

## Zur Bestäubungsstrategie von *Pulsatilla vulgaris* MILL.<sup>1)</sup>

ANSELM KRATOCHWIL

Biologisches Institut II, Geobotanik und Systematik, Universität Freiburg, BRD

### The Pollination Strategy of *Pulsatilla vulgaris* MILL.

#### Summary

The entomogamic *Pulsatilla vulgaris*, which flowers early in the year, exhibits special adaptations to safeguard against self-pollination. In order to characterize its pollination strategy a population was studied for 4 years in the Kaiserstuhl (southwestern F.R.G.). During the vegetation period individually marked flowers were observed daily. Besides flower morphology the analysis includes opening and closing of the perigon during the anthesis, anther dehiscence and pollen release, receptivity of the stigma, the number of pollen grains per anther and the germination of pollen grains. The studied features are discussed in the light of their importance for their flowers visitors and for pollination. The insect species, the number of their visits per flower, their behaviour as well as the time of pollination and the amount of fruit set were analysed.

The existing temperature conditions influenced several processes in the different flower parts. A temperature of at least 12 °C is important since it marks the onset of flower budding, invokes the opening and closing of perigon, and influences the dehiscence of anthers. Also at 12 °C the activity of flower visitors, mainly bees (*Andrenidae*, *Halictidae*) starts. Flowers appearing early in the flowering time of the population live longer than those appearing later, therefore the portion of synchronic flowers increases in the course of the population development. The resulting consequences are discussed with regard to population biology. The flower shape, the opening and closing of the perigon and the accessibility of different flower parts to flower visitors altogether increase the probability that insects touch the stigma and transfer pollen grains, and they all are determined by the involucre. The influence of the involucre decreases with increasing growth of the pedicel. Anthers located in the upper part of the androeceum bear a higher number of pollen grains than those in the lower part. The dehiscence of the anthers in the androeceum is staggered, the importance of this adaptation for the flower, the population and the flower visitors are discussed.

A total of 37 species of *Hymenoptera Apoidea* visited the flowers of *P. vulgaris*, but only 2 species serve as pollinators in the study area (2 localities) in the Kaiserstuhl: *Lasioglossum lineare* (SCHCK.) (*Halictidae*) and with less importance, *Andrena bicolor* F. (*Andrenidae*). The remaining flower visitors of *Hymenoptera Apoidea* amount only to 21 % of the total. A high portion of these species exists only in those years when the climatic conditions cause a late flowering of *P. vulgaris*. *Diptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera* and *Hymenoptera* (non-*Apoidea*) do not contribute significantly to the pollination of *P. vulgaris* in the study area. This conclusion is based on 1,138 observed flower visits. The behaviour of *Lasioglossum lineare* and *Andrena bicolor* (i.e. approach to the flower, landing, pollen gathering, intake of nectar, daytime preference for flower visiting) are analysed.

The total number of flower visitors per flower, the time of pollination, the amount of fruit set and several other parameters could be correlated. The results indicate that the fruit set of the studied population in the Kaiserstuhl exceeds 70 %, although only a few hours of favourable weather conditions actually exist during the flowering time of the population in average years. The amount of fruit set is not correlated with the time of flowering within the population. The main pollinator in the study area of Kaiserstuhl is *Lasioglossum lineare*. This social species demonstrates many adaptations which ensure the pollination of *P. vulgaris*. One important factor is its predominantly subcontinental distribution. *L. lineare* and *P. vulgaris* s.l. belong to the same geoelement. In Westhalten (Alsace) the main pollinator other than *Apis mellifera* L. is *Lasioglossum malachurum* (K.). *Lasioglossum lineare*

<sup>1)</sup> Gefördert von der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

and *Andrena bicolor* do not reach a sufficient number of individuals at this site. These differences are discussed in the light of areageographical and historical aspects. *L. malachurum* has a submediterranean/subcontinental distribution.

## 1. Einführung

Der Tübinger Botaniker W. ZIMMERMANN und seine Schüler haben sich in zahlreichen Arbeiten sehr ausführlich mit der Taxonomie, Chorologie, Morphologie und Phylogenie der Gattung *Pulsatilla* auseinandergesetzt (u. a. ZIMMERMANN 1935, 1938, 1952; RATHFELDER 1954, 1956; AICHELE & SCHWEGLER 1957). Besonders eindrucksvoll zeigten Kreuzungsexperimente an *Pulsatilla vulgaris*, daß Allogamie bei dieser Art die Regel, Autogamie der seltenere Fall ist. Künstliche Selbstbestäubung führte nach Experimenten u. a. zu einer verringerten Anzahl geglückter Befruchtungen, zu einer geringeren Zahl lebensfähiger Nachkommen, zu Entwicklungsverzögerungen, zu kleineren Proportionen der aus Selbstung entstandenen Nachkommen und zu insgesamt 15 Anomalien im Blütenbereich (ZIMMERMANN 1935, 1952). Auch waren F1-Pflanzen, die aus Selbstung hervorgegangen sind, wesentlich kleinwüchsiger und auch anfälliger (z. B. gegen Pilzbefall und Erdnematoden) als solche, die einer Fremdbestäubung entstammten. Wenn nun der Allogamie ein arterhaltender Wert zukommt, dann ist auch zu erwarten, daß ein großer Selektionsdruck besteht, über spezielle Anpassungen eine Fremdbestäubung zu sichern. Solche Anpassungen sind besonders bei Pflanzenarten mit zygomorphen Blüten in mannigfaltiger Weise ausgebildet, weniger bekannt jedoch sind sie bei jenen mit Radiärsymmetrie. Arten der Gattung *Pulsatilla* wurden – abgesehen von einigen Arbeiten mit sehr detaillierter blütenmorphologischer Fragestellung aus der Schule von ZIMMERMANN (s. o.) – blütenökologisch noch nicht eingehend untersucht.

Bestäubungsbiologisch interessant ist die Tatsache, daß die Küchenschelle bereits sehr früh im Jahr blüht (Mitte März), ein Zeitpunkt, wo erst wenige Bestäuber zur Verfügung stehen. Auch schränkt die noch ungünstige Witterung die Blütenbesuchs-Aktivität der Insekten stark ein; insofern ist die Bestäubung mit zahlreichen Risiken verbunden. Mit welcher Strategie gelingt es dieser Art, im zeitigen Frühjahr eine Bestäubung zu sichern, und ist eine solche in der Regel alljährlich gewährleistet?

Der Behandlung folgender Punkte, die bisher noch nicht ausführlich in der Literatur Berücksichtigung fanden, soll besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden:

- Blühphänologie einer Population über mehrere Jahre, Zusammenhänge mit den jährlichen Witterungsbedingungen;
- tageszeitliche Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüte, Verlauf während der Anthese;
- Einfluß des Involucrums auf die Blütenöffnungsbewegungen;
- Pollenangebot einer Einzelblüte und ihr Pollen/Ovula-Verhältnis;
- Verteilung der Pollenmenge innerhalb der Staubblatt-Garbe einer Blüte und zeitliche Staffelung der Staubblattöffnung;
- Pollenphänologie einer Population;
- Blütenbesucher-Spektrum, Verhalten der Blütenbesucher, Bestäuber;
- Bestäubung und Fruchtansatz in einer Population;
- Korrelationen zwischen Fruchtansatz, Blütenbesucher-Häufigkeit und Phänologie;
- arealgeographische, floren- und faunengeschichtliche Gesichtspunkte.

## 2. Untersuchungsgebiet und Untersuchungszeitraum

Die untersuchte Population wächst in einem Mesobrometum globularietosum im oberen, sehr flachgründigen Bereich eines SO-exponierten Hanges des Naturschutzgebietes „Scheibenbuck“ (Schelingen/Kaiserstuhl, 400 m NN). Die Blütenbesucher-Gemeinschaften dieses Halbtrockenrasens wurden bereits eingehend in den Jahren 1979–1981 erfaßt (KRATOCHWIL 1984). Die Untersuchungen fanden nach Vorarbeiten in den Jahren 1979 und 1980 im wesentlichen in den Jahren 1985 und 1986 statt. Die während der gesamten Blühperiode 1985 genau mit Tagesprotokollen dokumentierte Population hatte 30 Blüten und 14 blühende Individuen. Ergänzende Blütenbesuchs-

beobachtungen wurden 1987 in dem ca. 1 km Luftlinie davon entfernten Naturschutzgebiet „Ohrberg“ (Schelingen/Kaiserstuhl, 400 m NN) gemacht, wo *P. vulgaris* sowohl Primär- (Xerobrometum) als auch Sekundärstandorte (Mesobrometum globularietosum) besiedelt. In den Jahren 1985 und 1987 konnte ferner das Blütenbesucher-Spektrum am „Strangenberg“ (Westhalten/Elsaß, 397 m NN) erfaßt werden; auch hier finden sich Primär- und Sekundärstandorte von *P. vulgaris* in direkter Verzahnung. Weitere Beobachtungen stammen aus dem Jahre 1987 vom „Laibfelsen“ (Naturschutzgebiet „Stiegelesfels“, 780 m NN) bei Fridingen (Donautal), einem Steppenheide-Standort, ferner von einem Sekundärstandort am Rande eines Cytiso-Pinetum bei Zimmern/Immendingen (700 m NN). Letzterer stellt eine einst durch Schafe beweidete Fläche dar, die sich nach Aufgabe der Bewirtschaftung wieder durch natürlichen Samenanflug bewaldete.

### 3. Methoden

#### – Messung des Mesoklimas

Als Meßgeräte dienten 2 Thermo-Hygrographen, mit welchen Tages- und Wochengänge von Temperatur und Luftfeuchte erfaßt wurden. Sie waren in einem Wetterhaus 15 cm über der Bodenoberfläche aufgestellt. Dies entspricht der durchschnittlichen Höhe der Küchenschellen-Blüten und der Flughöhe der Blütenbesucher. Diese Meßhöhe wurde auch von JACKSON (1966) verwendet, um phänologische Erscheinungen bei Frühjahrsblüher zu interpretieren. Die Messung der Globalstrahlung erfolgte mit einem Aktinographen nach ROBITZ; seine Meßelemente befanden sich in 1 m Höhe vom Erdboden.

#### – Blühphänologie

Die innerhalb eines Bereiches von  $10 \times 10$  m vorkommenden Blüten wurden in Abständen von weniger als 3 d gezählt. Im Jahr 1985 fanden tägliche Überprüfungen über den gesamten Blühzeitraum der Population statt. Insgesamt liegen der Erfassung der Blühphänologie Daten aus 3 Jahren zugrunde.

#### – Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten

Der Öffnungsdurchmesser des inneren und des äußeren Perigonblatt-Kreises wurde über die gesamte Blühzeit an den individuell markierten Blüten von 9–15 Uhr in halbstündigem Abstand mit einer Schublehre festgestellt (Meßbereich s. Abb. 8).

#### – Antheren-Öffnung und Pollenangebot der Einzelblüten

Eine Zählung der geschlossenen, geöffneten und leeren Antheren pro Blüte erfolgte 2mal täglich; bei günstiger Witterung und dadurch bedingt auch höherer Blütenbesucher-Aktivität waren zusätzliche Überprüfungen notwendig. Für die Erfassung der Pollenphänologie (Anzahl der jeweils noch vorhandenen Pollenmengen pro Blüte, Tag und Tageszeit) mußte als Ausgangsmenge die durchschnittliche Pollenkorn-Zahl einer Anthere und Blüte zugrunde gelegt werden.

#### – Pollengehalt eines Staubblattes

Die Erfassung der Pollenkorn-Zahl eines Staubblattes erfolgte mit einem Hämozytometer.

#### – Pollen-Keimfähigkeit

Pollenkörner gerade geöffneter Antheren wurden in verschiedenen Tropfenkulturen ( $H_2O$  dest.; Saccharose-Lösung 1 %, 5 %, 10 %) gehalten (Methode nach DAUMANN 1963, 1967, 1967/1968; GERLACH 1977). In  $\frac{3}{4}$ stündigem Abstand fand eine Überprüfung von jeweils 100 Pollenkörnern auf die Anzahl gekeimter (deutliche Pollenschlauchbildung), nicht gekeimter und geplatzer Pollen statt. Eine Bevorzugung von Saccharose als Medium erläutern HRÁBETÓVA & TUPY (1964).

#### – Narben-Reaktion

Die Abgrenzung der Narbenfläche und die Bestimmung des Zeitraumes, in dem das Stigma zur Pollenaufnahme bereit ist, erfolgte nach dem  $H_2O_2$ -Test nach LOPRIORE (1928) und ZEISLER (1938) unter Verwendung einer 3%igen Lösung. In diese wurden die Narben verschieden alter Blüten und aus unterschiedlichen Bereichen des Gynoeceums gegeben.

#### – Statistische Berechnungen

Allen Mittelwert-Angaben ist die Standardabweichung der Stichprobe beigefügt. Die Zusammenhänge zwischen den einzelnen gemessenen variablen Größen wurden im Rahmen der Korrelations- bzw. Regressionsanalyse überprüft; angegeben sind jeweils die Regressionsgerade ( $y = a + b_y x$ ), ihre Streuung (Restvarianz  $s^2$ ), der Korrelationskoeffizient ( $r$ ) und das Signifikanzniveau ( $\alpha = 0,01$ ;  $\alpha = 0,05$  bei 2seitiger Fragestellung).

Die Nomenklatur der Pflanzennamen folgt OBERDORFER (1983).

#### 4. Blühphänologie

Im folgenden werden zunächst blühphänologische Beobachtungen an *Pulsatilla vulgaris* vorgestellt. Sie bilden die Grundlage für die in Kap. 14 geführte Diskussion, in welcher bestimmte blühphänologische Merkmale unter blütenökologisch-populationsbiologischen Gesichtspunkten analysiert werden.

*P. vulgaris* blüht in Untersuchungsgebiet „Scheibenbuck“ in der Regel von Mitte März bis Mitte April. Die Phänologie-Kurven der Jahre 1979, 1980 und 1985 ähneln sich in ihrem Verlauf (Abb. 1): Nach dem Auftreten der ersten Blüten erreicht die Population nach 14–18 d ihr Blühmaximum. Die Gesamtblühzeit beträgt 4–5 Wochen, wobei über den Zeitraum von 3 Wochen mehr als die Hälfte der maximal erreichten Blütenzahl vorhanden ist. Die Phänologie-Kurven sind annähernd symmetrisch. Schon zum Zeitpunkt des Aufblühens der ersten Blüte waren 1979  $\frac{2}{3}$ , 1980 fast die Hälfte und 1985  $\frac{1}{2}$  aller später erscheinenden Blüten bereits als Knospen deutlich sichtbar (Abb. 1). Im Vergleich mehrerer Jahre treten Unterschiede im Blühbeginn und -ende, im Zeitpunkt des Blühmaximums der Population und in der Anzahl der entwickelten Blüten auf (Abb. 1).

