich folgende Strukturbilder (vgl. WISSKIRCHEN 2001b). Das hochgestellte „d“ zeigt dédoublierte Stamen-Positionen an.

<i>Rheum</i> :	P3	+	3 A3 <sup>d</sup>	+3 G(3)
<i>Bistorta</i> :	P2(½+½)		2 A2 <sup>d</sup> ,1	+3 G(3)
<i>Atraphaxis</i> :	P2	+	3 A2 <sup>d</sup> ,1	+3 G(3)
<i>Oxyria</i> :	P2	+	2 A2 <sup>d</sup>	+2 G(2)

Diese Formeln zeigen, dass zwischen 5- und 6-zähligen Blüten kein grundsätzlicher struktureller Unterschied besteht und sie ohne großen Umbau in beiden Richtungen ineinander überführbar sind. Tatsächlich findet man mitunter Pflanzen, bei denen regulär 5-zählige Blüten teilweise 6-zählig sind, und auch umgekehrt Arten mit typischerweise 6-zähligen Blüten, bei denen einzelne 5-zählig sind. In der Gattung *Atraphaxis* lässt sich kein Doppeltepalum mehr feststellen. Beide Blütenhüllkreise sind ähnlich wie bei *Rumex* scharf getrennt: morphologisch wie funktional. So gesehen erscheint die Blütenhülle bei *Bistorta* wie eine noch nicht ausgereifte Zwischenstufe. Die Miteinbeziehung von *Atraphaxis* und *Oxyria* hier hat den Zweck, die Inkonsistenz der eupentameren Sicht zu verdeutlichen, denn bei weiterer Reduktion zu 4-zähligen Blüten werden in dieser plötzlich wieder 2 Blütenblattkreise gesehen. Ein Teil von *Atraphaxis* hat übrigens die gleiche Blütenformel wie *Oxyria*. Dabei ist *Atraphaxis* ganz eng mit *Polygonum* s. str. verwandt, und die Blütenverhältnisse bei *Polygonum* s. str. sind wiederum kaum verschieden von denen bei *Bistorta*. Aus diesem Grund kann die pseudopentamere Sicht die unterschiedlichen Blütenformeln und ihre Zusammenhänge konsistenter erklären als die eupentamere Sichtweise.

## 6. Danksagung

Herr Dr. Bodo Mösel (Bonn) gab mir die Möglichkeit, Laborfotos von *Bistorta*-Blüten machen zu können. Herrn Dr. Bernhard Dickoré (München) danke ich für die Ausleihe von Polygonaceen-Aufsammlungen aus dem Himalaya sowie für Korrekturen und Bilder. Eine ganze Reihe von Korrekturen und Verbesserungsvorschlägen erhielt ich weiterhin von Franz-Josef Weicherding (St. Ingbert) und von Prof. Dr. Joachim Kadereit (Mainz). Den Botanischen Gärten der Universität Bonn sei für die zur Verfügungstellung von Beetflächen für die Kultivierung von Pflanzen gedankt.

## 7. Literatur

- AKEROYD, J. R. 1993: *Polygonum* L. – p. 91–97. In: TUTIN, T. G., BURGESS, N. A., CHATER, A. O., EDMONDSON, J. R., HEYWOOD, V. H., MOORE, S. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M. & WEBB, D. A. (eds.), *Flora Europaea* 1, ed. 2. – Cambridge & al.: Cambridge University.
- 2014: *Docks and Knotweeds of Britain and Ireland* (BSBI Handbook No 3), ed. 2. – London: Botanical Society of Britain and Ireland.
- ANJEN, L., BOJIAN, B., GRABOVSKAYA-BORODINA, A. E., HONG, S.-P., MCNEILL, J., MOSSYAKIN, S. L., OHBA, H. & PARK, C.-W. 2003: *Polygonaceae*. – p. 277–350. In: ZHENG, YI, W. & RAVEN, P. H. (eds.), *Flora of China* 5. – Beijing, Science Press & St. Louis, Missouri Botanical Garden Press.
- BAUER, R. 1922: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten. – *Flora* 115: 274–292.
- BURKE, J. M., SANCHEZ, A., KRON, K. & LUCKOW, M. 2010: Placing the woody tropical genera of *Polygonaceae*: A hypothesis of character evolution and phylogeny. – *Amer. J. Bot.* 97: 1377–1390.
- CUÉNOUD, P., SAVOLAINEN, V., CHATROU, L. W., POWELL, M., GRAYER, R. J. & CASE, M. W. 2002: Molecular phylogenetics of *Caryophyllales* based on nuclear 18S rDNA and plastid RBCL, ATPB, and MATK DNA sequences. – *Amer. J. Botany* 89: 132–144.
- FUCHS, L. 1542: *De Historia stirpium commentarii insignes*. – Basel, Insignrin.