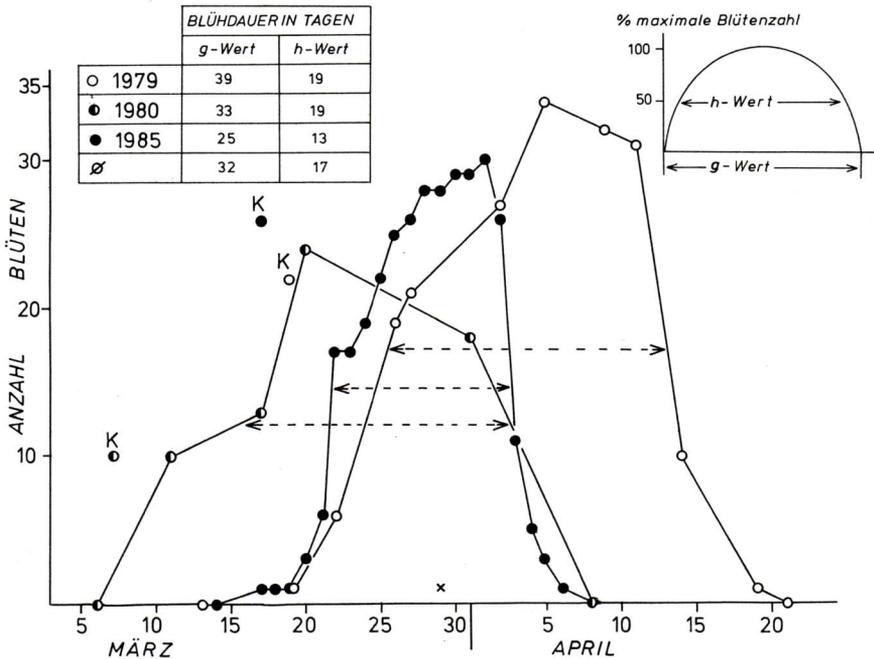


Abb. 1. Blühphänologie von *P. vulgaris* in den Jahren 1979, 1980 und 1985 (x = Blühbeginn 1986); K = Knospen; 1986 K = 59. g-Wert: gesamte Blühdauer der Population; h-Werte: Zeitspanne, in der über die Hälfte der maximalen Blütenzahl vorliegt (KRATOCHWIL 1984).

In Tab. 1 sind die Durchschnittswerte der maximalen, minimalen und durchschnittlichen Tagestemperaturen für die Monate März und April der Jahre 1979 und 1980 aus dem Untersuchungsgebiet angegeben. Die kühleren Witterungsverhältnisse von 1979 führten zu einem späteren Einsetzen der Blüte im Vergleich zu den klimatisch wärmeren Bedingungen von 1980. Im Jahr 1986 war der März besonders kühl und regnerisch mit Temperaturen von z. T. weit unter 10 °C. Die erste Blüte erschien zu einem Zeitpunkt, an welchem 1980 die Population ihr Blühmaximum bereits überschritten hatte (Abb. 1).

Tabelle 1. Durchschnittswerte der maximalen, minimalen und durchschnittlichen Tagestemperaturen im Untersuchungsgebiet „Scheibebuck“ (Kaiserstuhl) für die Monate März und April der Jahre 1979 und 1980 (°C).

	MÄRZ °C			APRIL °C		
	Max.	Min.	φ	Max.	Min.	φ
1979	10,1	3,7	6,9	12,7	4,3	8,5
1980	12,0	3,7	7,8	13,6	3,4	8,5

Tabelle 2. Anzahl Tage mit einer maximalen Tagestemperatur von über 12, 15 und 20 °C in den Jahren 1979, 1980 und 1985.

ANZAHL TAGE MAXIM. TEMP.	> 12°C	> 15°C	> 20°C
1979	12	8	0
1980	21	12	3
1985	13	9	2
φ	15,3	9,6	1,6

Ein Vergleich mit den maximalen, minimalen und durchschnittlichen Tagestemperaturen ergibt folgende Koinzidenz (Abb. 2): Die ersten Blüten erschienen 1979 etwa 6 d nach einem rapiden Ansteigen der Temperaturen. Dies gilt sowohl für die Temperatur-Maxima (von +8 auf +14 °C) als auch für die Minima (von -3 auf +10,5 °C). 1980 lagen die Verhältnisse ähnlich: Eine noch

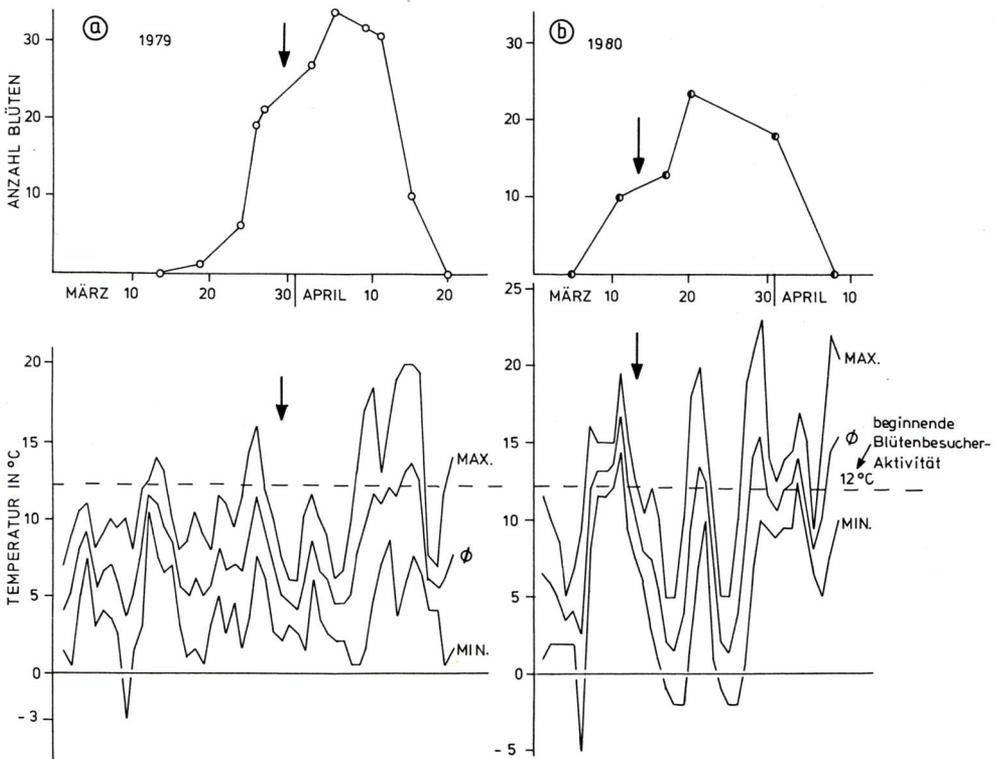


Abb. 2. Blühphänologie von *P. vulgaris* im Jahr 1979 (a) und 1980 (b) (oberes Diagramm). Maximale, durchschnittliche und minimale Tagestemperaturen während des Untersuchungszeitraumes (unteres Diagramm). Der Pfeil im Phänologiediagramm kennzeichnet eine reduzierte weitere Öffnung von Knospen, bedingt durch einen stärkeren Temperaturabfall zum selben Zeitpunkt (s. unterer Pfeil).

deutlichere Temperatur-Erhöhung der Maxima von +5 auf +16 °C, der Minima von -5 auf +5 °C korreliert bereits mit einer nach 3 d rasch einsetzenden Öffnung von vorher noch geschlossenen Knospen. Beide Phänologie-Kurven zeigen vor Erreichen des Blühmaximums eine kurzzeitige Verzögerung des Anstiegs (Pfeile Abb. 2). Diese koinzidiert in beiden Jahren mit einer etwa 8 d dauernden Periode von Tagesdurchschnittstemperaturen unter 12 °C.

Wie stark temperaturabhängig der Blühverlauf der Population ist, zeigt die Abb. 3. Die Kurven der Blüten-Zunahme stimmen bis zum Welken der ersten Blüten (2. April) mit dem Ansteigen der Temperatur-Kurve überein. Fallen die maximalen Tagestemperaturen unter 10–12 °C, unterbleibt ein weiteres Öffnen der Knospen (s. Pfeile Abb. 3). Nach diesen Beobachtungen ist im Untersuchungsgebiet für *P. vulgaris* anzunehmen, daß die Temperaturen von etwa 12 °C und darüber das Öffnen der Knospen mit hervorrufen.

Bei einer durchschnittlichen Gesamtblühdauer der Population von 32 d (Durchschnittswerte aus 3 Jahren) waren an nur etwa der Hälfte (15 d) Temperaturen über 12 °C, an ungefähr nur 1/3 (9 d) über 15 °C und nur an 1 bzw. 2 d über 20 °C erreicht worden (Tab. 2).

In Abb. 4 ist die Blühphänologie der 30 im Jahre 1985 vorhandenen Blüten angegeben. Ein Vergleich der einzelnen Blüten ergibt eine deutliche Staffelung im Blühbeginn. 1985 lagen die Zeitpunkte der Knospenöffnung zwischen dem 17. und 31. März (15 d); der Zeitpunkt des Welkens beschränkt sich hingegen auf einen kürzeren Zeitraum vom 2. bis 6. April (5 d). Auch bei den Blüten einer Pflanze ist in der Mehrzahl der Fälle (7 Pflanzen) eine Staffelung im Blühbeginn erkennbar; nur bei 4 Pflanzen, die im übrigen auch jeweils nur 2 Blüten besaßen, lagen die Zeitpunkte gleich.

Die untersuchten Pflanzen bildeten im Durchschnitt 2 Blüten aus ( $\bar{x} = 2,1 \pm 0,9$ ;  $n = 14$ ); WELLS & BARLING (1971) geben als Durchschnittswert 1–3 Blüten/Pflanze an, in seltenen Fällen sind es nach diesen Autoren sogar 10–12.

Die durchschnittliche Blühdauer einer Einzelblüte betrug 11 d (zur Verteilung der Blühdauer von 30 Einzelblüten s. Abb. 5). Die Blühdauer einer Blüte korreliert signifikant mit dem Zeitpunkt ihres Aufblühens (Abb. 6). So erreichte die am 17. März 1985 als erste sich öffnende Blüte eine Blühdauer von 16 d, die letzten beiden am 1. April aufblühenden nur noch von 6 d. Die zu einem späteren Zeitpunkt herrschenden höheren Durchschnittstemperaturen beschleunigten die Entwicklungsgeschwindigkeit erheblich. Der Zeitpunkt des Welkens der Perigonblätter ist bei *P. vulgaris* nicht vom Zeitpunkt der Bestäubung abhängig. So wurden Blüten, die zum selben Zeitpunkt aufblühten, jedoch zu unterschiedlichen Zeitpunkten bestäubt wurden, dennoch gleich alt (Abb. 4: Blüte 3b/6a, 4a/5a, 9b/10a).

Die Gesamtblühdauer der Population ist mit durchschnittlich 32 d sehr gering. Einen Vergleich mit 71 anderen Pflanzenarten des Untersuchungsgebietes zeigt die Abb. 7. Innerhalb von durchschnittlich 17 d liegt über die Hälfte der maximal erreichten Blütenzahl vor (Abb. 1). In günstigen Jahren (z. B. 1985) mit höheren Temperaturen und nur geringen Temperaturschwankungen ist die gesamte Blühdauer der Population kürzer (Abb. 1; Temperaturdiagramm Abb. 3); Jahre mit ungünstigen Bedingungen (1979, 1980) und Zeitpunkten stärkeren Temperaturabfalls während der ersten Hälfte der Blühzeit der Population führen zu einer Verlängerung der gesamten Blühdauer (Abb. 1, Abb. 2).

## 5. Tageszeitliche Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten

Die Blüten von *Pulsatilla vulgaris* zeigen im Tagesverlauf Öffnungs- und Schließbewegungen (Abb. 8). Im Falle der Küchenschelle handelt es sich um Thermonastien, dies konnte durch eigene Untersuchungen experimentell nachgewiesen werden. Solche Nyctinastien sind auch für andere *Pulsatilla*-Arten bekannt, so z. B. für *P. vernalis*, die nach MÜLLER (1881) ihre Blütenblätter im Durchschnitt auf 5–6 cm öffnet, oder auch für *P. grandis* (WINKLER 1962).

Bei den thermonastischen Öffnungsbewegungen (Beispiele s. CROMBIE 1962) handelt es sich um Blütenblattkrümmungen, die durch ein stärkeres Wachstum auf der Blattoberseite verursacht werden. Der Blütenschluß geschieht analog durch ein Streckungswachstum der Zellen auf der Perigonblatt-Unterseite. Diese Prozesse sind irreversibel,

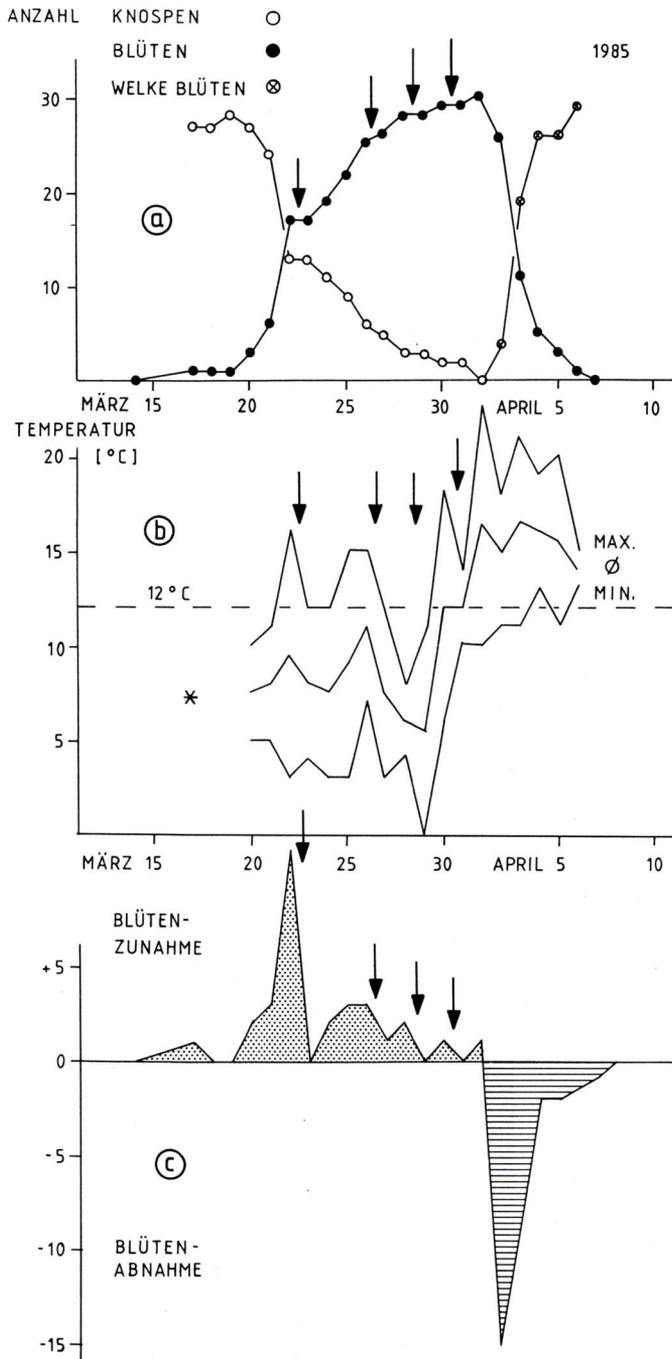


Abb. 3. Phänologie der Knospen, Blüten und verwelkten Blüten im Jahr 1985 (a). Maximale, durchschnittliche und minimale Tagestemperaturen während des Untersuchungszeitraumes (b). Blütenzunahme bzw. -abnahme über den gesamten Blühzeitraum der Population (c). Die Pfeile im Phänologiediagramm kennzeichnen Zeitpunkte, an denen eine Öffnung weiterer Knospen reduziert ist oder völlig ausbleibt (s. dazu auch c); sie fallen jeweils mit einem Temperaturabfall zur selben Zeit zusammen (Pfeile b). \* Vom 15.–19. März war die Fläche mit Schnee bedeckt.

IND.NR.	BLÜTE	MÄRZ											APRIL						BLÜH- DAUER (TAGE)				
		17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2		3	4	5	6
1	a	●	●	●	●	☀	●	●	●	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	16
	b	○	○	○	●	●	☀	●	●	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	c	○	○	○	●	●	☀	●	●	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	13
2		○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	13
	a	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	b	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	12
3	a	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	b	○	○	○	○	●	☀	●	●	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	c	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	●	■	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	d	-	-	-	-	-	-	-	-	○	○	○	●	●	●	●	☀	●	●	●	●	⊗	9
4	a	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	●	●	■	●	●	●	⊗	⊗	⊗	13
	b	○	○	○	○	○	○	○	●	●	●	●	☀	●	■	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	11
5	a	○	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	■	●	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	b	○	○	○	○	○	○	○	●	●	●	●	☀	■	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	10
	c	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	8
6	a	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	b	-	-	-	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	7
7	a	○	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	●	●	●	●	■	●	●	●	⊗	⊗	⊗	12
	b	○	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	●	●	●	●	■	●	●	●	⊗	⊗	⊗	12
8	a	○	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	●	■	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	b	○	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	■	●	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
9	a	○	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	■	●	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	b	○	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	■	●	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
10	a	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	☀	●	●	■	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	b	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	11
11		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	10
12	a	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	9
	b	-	-	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	8
	c	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	8
13		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	8
14	a	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	6
	b	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	6

- KNOSPENSTADIUM
- ÄUSSERE PERIGONBLÄTTER SICHTBAR
- ÄUSSERER PERIGONKREIS ÖFFNET SICH
- ÄUSSERER UND INNERER PERIGONKREIS OFFEN
- ⊗ BLÜTE VERWELKT
- ☀ BLÜTE BESTÄUBT
- STYLI ZUSAMMEN

Abb. 4. Die Blühphänologie der 30 im Jahre 1985 vorhandenen Blüten von 14 Einzelpflanzen: 1. Knospe; 2. Perigon sichtbar, Blüte bleibt noch geschlossen; 3. äußerer Perigonkreis öffnet sich; 4. äußerer und innerer Perigonkreis öffnen sich; 5. Blüte verwelkt. Ferner sind angegeben der Zeitpunkt der Bestäubung und des Zusammenschlusses der Griffel.

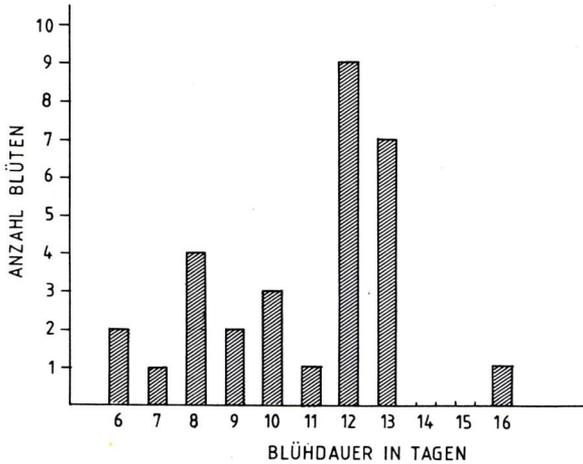


Abb. 5. Verteilung der Einzelblüten in bezug auf ihre Blühdauer ( $\bar{x} = 10,9 \pm 2,4$ ;  $n = 30$ ).

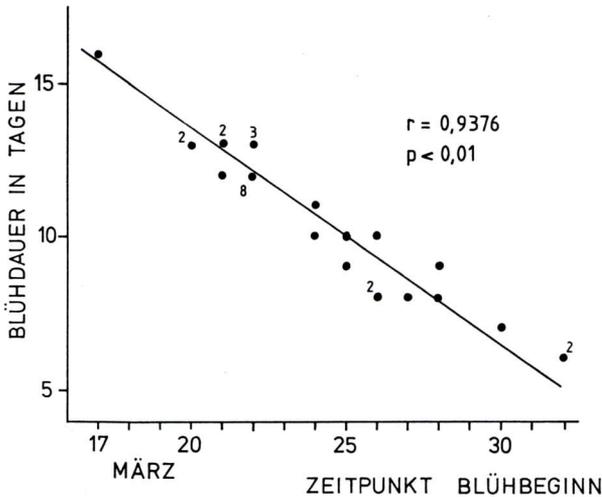


Abb. 6. Blühdauer der einzelnen Blüten in bezug auf ihren jeweiligen Blühbeginn ( $y = 16,35 - 0,66 x$ ,  $s^2 = 0,80$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 30$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl sich gleich verhaltender Blüten wieder.

Öffnungs- und Schließbewegungen nur so lange von der Blüte durchführbar, wie die Perigonblätter wachsen (KERNER 1891; BRAUNER & RAU 1966; HAUPT 1977). BÖHNER (1932, 1933, 1934) hat die thermonastischen Blütenbewegungen am Beispiel der Tulpe genau analysiert; einige seiner Ergebnisse wurden durch WOOD (1953) bestätigt.

Bei der Tulpe ist für die Öffnungs- und Schließbewegung eine Temperaturgrenze von 17 °C nach BÖHNER (1934) verantwortlich. Bei der Küchenschelle liegt sie etwa bei 12 °C, wobei jedoch mit zu berücksichtigen ist, daß Blüten verschiedener Pflanzen und unterschiedlichen Alters nicht einheitlich reagieren (s. u.). BÖHNER (1934) konnte im Experiment an der Tulpe zeigen, daß eine Blüte, die sich öffnet und schließt, um 25 % wächst. Die Küchenschellen-Blüten aus dem Untersuchungsgebiet wuchsen unter Freilandbedingungen, wo sie sich täglich öffneten und schlossen, im Mittel um 25,6 %.

Bei diesen Thermonastien spielt Licht nur dahingehend eine Rolle, daß durch die Insolation eine Erwärmung der Perigonblätter herbeigeführt wird. Bei jungen dunkleren Blüten dürfte die

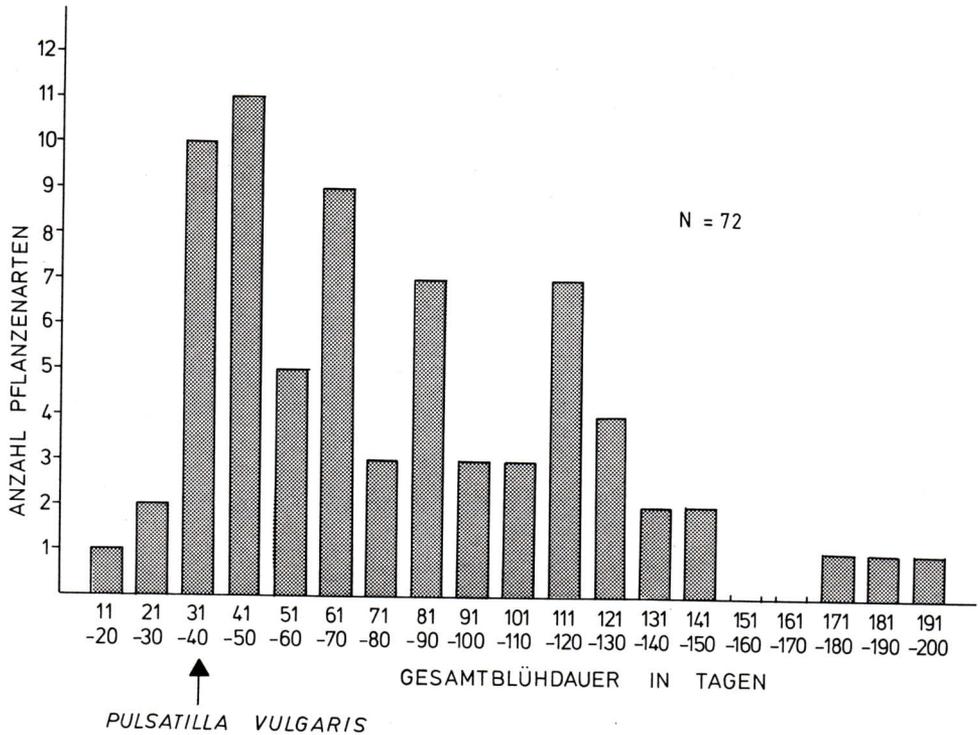


Abb. 7. Die Gesamtblühdauer von 72 entomogamen Pflanzenarten des Untersuchungsgebietes (Durchschnittswerte von 2 Jahren); versäumtes Mesobrometum globularietosum und primuletosum, Arrhenatheretum-Brache im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“ (Schelingen, Kaiserstuhl).

Aufwärmung größer sein als bei älteren. Die individuelle Variation zeigt, daß auch eine endogene Komponente bei den Thermonastien vorhanden ist, worauf auch BRAUNER & RAU (1966) hinweisen.

SCHAFFNIT (1906; zit. in KIRCHNER et al. 1908 ff.) untersuchte den anatomischen Bau der Tepalen von *P. vulgaris*. Er charakterisiert die Epidermiszellen als tafelförmig, in Flächenansicht als polygonal. Ihre Seitenwände sollen auf der Blattunterseite stärker als auf der -oberseite entwickelt sein, die Außenwand hingegen nur oberseits verdickt. Da eine solche unterschiedliche Dicke der Epidermiswände von Blattober- und -unterseite einen Einfluß auf die Spannungsverhältnisse innerhalb des Blütenblattes und damit gleichzeitig auch auf die Krümmungsbewegungen ausüben kann, wurden von mir mikroskopische Untersuchungen an Perigonblättern der Küchenschelle durchgeführt. Es fanden sich hierbei keine merklichen Unterschiede in der Dicke der Epidermiswände von Innen- und Außenseite, wie es BÖHNER (1934) für die Blütenblätter der Tulpe nachgewiesen hatte. Analog zu seinen Ergebnissen an der Tulpe waren bei der Epidermis der Innenseite die Zellen kleiner, an der Außenseite größer (Abb. 9). Längsschnitte ergaben, daß die Epidermiszellen der Innenseite kürzer, die der Außenseite länger sind (Abb. 9). BÖHNER (1934) fand an der Epidermisaußenseite zahlreiche Spaltöffnungen bei der Tulpe, an der Innenseite nur selten welche, gleiches gilt auch für die Küchenschelle. Bei *Anemone nemorosa* ist es hingegen umgekehrt.

Im Untersuchungsgebiet fanden die Blütenblatt-Bewegungen im wesentlichen zwischen 9.00 und 15.00 Uhr statt. Zu einem früheren bzw. späteren Zeitpunkt sind die Blüten geschlossen. Dies trifft jedoch nur für Blüten bis zu einem bestimmten Alter und für einen für die Jahreszeit durchschnittlichen Tagestemperaturgang zu (s. u.). Der frühe Blüteschluß im Gebiet wird auch durch die Süd-Südost-Hanglage mitbestimmt, da in der Regel ab 15.00 Uhr der Hang nicht mehr vollständig vom Sonnenlicht erreicht werden kann. Im Vergleich hierzu öffneten sich nach mehrjährigen Untersuchungen von KERNER (1891) *P. vulgaris*-Blüten bei Innsbruck im März

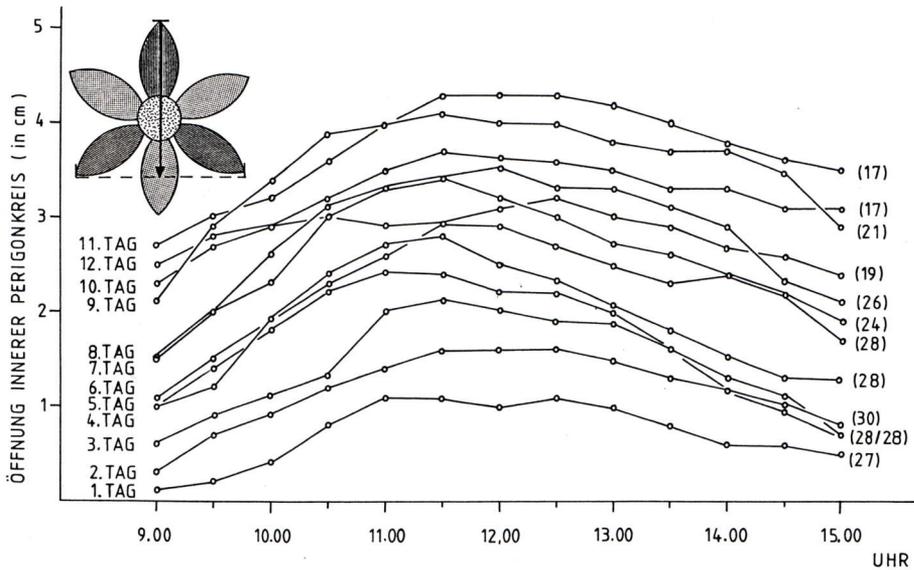


Abb. 8. Die Öffnungs- und Schließbewegungen des inneren Perigonkreises vom 1. – 12. Tag zwischen 9 und 15 Uhr (Durchschnittswerte, n = Anzahl der Blüten).

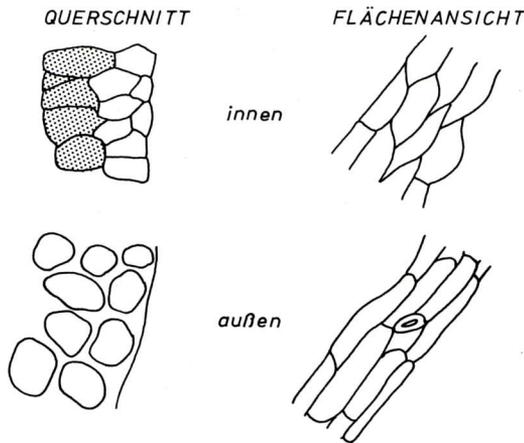


Abb. 9. Perigonblatt-Innenseite und -Außenseite, Querschnitt und Flächenansicht (Flächen mit Anthocyan punktiert) einer Blüte, deren Antheren in den beiden mittleren Staubblattkreisen geöffnet sind.

zwischen 10.00 und 11.00 Uhr, sie schlossen sich wieder zwischen 17.00 und 18.00 Uhr. Den gleichen Zeitraum gibt er auch für *Pulsatilla vernalis* an.

Innerer und äußerer Perigonkreis unterscheiden sich im Blütenöffnungsverhalten. Besonders bei jungen Blüten öffnet sich der äußere Perigonkreis weiter als der innere. Dies gleicht sich mit zunehmendem Alter der Blüten aus. Die einzelnen Perigonblätter verhalten sich innerhalb eines Kreises weitgehend gleich. Da unter blütenökologischen Gesichtspunkten (Schutz der geöffneten Staubblätter und der Narbe z. B. vor Regen, Zugänglichkeit des Androeceums für blütenbesu-

chende Insekten) den Öffnungs- und Schließbewegungen der inneren Perigonblätter eine größere Bedeutung zukommt, seien im folgenden nur die Öffnungsmaße des inneren Kreises berücksichtigt.

Die Öffnungs- und Schließbewegungen werden

- a) vom Alter der Blüte,
- b) vom tageszeitlichen Witterungsgang beeinflusst.