- GALASSO, G., BANFI, E., DE MATTIA, F., GRASSI, F., SGORBATI, S. & LABRA, M. 2009: Molecular phylogeny of *Polygonum* L. s.l. (*Polygonoideae*, *Polygonaceae*), focusing on European taxa: preliminary results and systematic considerations based on *rbcl* plastidial sequence data. – *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civico Storia Nat. Milano* 150: 113–148.
- GALLE, P. 1988: Untersuchungen zur Blütenentwicklung der *Polygonaceen*. – *Bot. Jahrb. Syst.* 98: 449–489.
- GEITLER, L. 1929: Zur Morphologie der Blüten von *Polygonum*. – *Oesterr. Bot. Z.* 78: 229–241.
- GROSS, H. 1912: Beiträge zur Kenntnis der *Polygonaceen*. – Leipzig, W. Engelmann.
- HARALDSON, K. 1978: Anatomy and Taxonomy in *Polygonaceae* subfam. *Polygonoideae* Meisn. emend. Jaretsky. – *Symb. Bot. Upsal.* 22: 1–95.
- HEDBERG, O. 1946: Pollen Morphology in the genus *Polygonum* L. s.l. and its taxonomical significance. – *Svensk Bot. Tidskr.* 40: 371–404.
- HERTLE, B. 2018: *Bistorta amplexicaulis* – Ziemlich ausgezeichnet. – *Gartenpraxis* 1/2018: 1–16.
- KADEREIT, J. W., LICHT, W. & UHINK, C. H. 2008: Asian relationships of the flora of the European Alps. – *Pl. Ecol. & Divers.* 1: 171–179.
- KARLSSON, T. 2000: *Bistorta*. – p. 251–253. In: JONSELL, B. (ed.): *Flora Nordica* 1. – Stockholm: Bergius Foundation.
- KNUTH, P. 1899: *Handbuch der Blütenbiologie* II, Teil 2. – Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- KUBITZKI, K. (1987): Origin and Significance of Trimerous Flowers. – *Taxon* 38: 21–28.
- KUGLER, H. 1970: *Blütenökologie*. – Stuttgart: G. Fischer.
- LERSTEN, N. R. & CURTIS, J. D. 1992: Foliar anatomy of *Polygonum* (*Polygonaceae*) survey of epidermal and selected internal structures. – *Pl. Syst. Evol.* 182: 71–106.
- LINNÉ, C. 1753: *Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas* 2. – Holmiae: Lars Salvius.
- PAYER, J.-B. 1857: *Traité d'Organogénie comparée de la fleur*. – Paris, Masson.
- RECHINGER, K.-H. 1958: *Polygonaceae*. – p. 352–452. In: HEGI, G. (Begr.): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 3/1. 1. Teil, ed. 2. – München: Carl Hanser.
- RONSE DE CRAENE, L.-P. & AKEROYD, J. R. 1988: Generic limits in *Polygonum* and related genera (*Polygonaceae*) on the basis of floral characters. – *Bot. J. Linn. Soc.* 98: 321–371.
- & SMETS, E. 1991: The floral nectaries of *Polygonum* s.l. and related genera (*Persicarieae* and *Polygoneae*): Position, morphological nature and semophytesis. – *Flora* 185: 165–185.
- , HONG, S.-P. & SMETS, E. 2000: Systematic significance of fruit morphology and anatomy in tribes *Persicarieae* and *Polygoneae* (*Polygonaceae*). – *Bot. J. Linn. Soc.* 134: 301–337.
- 2010: *Floral Diagrams – An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution*. – New York: Cambridge University Press.
- SCHUSTER, T. M., REVEAL, J. L., BAYLY, M. J. & KRON, K. A. 2015: An updated molecular phylogeny of *Polygonoideae* (*Polygonaceae*): Relationship of *Oxygonum*, *Pteroxygonum*, and *Rumex*, and a new circumscription of *Koenigia*. – *Taxon* 64: 1188–1208.
- VÖGELI, M., ANDEREGG FREY, R. & BOSSARDT, R. 2009: *Sortiment*. – p. 47–74. In: *Schweizer Staudengärten 38 (Polygonaceae – Knöterichgewächse)*. – Herzogenbuchsee: Scheibli AG.
- WAGENITZ, G. 2008. *Wörterbuch der Botanik*, ed. 2. – Heidelberg, Berlin: Spektrum.
- WEBB, D. A. & CHATER, A. O. 1963: Generic limits in the *Polygonaceae*. – *Feddes Repert.* 68: 187–189.
- WILSON, K. L. 1988: *Polygonum* sensu lato (*Polygonaceae*) in Australia. – *Telopea* 3: 177–182.
- WISSKIRCHEN, R. 1998: *Polygonum*. – p. 375–380. In: WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H., *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands, mit Chromosomenatlas* von F. Albers. Stuttgart: Ulmer.
- 2001a: Fortpflanzungssysteme einjähriger Pflanzen und deren Beziehung zu Vegetationstyp, Lebensform und Blütengröße. – *Beitr. Biol. Pflanzen* 72: 325–363.
- 2001b: The significance of pseudopentamerism in *Polygonaceae*. p. 71. – In: STÜTZEL, T. (ed.), *15. Internationales Symposium Biodiversität und Evolutionsbiologie, Tagungsband*. – Bochum.