Zu a): Der Einfluß des Blütenalters auf die Öffnungs- und Schließbewegungen

Das Involucrum hemmt in einem frühen Stadium die volle Entfaltung der Perigonblätter (Abb. 10). Der maximale Öffnungsgrad ist deshalb geringer als zu einem späteren Stadium. In Abb. 8 sind die durchschnittlichen Öffnungsbewegungen von 9.00 bis 15.00 Uhr in Abhängigkeit vom Alter der Blüten aufgezeichnet. Mit zunehmendem Alter öffnet sich die Blüte weiter, die Perigonblätter schließen sich jedoch nicht mehr in dem Ausmaß wie zu einem frühen Stadium. Innerhalb des Zeitraumes, in dem das Involucrum die Perigonblätter noch berührt (bis etwa zum 8. d; Abb. 10) erreicht die Blüte eine maximale Entfaltung im inneren Perigonkreis von ca. 3,5 cm.

Unter bestäubungsbiologischen Gesichtspunkten ist diese gestaffelte, kontinuierlich wachsende Erweiterung der maximalen Blütenöffnung sehr wichtig. Da die Küchenschelle proterogyn ist, muß eine frühzeitige Berührung der Naben durch die Blütenbesucher gewährleistet sein. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein blütenbesuchendes Insekt Pollen auf die Narben überträgt, ist nur bei einem geringen Perigonblattöffnungswinkel groß. Wenn die Perigonblätter sich weiter geöffnet haben, kommen die Besucher in der Regel mit den Narben nicht mehr in Berührung, sondern suchen sofort die Nektarien auf. Eine Ausnahme bilden nur besonders große Blütenbesucher, z. B. die Arten der Gattung *Bombus*, die jedoch nur selten an *P. vulgaris*-Blüten anzutreffen sind (s. u.). Zum Zeitpunkt der Bestäubung betrug die maximale Öffnung des inneren Perigonkreises  $2,95 \pm 1,05$  cm ( $n = 27$ ).

Durch den geringen Öffnungswinkel wird ferner erreicht, daß die Antheren dicht zusammengedrängt bleiben; so können die Blütenbesucher in der Regel nicht in die Staubblattgarbe eindringen, um an die an deren Basis liegenden Nektarien zu gelangen. Bei 2 d alten Blüten gelingt es *Lasioglossum lineare*-Arbeiterinnen (*Halictidae*, s. u.) nicht, die Nektarien zu erreichen. Erst bei 3 d alten Blüten konnte beobachtet werden, wie sie in die Staubblattgarbe „eintauchen“. Auch die größere *Andrena bicolor* (*Andrenidae*, s. u.) läuft zunächst auf der Staubblattgarbe um die Styli. Bei einem *A. bicolor*-Weibchen konnte ebenfalls beobachtet werden, daß das Tier bei 2 d alten Blüten die Nektarien nicht erreicht. So beschränkt sich die Bewegungsaktivität der Blütenbesucher bei einer jungen Blüte völlig auf die oberen Antheren der Staubblattgarbe. Hierdurch wird die Wahrscheinlichkeit einer Bestäubung durch die nahe Lage zu den Narben erhöht. Hinzu kommt, daß zu diesem Zeitpunkt auch die Styli weit auseinandergefächert sind. Nur ein Bereich von ca. 1 cm steht den Insekten um die Styli herum maximal zur Verfügung. Diese beiden wichtigsten Bestäuber im Untersuchungsgebiet „Kaiserstuhl“ (*Lasioglossum lineare*, *Andrena bicolor*) haben eine durchschnittliche Größe von 0,8 und 1,2 cm. *L. lineare*-Arbeiterinnen haben Längen von 0,81 cm ( $n = 25$ ), *A. bicolor*-Weibchen von 1,13 cm ( $n = 25$ ) und Männchen von 0,90 cm ( $n = 25$ ). Beide Arten variieren hinsichtlich ihrer Körpergröße kaum (Standardabweichung: 0,04–0,05 cm).

Bis zum 7. d wächst mit abnehmendem Einfluß des Involucrums die Entfaltungsmöglichkeit der Perigonblätter und damit kontinuierlich der Bereich zwischen minimaler und maximaler Blütenöffnung (Abb. 11). Obgleich nach dem 8. d die Perigonblätter nicht mehr von dem Involucrum erreicht werden, läßt die Perigonblatt-Bewegung dann mit zunehmendem Alter der Blüte immer mehr nach (Abb. 11).

Zu b): Der Einfluß des tageszeitlichen Witterungsganges auf die Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüte

Die tageszeitlichen Öffnungs- und Schließbewegungen werden in hohem Maße vom tageszeitlichen Witterungsverlauf beeinflusst (s. dazu auch BÜNNING 1953). In Abb. 12 sind die Öffnungs- und Schließbewegungen von 4 verschiedenen repräsentativen Pflanzen mit ihren Einzelblüten vom

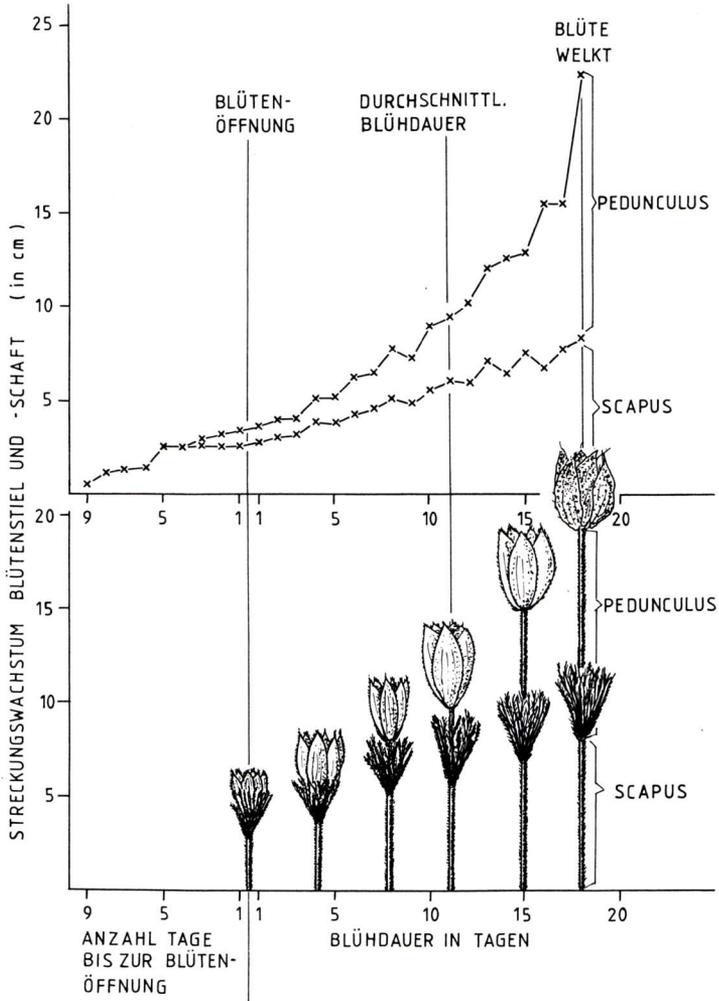


Abb. 10. Das Streckungswachstum von Blütenstiel (Pedunculus) und Blütschaft (Scapus) während des Knospen-, Blüten- und zu Beginn des Welkestadiums.

30. März zwischen 9.00 und 15.00 Uhr aufgetragen. An diesem Tag stieg die Temperatur von 9.00 bis 10.00 Uhr auf 15 °C an, fiel dann aber bis 11.00 Uhr auf 11 °C ab. Danach erhöhte sie sich wieder bis 12.00 Uhr auf 14 °C und erreichte nach einem kurzen Abfallen auf 13 °C ihr Tagesmaximum um 14.00 Uhr mit 18 °C.

Am ähnlichsten reagieren auf diesen Temperaturverlauf Blüten gleichen Alters von ein und derselben Pflanze (Abb. 12, I). Man erkennt einen fast völlig gleichen Kurvenverlauf in den einzelnen steigenden und fallenden Kurvenbereichen (zur endogenen Tagesrhythmik s. BÜNNING 1953). Blüten gleichen Alters, jedoch verschiedener Individuen zeigen einen unterschiedlichen Kurvenverlauf (9 d alte Blüten Abb. 12, I–IV). Blüten ein und derselben Pflanze mit unterschiedlichem Alter besitzen zwar einen ähnlichen Kurvenverlauf (Abb. 12, II–IV), jedoch reagierten jüngere Blüten viel stärker mit einem Blütenschluß auf die Temperaturenniedrigung um 11.00 Uhr als ältere. Besonders deutlich zeigt dies das Beispiel IV (Abb. 12). Eine Erhöhung der Temperatur

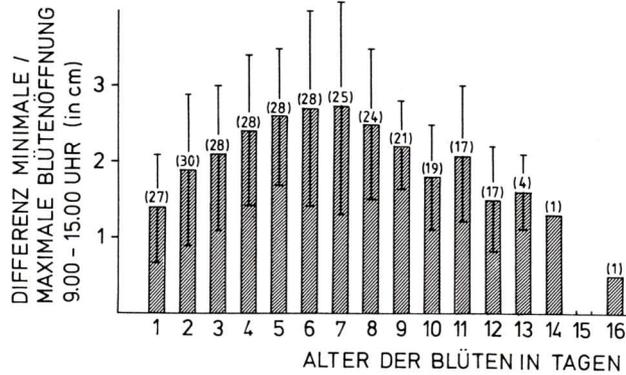


Abb. 11. Differenz der minimalen und maximalen Blütenöffnung von 9 bis 15 Uhr in Abhängigkeit vom Alter der Blüte (Standardabweichung und in Klammer Angabe der Anzahl getesteter Blüten).

um 12.00 Uhr führt bei den älteren Blüten (Pfeil Abb. 12) sofort wieder zu einer Öffnungsbewegung, bei den jüngeren hingegen nicht. Während bei letzteren das Involucrum die Perigonblätter berührt und das Schließen der Blüte nach Temperaturniedrigung sehr wahrscheinlich mitbeeinflusst, verzögert es als „Widerlager“ ein schnelles Öffnen nach wieder eintretender Erhöhung der Temperatur. Bei älteren Blüten hingegen, deren Öffnungs- und Schließbewegungen nicht mehr durch das Involucrum beeinflusst werden können, öffnen sich die Perigonblätter sofort wieder (Pfeil Abb. 12). Erst bei einer länger einwirkenden Temperaturerhöhung öffnen junge Blüten ihr Perigon wieder. Auch dies erscheint biologisch sinnvoll. Für jüngere Blüten ist es wichtig, daß über den Tag konstant günstige Witterungsbedingungen herrschen; dies erhöht die Bestäubungswahrscheinlichkeit. Auch nur eine kurze vorübergehende Witterungsverschlechterung indiziert eine höhere Wahrscheinlichkeit weiterer ungünstiger Bedingungen. Junge Blüten, die noch nicht bestäubt sind, öffnen sich nicht mehr. Hierdurch vermindert sich u. a. die Gefahr, daß Pollen durch plötzlich einsetzenden Regen naß oder gar ausgeschwemmt wird. Für ältere Blüten, die in der Regel bereits bestäubt sind und große Pollenmengen abgegeben haben, ist das Risiko nicht mehr so groß. Als Nektarquelle haben sie jedoch nach wie vor eine Bedeutung.

Auch bei den witterungsbedingten tageszeitlichen Öffnungs- und Schließbewegungen zeigt es sich, daß der 12 °C-Temperaturgrenze eine große Bedeutung zukommt. Unter 12 °C werden die Blüten geschlossen, oberhalb von 12 °C geöffnet.

## 6. Heliotropismus

Die Blüten von *Pulsatilla vulgaris* orientieren sich in einem günstigen Winkel zur Sonne. Besonders eindrucksvoll ist dieser Heliotropismus am Strangenberg bei Westhalten (Elsaß) zu beobachten, wo sich Hunderte von Küchenschellen zur Sonne wenden.

Eine recht auffällige Erscheinung kann man an Knospen kurz vor ihrer Öffnung beobachten: Während alle anderen Tepalen nach oben gerichtet sind, bis zur Hälfte ihrer Länge von dem Involucrum umgeben, steht ein äußeres Perigonblatt rechtwinklig ab. Es handelte sich hierbei in allen beobachteten Fällen um das genau nach Südost zur Sonne hin gerichtete Perigonblatt.

Sehr junge Blüten sind im allgemeinen aufrecht orientiert, erst später krümmt sich der Blütenstiel, und die geöffnete Blüte nimmt einen Winkel von etwa 45° zur Bodenoberfläche ein. Auch die meisten älteren Blüten sind im Untersuchungsgebiet (SO-Hang) in einem Winkel von 45° nach Süd-Südost orientiert. Durch die über einen langen Zeitraum der Anthese vorherrschende

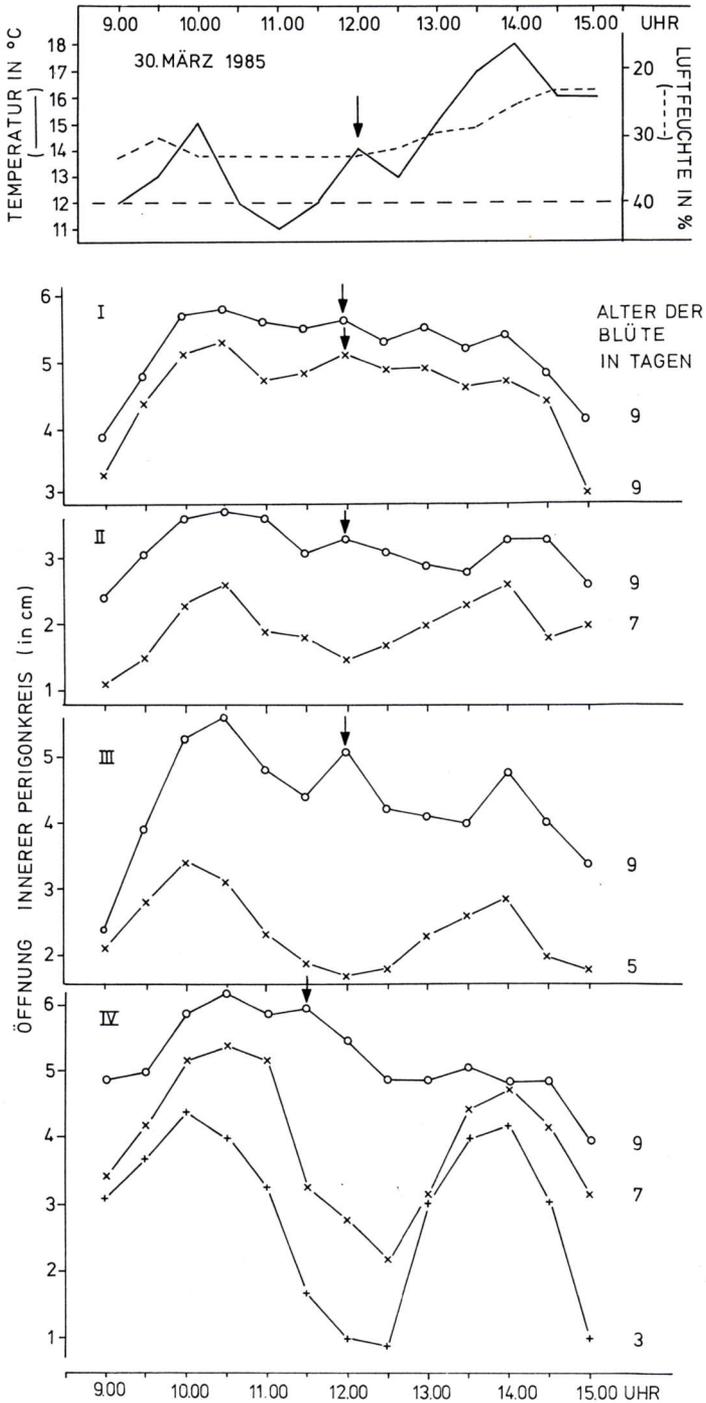


Abb. 12. Die Öffnungs- und Schließbewegungen von Blüten unterschiedlichen Alters (4 verschiedene Pflanzen) am 30. März 1985 (nähere Erläuterungen s. Text).

parabolspiegelartige Form der Blüte und dadurch, daß sie sich in einem günstigen Winkel zur Sonne hin ausrichtet, konzentrieren sich die Wärmestrahlen in ihrem Zentrum. Die Bedeutung solcher Heliotropismen für Pflanzenarten, die besonders bei niedrigen Temperaturen blühen, haben HOCKING & SHARPLIN (1961) und KEVAN (1975) herausgestellt. Sie fanden, daß die höheren Temperaturen einerseits das Wachstum im Blütenzentrum und dabei besonders innerhalb der Samenanlagen beschleunigen, andererseits die Blütenbesucher in der Blüte, die sich dort auch aufwärmen, stärker aktivieren. Leider liegen für die Küchenschelle diesbezüglich noch keine Messungen von Temperaturen innerhalb und außerhalb der Blüte vor.

## 7. Androeceum

– Antherenzahl, Form der Staubblattgarbe

Die Staubblattkreise bestehen nach Zählungen im Untersuchungsgebiet „Kaiserstuhl“ aus 141 Stamina ( $\bar{x} = 141 \pm 18,6$ ;  $n = 10$ ), die zu einer Staubblattgarbe vereinigt sind. WELLS & BARLING (1971) geben aus Großbritannien 50–120 Stamina, AICHELE & SCHWEGLER (1957) für den Kontinent 150–200 an.

Die Form dieser Garbe ändert sich mit zunehmendem Alter der Blüte: In einem frühen Stadium (Abb. 13 a) schließen sich die einzelnen Staubblätter sehr dicht aneinander. Die Garbe hat die Gestalt eines mit der Spitze nach unten orientierten Kegels, wobei die dicht gedrängten Antheren der oberen Staubblattkreise nahe den Styli eine mehr oder weniger ebene Fläche bilden. In einem späteren Stadium, mit zunehmendem Öffnungsgrad der Perigonblätter und geringerem Einfluß des Involucrums auf die Blüte, können die Antheren aus ihrer gedrängten Stellung nach außen überhängen; die Staubblattgarbe bekommt eine annähernd ovale, eiförmige Gestalt (Abb. 13 b). In einem noch späteren Stadium (Abb. 13 c) sind zwischen den Antheren noch größere Abstände festzustellen. Sie kommen u. a. auch durch fortschreitende Wachstumsprozesse im Fruchtblatt- und Receptaculum-Bereich (konische Form) zustande. Wahrscheinlich verlängern sich dabei auch die Filamente etwas.

Die meisten Stamina krümmen sich in einem späten Stadium von den Styli ab, im Mittel am 9. d nach der Blütenöffnung ( $\bar{x} = 0,9 \pm 2,2$ ;  $n = 23$ ). In diesem Stadium sind im Durchschnitt noch 17 Antheren geschlossen bzw. offen und mit Pollen behaftet. Bei früh innerhalb der Population erscheinenden Blüten liegt der Zeitpunkt des Abwinkeln aufgrund der längeren Blühdauer der Einzelblüte signifikant später als bei spät erscheinenden (Abb. 14). Auch besitzen Blüten, die erst zu einem späten Zeitpunkt innerhalb der Population aufblühen eine signifikant größere Anzahl noch geschlossener bzw. mit Pollen belegter Antheren als solche, die früh erscheinen (Abb. 15).

Es handelt sich bei der Abwärtskrümmung einzelner Staubblattkreise nicht um eine aktive epinastische Bewegung (Beispiele TROLL 1922), sondern um einen passiven Vorgang, der durch das Welken der Staubblätter bewirkt wird. Der oberste Kreis ist zu diesem Zeitpunkt nicht mehr mit Pollen beladen. Aus diesem Grunde kann diese Erscheinung auch nicht als eine Anpassung zur Verhinderung einer Selbstbestäubung angesehen werden. Keine Blüte war im Untersuchungsgebiet in diesem Stadium noch unbestäubt, die zuvor auseinandergespreizten Griffel lagen eng aneinander. Kleinbienen laufen häufig in der zwischen Staubblattkreis und Styli entstandenen Höhlung (s. u.). An die Narben können sie nicht mehr gelangen. Ein ähnliches Phänomen beschreibt MOTTEN (1982) für *Hepatica americana*, wo zu Ende der Blühzeit die Filamente schrumpfen. Nach Auffassung des Autors kann eine Selbstbestäubung bei dieser Art dadurch stattfinden, daß sich die Sepalen nach innen krümmen und die Antheren auf die Stigmen drücken.

– Antheren-Morphologie, Übergangsformen zu Nektarien, Nektarien

Innerhalb der Staubblattgarbe lassen sich von oben nach unten 6 verschiedene Zonen abgrenzen (Abb. 16): In den Bereichen A–D (Abb. 13, 16) handelt es sich um typische Staubblätter (Abb. 17 A), im Bereich E finden sich Staubblätter, die Übergangsformen zu Nektarien zeigen (Abb. 17 C) und im Bereich F liegen die Nektarien (Abb. 17 D), die den Staubblättern homolog sind (KNUTH 1894). Morphologisch unterscheiden sich die Nektarien deutlich von den Staubblättern: Sie haben eine gedrungene eiförmige Gestalt und ein kurzes, dafür aber im Vergleich zu den Staubblättern wesentlich dickeres Filament, über das nach KIRCHNER et al. (1908 ff.) die Nektarabsonderung erfolgt. Eigene Beobachtungen deuten ebenfalls darauf hin. Die ehemaligen Theken sind von außen nicht mehr erkennbar.

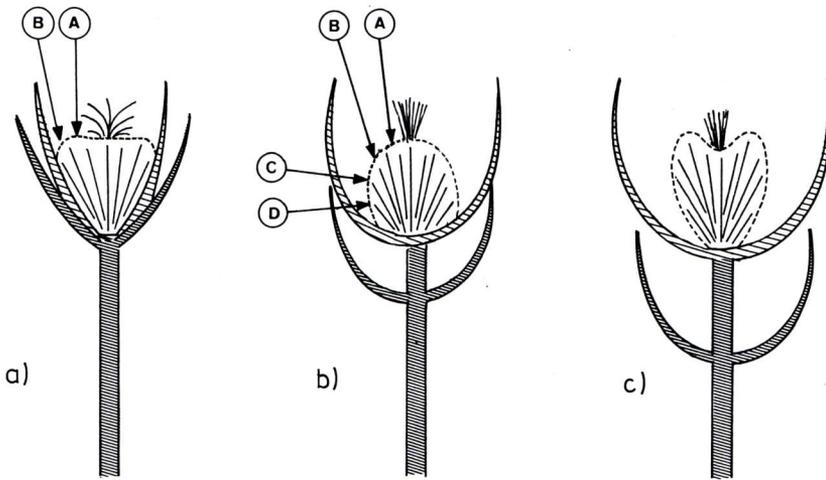


Abb. 13. 3 verschiedene Altersstadien der Küchenschellen-Blüte (a, b, c). In einem frühen Stadium (a) umschließt das Involucrum die Perigonblätter, nur die Staubblattkreise A und B (s. auch Abb. 16) sind für die Blütenbesucher zugänglich. Die Staubblattgarbe hat eine umgekehrt kegelförmige Gestalt. Zu einem späteren Stadium (b) hat das Involucrum nur noch einen geringen Einfluß auf die Blütenöffnung, die Staubblattkreise C und z. T. auch D sind zusätzlich erreichbar. Die Staubblattgarbe hat eine ovale, eiförmige Gestalt. Zu einem noch späteren Stadium (c) hat das Involucrum keinen Einfluß mehr, alle Staubblattkreise liegen frei. Die Staubblätter beginnen zu verwelken und krümmen sich ab.

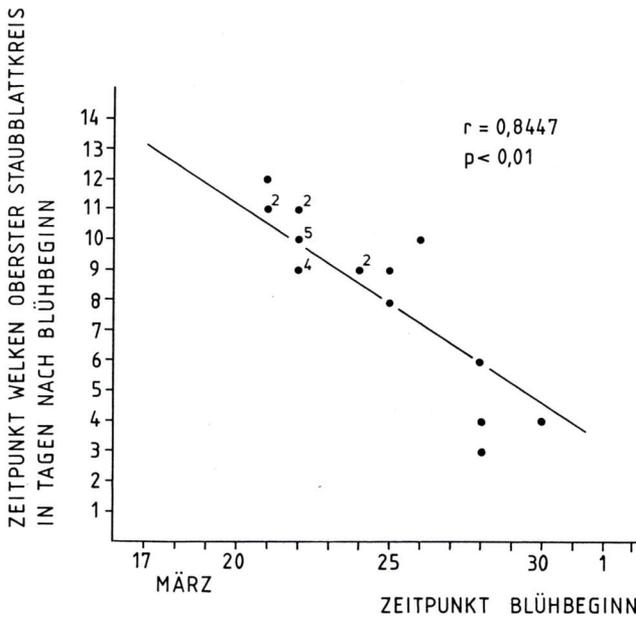


Abb. 14. Korrelation zwischen Blühbeginn und Zeitpunkt des Welkens des obersten Staubblattkreises ( $y = 13,9 - 0,66 x$ ,  $s^2 = 1,46$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 23$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl sich gleich verhaltender Blüten an.

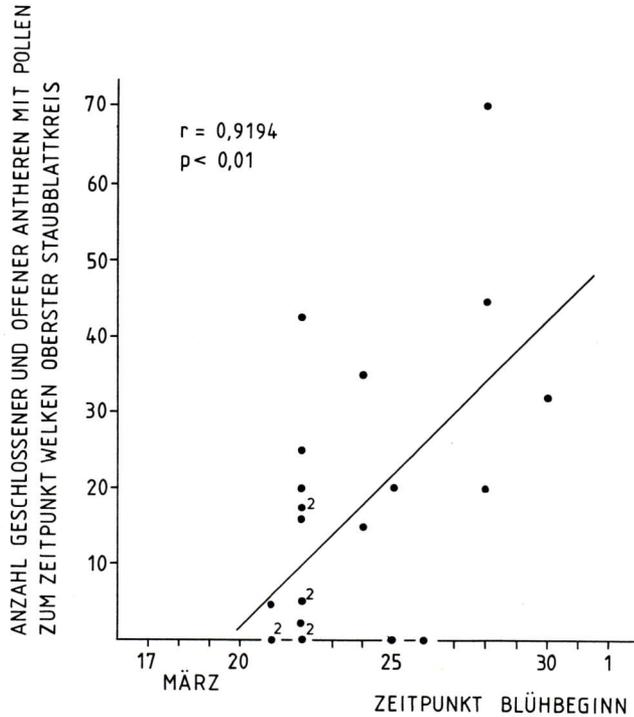


Abb. 15. Korrelation zwischen Blühbeginn und Anzahl noch geschlossener oder offener Antheren mit Pollen zum Zeitpunkt des Welkens des obersten Staubblattkreises ( $y = -14,9 + 4,12 x$ ,  $s^2 = 23,3$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 23$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl sich gleich verhaltender Blüten an.

Bei der untersuchten Population war die Nektarmenge/Blüte sehr gering. Eine Messung mit Mikrokapillaren war nicht möglich, jedoch verfärbten sich an die Nektarien gelegte Glucose-Teststreifen (Methode in Anlehnung an EBERLE 1974) sehr deutlich.

Bei den Übergangsformen ist die Anthere länglich eiförmig und auch das Filament dünner und länger. Sehr charakteristische und deutlich erkennbare Übergangsformen zwischen Staubblättern und Nektarien traten im Durchschnitt nur bei jeder zweiten Blüte auf. Auf eine Blüte kommen durchschnittlich 7 Übergänge Staubblatt/Nektarium und 16 Nektarien.

#### – Antherenöffnung

Die Antherenöffnung kann durch eine Temperaturerhöhung – wie auch das Experiment zeigte – ausgelöst werden. Sie findet unter natürlichen Bedingungen meist zwischen 10.30 und 11.30 Uhr statt, ein Zeitraum, der auch für viele andere Frühjahrsblüher charakteristisch ist (PERCIVAL 1965). Die Antheren einer jungen Blüte öffnen sich nicht alle gleichzeitig (s. u.); dies deutet darauf hin, daß auch andere Faktoren eine wesentliche Rolle spielen.

Zu Beginn des Öffnungsvorgangs reißt die Thekenwand an einer präformierten Stelle auf (Abb. 18 A). Die Innenseite wird nach außen umgeschlagen und eingerollt (Abb. 18 B). So gelangt der gesamte, durch Pollenkitt aneinander und an die Innenwände der Theken haftende Pollen auf größtmöglicher Fläche nach außen und umgibt die gesamte Anthere. Nach fast vollständigem Absammeln des Pollens durch Blütenbesucher sind die 4 eingerollten wulstförmigen Thekenwände der Anthere gut erkennbar (Abb. 18 C).

Der Öffnungsvorgang wurde in Anlehnung an die Methode von BRAUNER & RAU (1966) überprüft. Geöffnete Antheren mit aufgerollten Thekenwänden schließen sich in Wasser; unter Zugabe von Saccharose-Lösung (5 %) wird

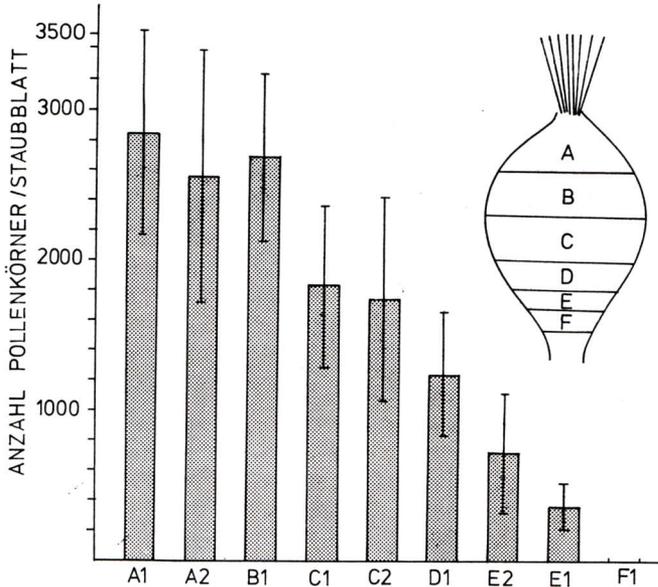


Abb. 16. Anzahl Pollenkörner/Staubblatt in der obersten (A), oberen mittleren (B), unteren mittleren (C), unteren (D) Zone der Staubblattgarbe, im Übergangsbereich Staubblatt/Nektarium (E) und im Bereich der Nektarien (F) (mit Angabe der Standardabweichung). Die Bereiche A, C und E wurden an 2 verschiedenen Blüten getestet.

der Vorgang wieder rückgängig gemacht. Bei Wasserverlust ziehen sich die Zellen der Faserschicht zusammen, wobei nur die Außenwand verkürzt wird. Dies führt zur Öffnung, ein Vorgang der analog dem des Farnanulus ist.

– Pollengröße

Der Pollen von *Pulsatilla vulgaris* ist oval, tricolpat und hat nach 150 Messungen von Pollenkörnern aus dem Untersuchungsgebiet eine durchschnittliche Länge von 42,5 µm und Breite von 35 µm (Photo 1). Nach den Literaturangaben (WOERNLE 1950; BÖCHER 1954; AICHELE & SCHWEGLER 1957; HUYNH 1970) schwanken die Werte zwischen 28 und 48 µm.

– Zeitpunkte der Antherenöffnung, Pollenzahl und Pollen-Keimverhalten in Abhängigkeit zur Lage der Antheren innerhalb der Staubblattgarbe

Die einzelnen Staubblattzonen unterscheiden sich hinsichtlich der Zeitpunkte der Antherenöffnung voneinander. Zuerst öffnen sich die Staubblätter der Zone B, später erst greift sie auf die benachbarten Zonen C, A und D über (Abb. 13, 16). Diejenigen Antheren, die sich zuerst öffnen, liegen direkt am Übergang der Staubblattzonen B und C, an der Stelle, an welcher die Tepalen und die Staubblattgarbe zusammentreffen. Die Antheren, die sich zuletzt öffnen, befinden sich einerseits in direkter Umgebung der Styli, andererseits in der Nähe der Nektarien.

Eine gestaffelte Öffnungsfolge beschreibt auch ZIMMERMANN (1935, 1952). Er erwähnt (ZIMMERMANN 1935), daß sie für alle *Pulsatilla*-Arten gilt und verweist u. a. auf BEYER (1888), der eine Beschreibung für *P. vernalis* liefert.

Daß sich die Staubblattzone A mit ihren den Styli am nächsten stehenden Staubblättern erst spät öffnet, liegt wahrscheinlich daran, daß es sich hier um die jüngsten Staubblätter innerhalb der Staubblattgarbe handelt. Eine Selbstbestäubung wird dadurch weitgehend verhindert (s. Kap. 12.); so entwickelten sich im Untersuchungsgebiet bei mit Gaze abgedeckten Blüten nie Früchte. Die zuerst erfolgende Öffnung der Antheren der Staubblattzone B bewirkt, daß bereits in einem frühen Blütenstadium Pollen offen dargeboten und von Insekten aufgenommen werden kann; die Bereiche C und D sind durch den engen Schluß von Perigon und Involucrum noch nicht zugänglich. Ferner wird erreicht, daß ein bestimmter nicht zu weiter Abstand zwischen dem

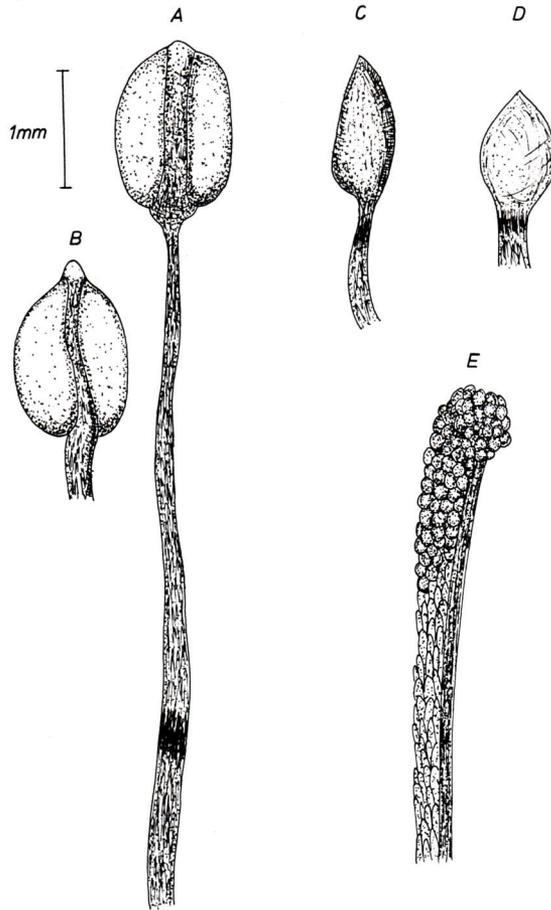


Abb. 17. Staubblatt-Vorderseite (A), Staubblatt-Rückseite (B), Übergang Staubblatt/Nektarium (C), Nektarium (D), Narbe (E).

Bereich, wo die Biene Pollen sammelt, und den Narben vorhanden ist. Er darf nicht so groß sein, daß für solche mit Fremdpollen beladene ankommende Bienen eine Berührung der Narben unmöglich wäre (s. o.).

Das gestaffelte Öffnen hat auch in einer anderen Hinsicht eine große Bedeutung. So bleibt dadurch, daß die Blüte über einen größeren Zeitraum Pollen anbietet, ihre Attraktivität lang erhalten. Dies vergrößert eine Bestäubungswahrscheinlichkeit der Narben erheblich. Unter populationsgenetischen Gesichtspunkten ist eine lang andauernde Attraktivität für die Küchenschelle mit einer hohen Zahl an Narben von Vorteil. Die Wahrscheinlichkeit, daß Besucher die Narben berühren, die jeweils Pollen verschiedener Pflanzen mitbringen, vergrößert sich ebenfalls. Somit erhöht sich auch die genetische Variabilität der Nachkommen einer Blüte um ein vielfaches. Ferner wird durch das gestaffelte Öffnen der Antheren erreicht, daß Pollen über einen möglichst großen Zeitraum für die Bestäubung anderer Blüten zur Verfügung steht. Auch dies erhöht die genetische Variabilität der Nachkommen einer Population.

Da die Anzahl von Pollen die der Samenanlagen im Falle der Küchenschelle um den Faktor 3570:1 übersteigt, wird eine starke Konkurrenz der Pollenkörner um die Samenanlagen herrschen; die Staffelung der Öffnung der Antheren führt zu einem ausgeglicheneren Verhältnis.

Die verschiedenen Staubblattzonen unterscheiden sich in der Pollenzahl ihrer Antheren.

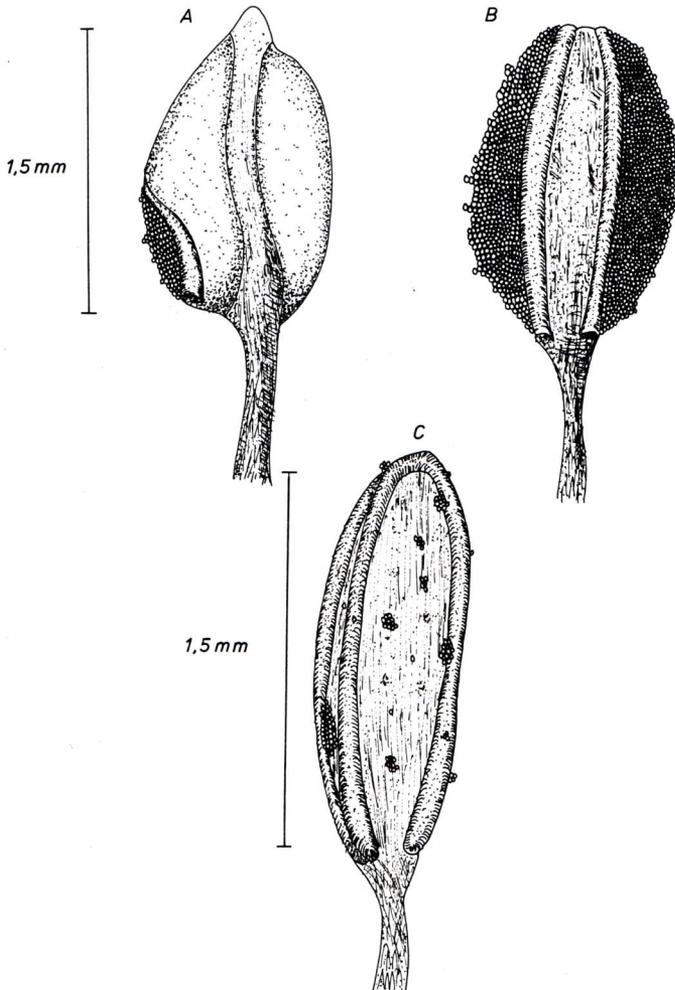


Abb. 18. Beginn der Staubblattöffnung (A); durch Aufrollen der Thekenwand wird die Innenseite nach außen geschlagen und der gesamte Pollen offengelegt (B); Staubblatt nach fast vollständiger Entnahme des Pollens durch Blütenbesucher mit den 4 eingerollten, wulstförmigen Thekenwänden (C).

Während Staubblätter der Zonen A und B im Durchschnitt etwa 2700 Pollenkörner/Staubblatt enthalten ( $n = 150$ ), finden sich in Zone C nur noch etwa 1800, in Zone D sogar nur noch etwa 1250 Pollenkörner/Staubblatt (Abb. 16). Während im Übergangsstadium Staubblatt/Nektarium noch ca. 760 Pollenkörner enthalten sind, fehlen sie in den Nektarien völlig. Errechnet man den durchschnittlichen Pollengehalt aller Staubblätter, so kommen auf ein Staubblatt etwa 2100 Pollenkörner, auf eine Blüte mit 141 Staubblättern somit annähernd 300000 Pollenkörner.

Die je nach Lage der Antheren in der Staubblattgarbe differierenden Pollenzahlen und der unterschiedliche Zeitpunkt der Antherenöffnung können in folgender Weise blütenökologisch interpretiert werden: Die Staubblattzonen A und B (Abb. 13, 16) sind im frühen Öffnungsstadium die einzigen Bereiche, die den Blütenbesuchern zugänglich sind, wobei sich die Zone B als erste öffnet. Beide bieten in diesem frühen Stadium eine weitgehend ebene, waagerechte Oberfläche. Ein „optimal foraging“ durch die pollensammelnden Bienen ist somit besonders bei den oberen

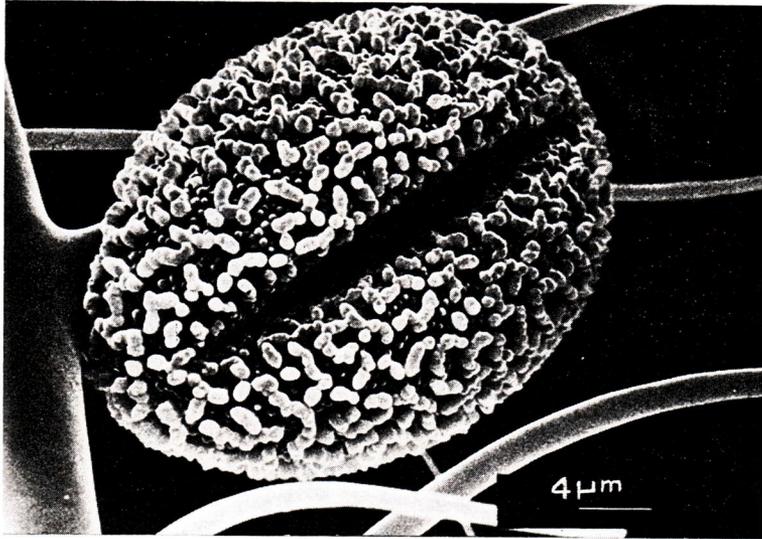


Photo 1. Pollenkorn von *Pulsatilla vulgaris* (Photo: TH. ESCHÉ).

Staubblattzonen möglich. Eine höhere Pollenzahl der Antheren dieser beiden Zonen könnte als Anpassung an die bevorzugte Lage für die Pollenentnahme durch Insekten interpretiert werden bzw. die Pollenabnahme in den unteren Staubblattzonen als Reduktionserscheinung. So können einerseits die weiter unten liegenden Antheren weniger gut besammelt werden, andererseits liegen sie in einer zunehmend größeren Entfernung von den Styli, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Berührung des mit Fremdpollen beladenen Insekts reduziert wird.

Innerhalb der Staubblattgarbe geht mit dieser Staffelung in den Pollenzahlen der Staubblätter kein Abfallen der Pollenkeimrate von innen nach außen einher, so wie es DAUMANN & SLAVIKOVÁ (1968) an *Clematis*-Arten nachweisen konnten. Zur Überprüfung der Keimrate von Küchenschellen-Pollen erwies sich eine 5%ige Rohrzuckerlösung nach 1½–2 h Einwirkung am günstigsten. Unabhängig von der Lage innerhalb der Staubblattgarbe bildeten über 90% der Pollenkörner deutliche Pollenschläuche aus (Tab. 3). Die Konzentration und die Einwirkungszeit liegen damit in einem Bereich, den auch DAUMANN & SLAVIKOVÁ (1968) an den Untersuchungen an *Clematis* als am geeignetsten festgestellt haben. Die Keimung von *Trientalis europaea*-Pollen erfolgte bei 6%iger Zuckerlösung am besten (HIIRSALMI 1969). Dennoch reagieren viele Arten sehr unterschiedlich auf einzelne Konzentrationen, wie die Zusammenstellung von DARLINGTON & LA COUR (1960) zeigt.

Der Küchenschellen-Pollen erwies sich als empfindlich gegenüber einer Behandlung mit destilliertem Wasser. Bereits nach 1½ h platzten in der Regel über 90% der Pollenkörner. HALLERMEIER (1922) erwähnt hingegen, daß *Anemone*-Arten einen Pollen besitzen, der in destilliertem Wasser nur sporadisch platzt, zu einem kleinen Prozentsatz Pollenschläuche bilde und im ganzen von der Witterung wenig abhängig sei. Da die Blüten bei der Küchenschelle mehr oder weniger aufrecht orientiert sind, kann durch plötzlich einsetzenden Regen der dargebotene Pollen platzen. Sowohl durch die von der Witterung stark beeinflussten Blütschließbewegungen als auch durch die gestaffelte Antherenöffnung wird die Wahrscheinlichkeit eines Pollenverlustes herabgesetzt.

Bereits 5 h nach erfolgter Öffnung des Staubblattes verringert sich die Keimrate merklich (Tab. 4). Dies ist verständlich, stehen doch für eine Bestäubung am selben Tag nur wenige Stunden günstige Witterungsbedingungen und hohe Blütenbesucher-Aktivität der Insekten zur Verfügung. Da das Fluggebiet der Bienen um die Nistplätze nicht allzu groß ist, werden nur wenige, eng beieinanderstehende Populationen aufgesucht, der Pollen also in der Regel auf recht kleinen

Tabelle 3. Die Keimrate des Küchenschellen-Pollens in Abhängigkeit von seiner Herkunft aus verschiedenen Zonen der Staubblattgarbe, vom Medium und von der Zeitspanne, in der der Pollen den vorgegebenen Versuchsbedingungen ausgesetzt ist.

a = mit Pollenschlauch (in%) b = ohne Pollenschlauch c = Pollenkörner geplatzt	nach Stunden	H <sub>2</sub> O-dest.			Saccharose-Lösung								
					1%			5%			10%		
		a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
oberste Staubblattzone	3/4	0	36	67	37	47	16	64	35	1	0	97	3
	1 1/2	0	5	95	70	24	6	77	20	3	0	65	35
	2 1/4	6	3	91	62	0	28	90	8	2	25	56	19
	3	2	8	90	57	5	28	84	14	2	49	24	22
mittlere Staubblattzone	3/4	0	8	92	25	37	38	87	11	2	2	11	87
	1 1/2	0	11	89	38	35	27	87	8	5	0	8	92
	2 1/4	0	13	87	43	16	41	98	1	1	0	22	78
	3	0	5	95	24	15	61	96	2	2	0	7	93
unterste Staubblattzone	3/4	0	70	30	5	28	67	59	30	11	1	18	81
	1 1/2	0	79	21	0	12	88	64	31	6	4	29	67
	2 1/4	0	29	71	21	9	70	93	6	1	2	1	97
	3	0	73	27	0	17	83	71	12	17	9	15	76

Tabelle 4. Die Keimrate des Küchenschellen-Pollens in 5prozentiger Saccharose-Lösung sofort nach der Staubblattöffnung und nach 5h.

a = mit Pollenschlauch (in%) b = ohne Pollenschlauch c = Pollenkörner geplatzt Zählung nach 1 1/2 Stunden	Saccharose-Lsg. 5%					
	sofort			nach		
	a	b	c	a	b	c
oberste Staubblattzone	77	20	3	21	56	23
mittlere Staubblattzone	87	8	5	72	23	6
unterste Staubblattzone	64	31	6	42	41	17

Distanzen zwischen den Blüten verteilt. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß von einer Biene aufgenommener Pollen erst am folgenden Tag eine Narbe erreicht, zumal der größte Prozentsatz ausgekämmt und im Nest als Brutproviant deponiert wird. Die starke Verringerung der Keimrate spricht für eine nur geringe Zeitspanne, bei der Pollen in der Regel auf eine Narbe einer anderen Pflanze übertragen wird. Eine solche Verringerung der Keimrate des Pollens mit der Zeit wurde auch an zahlreichen anderen Pflanzenarten festgestellt (s. z. B. die Untersuchungen von DAUMANN 1963, 1967, 1967/1968). Auch ist zu berücksichtigen, daß die Pollenkeimrate jährlichen und lokalen Variationen unterliegen kann (HIIRSALMI 1969).

Pollen von Küchenschellen-Antheren, die sich noch nicht geöffnet hatten, keimte genauso wenig wie solcher welcher welker Antheren; das beste Ergebnis erbrachte Pollen von Antheren, die gerade aufgeplatzt waren.

– Verringerung der Pollenmengen während der Anthese durch blütenbesuchende Insekten

Im Durchschnitt ist die Hälfte des Pollens nach 5–6 d ( $\bar{x} = 5,5 \pm 1,3$ ;  $n = 29$ ), die gesamte Pollenmenge nach 9–10 d ( $\bar{x} = 9,5 \pm 2,3$ ;  $n = 29$ ) aus den Antheren von Blütenbesuchern abgesammelt. Auch hier ergeben sich wieder signifikante Korrelationen mit dem Blühzeitbeginn der einzelnen Blüten und dem Witterungsverlauf. Je später die Blüten erscheinen, um so schneller erfolgt die Pollenabnahme pro Blüte (Abb. 19, 20). Zwar muß man *Pulsatilla vulgaris* zu den

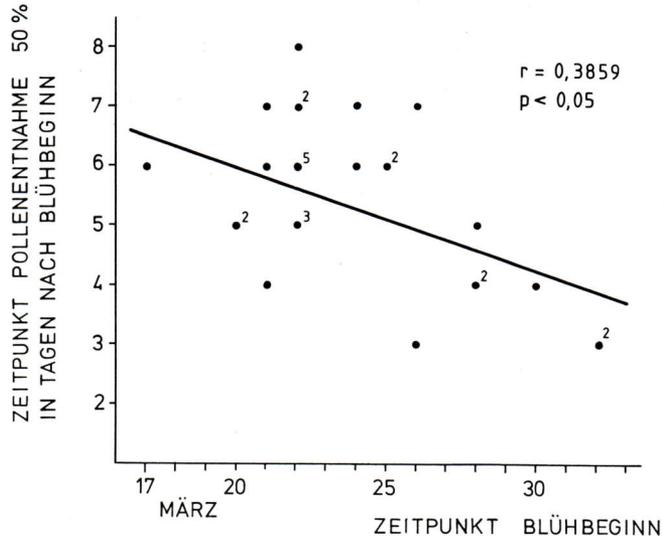


Abb. 19. Korrelation zwischen Blühbeginn und Tag, an welchem 50% der gesamten Pollenmenge entnommen ist ( $y = 6,7 - 0,17x$ ,  $s^2 = 2,23$ ,  $p < 0,05$ ;  $n = 29$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl sich gleich verhaltender Blüten an.

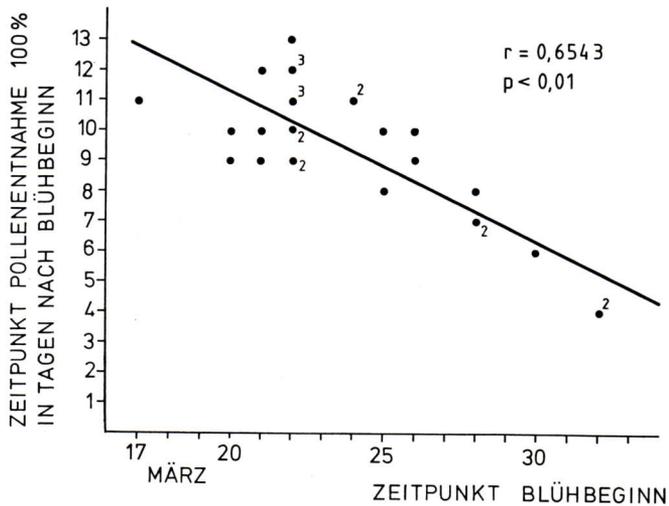


Abb. 20. Korrelation zwischen Blühbeginn und Zeitpunkt, an welchem aller Pollen vollständig entfernt war ( $y = 13,4 - 0,5x$ ,  $s^2 = 4,50$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 29$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl sich gleich verhaltender Blüten an.

„Pollenblumen“ rechnen, dennoch bietet sie Pollen nicht im Übermaß, sondern staffelt die Staubblattöffnung, so daß zumindest an Tagen günstiger Witterungsbedingungen und dadurch bedingt auch höherer Blütenbesucher-Aktivität der Pollen von den Bienen immer völlig abgesammelt und dadurch auch zum Minimum-Faktor wird. Im Durchschnitt sind nur etwa 15 Antheren mit Pollen behaftet. Dies gewährleistet auch ein häufiges Wechseln der Blütenbesucher von Blüte zu Blüte und erhöht die Wahrscheinlichkeit der Pollenübertragung auf möglichst viele Blüten.

### 8. Pollenphänologie

Die Tatsache, daß die Einzelblüte eine zeitlich gestaffelte Staubblattöffnung durchführt, abhängig vom Alter der Blüte, Blühzeitbeginn und Witterungsverlauf, läßt eine einfache, direkte Umrechnung: Anzahl vorhandener Blüten/Pollenmenge nicht zu. In Abb. 21 ist die Öffnung der Antheren von 29 Blüten über die Blühzeit von 1985 dargestellt. Die Population zeigt eine weitgehend gleichmäßige Verteilung hinsichtlich der Staubblattöffnungen der Einzelblüten während der gesamten Blühzeit, nur zu Beginn und zum Ende liegen die Kurven weiter auseinander.

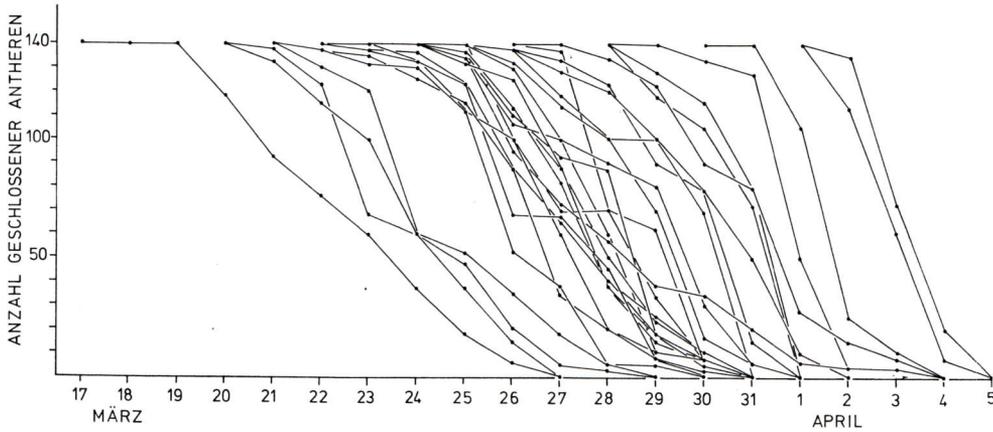


Abb. 21. Die Staubblattöffnung von 29 Blüten im Jahr 1985; zugrunde gelegt wurde eine durchschnittliche Anzahl von 140 Antheren/Blüte.

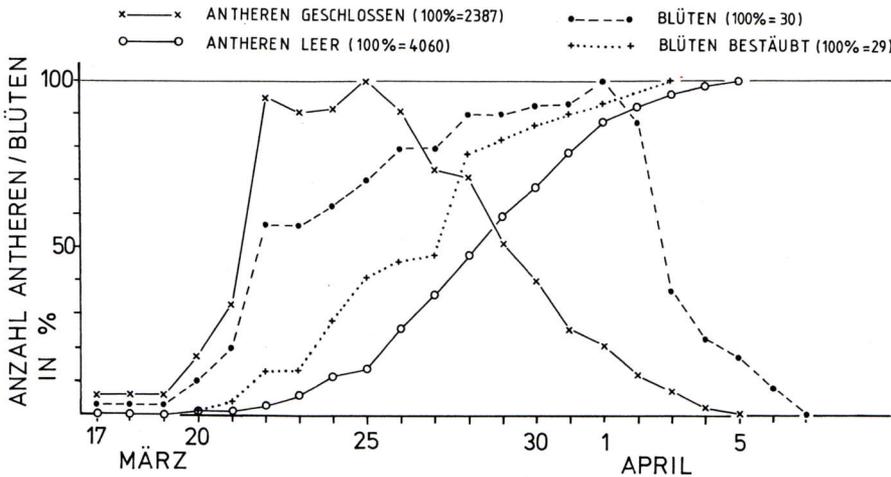


Abb. 22. Die Phänologie der Blüten, bestäubten Blüten, geschlossenen und leeren Antheren im Jahr 1985.

In Abb. 22 sind die Phänologiekurven: Anzahl geschlossene und leere Antheren gegenübergestellt. Die größte Anzahl geschlossener Antheren war 1985 am 25. März vorhanden, 9 d nach dem Aufblühen der ersten Blüte. Bereits am 6. d waren schon 95 % der maximalen Anzahl geschlossener Antheren erreicht. Die Blühphänologie-Kurve zeigt hingegen erst am 1. April ihr Maximum, zu diesem Zeitpunkt sind nur noch 20 % der Antheren der Population geschlossen, der übrige Anteil ist bereits geöffnet, der Pollen von den Bienen abgesammelt.

Im Falle der Küchenschelle koinzidiert die höchste Blütenbesucher-Aktivität nicht mit der maximalen Anzahl vorhandener Blüten, sondern mit der maximalen Anzahl vorhandener geschlossener Antheren (s. u.). Dieser Zeitpunkt liegt etwa eine Woche vor dem Blühmaximum der Population. Der Fruchtsatz ist unabhängig vom Zeitpunkt des Erscheinens der Blüte innerhalb der Population gleich groß (s. u.).

## 9. Gynoeceum

In der Mitte der Staubblattgarbe ragen pinselförmig die Styli mit ihren Stigmen hervor. Bei 28 überprüften Blüten ergab sich eine durchschnittliche Anzahl von 84 Styli/Blüte ( $\bar{x} = 84,1 \pm 18,3$ ). Nach ZIMMERMANN (1952) sind es pro Blüte 70–100, nach WELLS & BARLING (1971) 30–90 Styli.

Die Styli sind mit dem nur auf der Innenseite liegenden Stigma (Abb. 17E) in einem frühen Blütenstadium so weit auseinandergefächert, daß die papillösen Stigmaflächen nach oben orientiert sind und von den Blütenbesuchern gut mit Pollen belegt werden können. Der Vorgang der Pollenübertragung wird im Rahmen der Beschreibung des Blütenbesucher-Verhaltens (s. u.) ausführlicher dargestellt. Diese zunächst auseinandergespreizten Griffel schließen sich erst nach einer erfolgreichen Bestäubung (s. u.), danach ist eine weitere Pollenübertragung auf die Stigmen nicht mehr möglich.

Die Abgrenzung der zur Pollenaufnahme bereiten Narbenfläche erfolgte nach dem  $H_2O_2$ -Test nach LOPRIORE (1928) und ZEISLER (1938). Nur der stark papillöse Bereich ist in der Lage, durch Peroxidase  $H_2O_2$  zu spalten (Abb. 17E).

Die Blüten werden in der Literatur (z. B. KNUTH 1898; SCHOENICHEN 1940; ZIMMERMANN 1952, WELLS & BARLING 1971) als proterogyn bezeichnet. KNUTH (1894) wies jedoch bereits darauf hin, daß im Falle von *Pulsatilla vulgaris* die Narben während der Reife der Staubblätter weiterhin aufnahmefähig bleiben. KERNER (1891) spricht in einem solchen Fall von einer unvollkommenen Dichogamie. Um den Grad der Proterogynie bei *P. vulgaris* zu überprüfen, wurden je 10 Styli verschiedener Pflanzen mit dem  $H_2O_2$ -Test auf den Reifezustand hin getestet. Bei geschlossenen Knospen, die noch etwa einen Tag bis zur Öffnung benötigen, unterblieb eine enzymatische Reaktion, ebenso bei Blüten, die einen Tag alt waren und noch keine Staubblätter geöffnet hatten. Eine deutliche Reaktion zeigten hingegen alle älteren Blüten, unabhängig davon, ob die Staubblätter der mittleren oberen Staubblattzone oder die der gesamten mittleren und unteren Zone bereits geöffnet waren oder nicht. Selbst bei Blüten mit völlig leeren Antheren und Tepalen kurz vor dem Verwelken war der  $H_2O_2$ -Test noch positiv.

Blüten, die sehr früh im Jahr innerhalb der Population erscheinen, sind deutlicher proterogyn als solche, die später auftreten, da bei ersteren die niedrigen Temperaturen die Öffnung der Antheren hinauszögern. Blüten, die spät erscheinen, sind in der Regel nur noch schwach proterogyn. In Einzelfällen kann eine Dichogamie auch völlig unterbleiben; dies tritt nur bei besonders hohen Temperaturen auf, wobei die Blüten in der Regel kaum älter als maximal 2–3 d werden.

Da bei der Küchenschelle, wie Experimente mit abgedeckten Blüten im Untersuchungsgebiet gezeigt haben, eine spontane Selbstbestäubung nicht erfolgt, wohl aber eine solche durch Handbestäubung erfolgreich durchgeführt werden kann, ist unter Freilandbedingungen die Möglichkeit gegeben, daß Blütenbesucher, insbesondere größere Arten, eine Bestäubung mit Pollen der eigenen Blüte bewirken können. Die Wahrscheinlichkeit eines solchen Ereignisses wächst innerhalb der Population mit dem Erscheinen der Blüte zu einem möglichst späten Termin. Unter diesem Gesichtspunkt ist bei früh blühenden Individuen durch eine gesicherte Übertragung von Fremdpollen eine genetisch höhere Variabilität der Nachkommen zu erwarten, für spät blühende eine eingeschränkte, wobei einzelne Individuen mit den von ZIMMERMANN (1935, 1952) festgestellten Anomalien in der F1-Generation auftreten können. Man kann die durch Insekten hervorgerufene Übertragung von blüteneigenem Pollen als die letzte Möglichkeit einer Küchenschellen-Blüte ansehen, überhaupt noch bestäubt zu werden. Die Schließreaktion der Griffel

verhindert jedoch bei einer bereits zu einem früheren Zeitpunkt in der Anthese bestäubten Blüte eine nachträgliche Übertragung von blüteneigenem Pollen auf noch nicht belegte Stigmen.

### 10. Blütenbesucher und Bestäuber

Eine Überprüfung der Literatur zeigt, daß nur einige Beobachtungen über Blütenbesucher bzw. Bestäuber vorliegen, z. B. bei KNUTH (1898), der neben Gartenbeobachtungen im wesentlichen die Angaben von MÜLLER (1878) übernimmt sowie bei WELLS & BARLING (1971) und NILSSON (1980, 1983). Dennoch liegen den meisten Angaben nur wenige Beobachtungen zugrunde, auch wird oftmals nicht zwischen Besuchern und Bestäubern unterschieden.

Bei HEGI (1965) ist das Blütenbesucher-Spektrum sehr grob charakterisiert: „honigsaugende und pollensammelnde Bienen, ferner als Honigräuber Ameisen“. KNUTH (1898) nennt als Besucher Honigbienen und Hummeln, SCHOENICHEN (1940) Honigbienen, Hummeln und kleine Bienenarten, ZIMMERMANN (1935) sieht in *Apis mellifera* L. den Hauptbestäuber, gelegentlich auch in *Bombus terrestris* (L.). PROCTOR & YEO (1975) führen u. a. als Hauptbestäuber ebenfalls Hummeln und Honigbienen an.

Weit wichtiger im Gebiet sind nach den eigenen Untersuchungen die von PROCTOR & YEO (1975) als Besucher erwähnten Solitärbiene, besonders die Vertreter der Gattungen *Lasioglossum* und *Andrena*, die mit Sicherheit Hauptbestäuber sind. Eine nur geringe oder überhaupt keine Bestäubungsfunktion haben Dipteren, Formiciden, Coleopteren, Dermapteren, Heteropteren und Thysanopteren, die jedoch immer wieder an den Blüten auftreten. Zahlreiche von ihnen sind lediglich Nektardiebe.

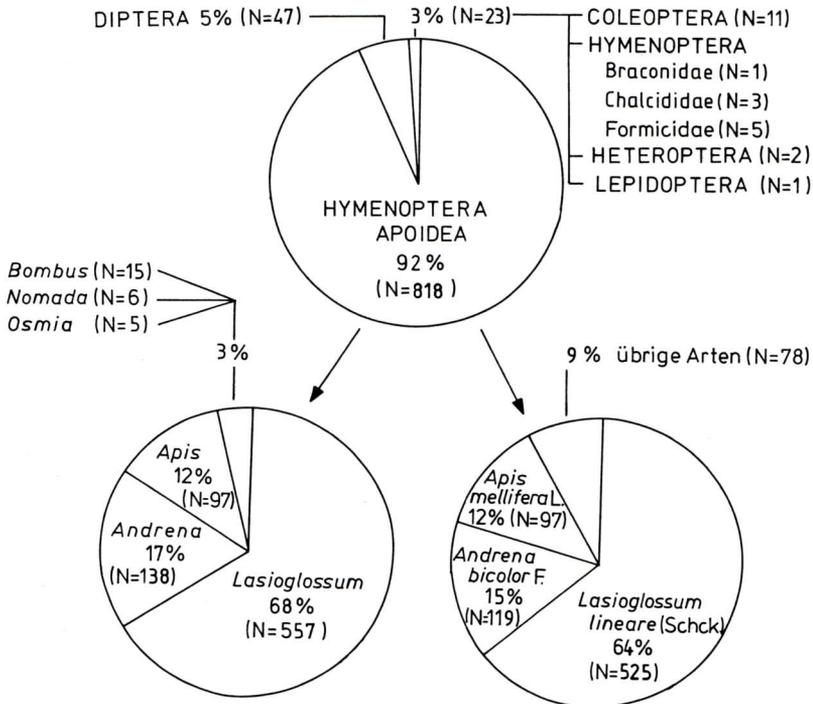


Abb. 23. Prozentuale Anteile der am Blütenbesuch von *P. vulgaris* in den Untersuchungsgebieten „Scheibenbuck“/„Ohrberg“ (Kaiserstuhl) in den Jahren 1979, 1980, 1985–1987 beteiligten Insektengruppen; N = Anzahl der beobachteten Blütenbesuche.

Tabelle 5. Übersicht der in den Untersuchungsjahren 1979, 1980, 1985–1987 erfaßten Blütenbesucher von *P. vulgaris* (N = Anzahl der beobachteten Tiere) und ergänzende Angaben aus der Literatur. <sup>1</sup>)2 Beobachtungen „Laibfelsen“/Fridingen, Donau; eine Beobachtung „Badberg“/Kaiserstuhl; <sup>2</sup>)s. RAPP (1938); <sup>3</sup>)eine Beobachtung „Laibfelsen“/Fridingen, Donau.

	N	KAISERSTUHL SCHEIBEN- BUCK	OHRBERG	STRANGEN- BERG/ ELSASS	ZIMMERN/ IMMEN- DINGEN	KNUTH 1898	WELLS & BARLING 1971	NILSSON 1983
HYMENOPTERA APOIDEA								
Andrena								
<i>bicolor</i> FABRICIUS <sup>1</sup> )	140	118	1	18	•	X	•	•
<i>falsifica</i> PERKINS	2	•	•	2	•	•	•	•
<i>flavipes</i> PANZER	4	2	•	2	•	•	X	•
<i>fulva</i> MÜLLER	3	2	•	1	•	•	•	•
<i>gravida</i> IMHOFF	2	1	•	1	•	•	•	•
<i>minutula</i> KIRBY	8	6	2	•	•	•	•	•
<i>nitida</i> MÜLLER	5	2	3	•	•	•	•	•
<i>potentillae</i> PANZER	8	•	•	8	•	•	•	•
<i>strophmella</i> STOECKHERT	1	1	•	•	•	•	•	•
Apis								
<i>mellifera</i> LINNAEUS	217	97	•	120	•	X	X	•
Bombus								
<i>hortorum</i> (LINNAEUS)	2	2	•	•	•	X	•	•
<i>lapidarius</i> (LINNAEUS)	1	1	•	•	•	X	•	X
<i>lucorum</i> (LINNAEUS)	•	•	•	•	•	•	•	X
<i>pascuorum</i> (SCOPOLI)	13	•	•	•	13	•	X	X
<i>pratorum</i> (LINNAEUS)	4	2	•	2	•	•	•	•
<i>sylvarum</i> (LINNAEUS)	•	•	•	•	•	•	•	X
<i>terrestris</i> (LINNAEUS)	11	9	1	1	•	X	•	X
Halictus								
<i>tumulorum</i> (LINNAEUS)	•	•	•	•	•	•	X	•
Lasioglossum								
<i>albipes</i> (FABRICIUS)	•	•	•	•	•	•	X	•
<i>calceatum</i> (SCOPOLI)	12	4	2	4	2	•	•	•
<i>fulvicorne</i> (KIRBY)	13	7	•	4	2	•	X	•
<i>griseolum</i> (MORAWITZ)	1	1	•	•	•	•	•	•
<i>laticeps</i> (SCHENCK) <sup>2</sup> )	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>leucopus</i> (KIRBY)	•	•	•	•	•	•	X	•
<i>lineare</i> (SCHENCK)	528	477	48	3	•	•	•	•
<i>malachurum</i> (KIRBY)	53	5	3	45	•	•	•	•
<i>minutissimum</i> (KIRBY)	1	1	•	•	•	•	•	•
<i>morio</i> (FABRICIUS)	5	5	•	•	•	X	•	•
<i>pauzillum</i> (SCHENCK)	1	1	•	•	•	•	•	•
<i>rufitarse</i> (ZETTERSTEDT)	4	•	•	•	4	•	•	•
<i>subfasciatum</i> (IMHOFF)	3	2	1	•	•	•	•	•
Nomada								
<i>fabriciana</i> (LINNAEUS)	6	6	•	•	•	•	•	•
<i>panzeri</i> LEPELETIER	1	•	•	•	1	•	•	•
Osmia								
<i>aurulenta</i> (PANZER)	4	3	•	•	1	•	•	•
<i>bicolor</i> (SCHRANK) <sup>3</sup> )	12	1	•	•	10	•	X	X
<i>cornuta</i> (LATREILLE)	1	1	•	•	•	•	•	•
<i>rufa</i> (LINNAEUS)	•	•	•	•	•	X	•	•

In den Jahre 1979, 1980, 1985, 1986 und 1987 wurden im Kaiserstuhl in den Untersuchungsgebieten „Scheibenbuck“ und „Ohrberg“ insgesamt 888 Blütenbesuchsbeobachtungen an *Pulsatilla vulgaris* gemacht. Hinzu kommen aus den Jahren 1986 und 1987 211 Beobachtungen vom „Strangenberg“ bei Westhalten (Elsaß), 37 Beobachtungen von Zimmern/Immendingen und 4 weitere Beobachtungen von 2 anderen Lokalitäten (Badberg/Kaiserstuhl; Laibfelsen/Fridingen, Donau). Es liegen also insgesamt 1139 Beobachtungen für eine Auswertung vor.

	N	KAISERSTUHL		STRANGEN- BERG/ ELSASS	ZIMMERN/ IMMEN- DINGEN	KNUTH 1898	WELLS & BARLING 1971	NILSSON 1983
		SCHEIBEN- BUCK	OHRBERG					
<b>HYMENOPTERA NON APOIDEA</b>								
<b>Formicidae</b>								
<i>Formica sanguinea</i> LATREILLE	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Lasius alienus</i> FOERSTER	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Leptothorax interruptus</i> SCHENCK	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Myrmica levinodis</i> NYLANDER	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Myrmica ruginodis</i> NYLANDER	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Myrmica scabrinodis</i> NYLANDER	.	.	.	.	.	X	X	.
<i>Plagiolepis pygmaea</i> LATREILLE	4	4	.	.	.	.	.	.
<i>Tapinoma erraticum</i> LATREILLE	.	.	.	.	.	X	.	.
<b>Chalcididae</b>	3	3	.	.	.	.	.	.
<b>Chrysididae</b>	2	.	.	.	2	.	.	.
<b>Braconidae</b>	1	1	.	.	.	.	.	.
<b>Ichneumonidae</b>	1	.	.	.	1	.	.	.
<b>DIPTERA</b>								
<b>Syrphidae</b>								
<i>Brachypalpus valgus</i> (PANZER)	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Epsyrphus balteatus</i> (DEGEER)	5	4	1	.	.	.	.	.
<i>Melangyna lasiophthalma</i> (ZETTERSTEDT)	4	4	.	.	.	.	.	.
<i>Platyocheirus albimanus</i> (FABRICIUS)	.	.	.	.	.	.	X	.
<i>Platyocheirus manicatus</i> (MEIGEN)	.	.	.	.	.	.	X	.
<i>Platyocheirus tarsalis</i> (SCHUMMEL)	.	.	.	.	.	.	X	.
<i>Rhingia campestris</i> MEIGEN	.	.	.	.	.	.	X	.
<b>Bombyliidae</b>								
<i>Bombylius major</i> LINNAEUS	11	11	.	.	.	.	.	.
<b>Tachinidae</b>								
<i>Brachychaeta strigata</i> MEIGEN	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Gonia picea</i> ROBINEAU-DESVOIDY	4	4	.	.	.	.	.	.
<b>Muscidae</b>								
<i>Lucilia</i> spec. 3)	4	3	.	.	1	.	.	.
<b>Calliphoridae</b>								
	6	6	.	.	.	.	.	.
<b>Phoridae</b>								
	4	4	.	.	.	.	4	.
<b>Sarcophagidae</b>								
	1	1	.	.	.	.	.	.
<b>Sepsidae</b>								
	6	6	.	.	.	.	.	.
<b>COLEOPTERA</b>								
<b>Nitidulidae</b>								
<i>Meligethes</i> spec.	11	11	.	.	.	X	X	.
<b>Meloidae</b>								
<i>Meloe</i> -Larven	.	.	.	.	.	X	.	.
<b>LEPIDOPTERA</b>								
<b>Pieridae</b>								
<i>Gonepteryx rhamni</i> LINNAEUS	1	1	.	.	.	.	.	.
<b>HETEROPTERA</b>								
<b>Miridae</b>								
<i>Lygus</i> spec.	2	2	.	.	.	.	.	.
<b>Lygaeidae</b>								
<i>Aphanus vulgaris</i> SCHILLE	.	.	.	.	.	X	.	.
<b>DERMAPTERA</b>								
<b>Forficulidae</b>								
<i>Forficula auricularia</i> (LINNAEUS)	.	.	.	.	.	.	X	.
<b>THYSANOPTERA</b>								
<b>Thripidae</b>								
<i>Thrips</i> spec.	.	.	.	.	.	X	.	.

Bei der überwiegenden Mehrzahl (92 %) handelt es sich um apoide Hymenopteren, alle anderen Ordnungen (Dipteren, Coleopteren, nicht-apoide Hymenopteren, Heteropteren und Lepidopteren) waren nur in geringem Umfang am Blütenbesucher-Spektrum beteiligt (Abb. 23). Die Tab. 5 stellt eine Übersicht aller beobachteten Arten dar, ergänzt durch Angaben von KNUTH (1898), WELLS & BARLING (1971) und NILSSON (1980, 1983) über Blütenbesucher von anderen Lokalitäten. Im

folgenden werden die einzelnen Blütenbesucher nach der in Tab. 5 vorgegebenen Reihenfolge charakterisiert.

– Apoide Hymenopteren

Unter den apoiden Hymenopteren wurden insgesamt 29 Arten beim Blütenbesuch angetroffen, darunter 9 *Andrena*-, 10 *Lasioglossum*-, 4 *Bombus*-, 3 *Osmia*- und 2 *Nomada*-Arten, ferner *Apis mellifera* (Tab. 5).

– – *Andrena*

Die Gattung *Andrena* stellt im Kaiserstuhl mit insgesamt 138 Blütenbesuchsbeobachtungen (= 17%) nach der Gattung *Lasioglossum* (s. u.) die meisten Besucher der Küchenschelle. Insgesamt wurden 9 *Andrena*-Arten festgestellt (Tab. 5), von denen jedoch nur eine Art, *Andrena bicolor*, mit über 80% an der Gesamtindividuenzahl aller *Andrena*-Individuen dominiert.

– – – *Andrena bicolor*

*A. bicolor* ist eine häufige und weit verbreitete Art. Im Untersuchungsgebiet „Scheibenbuck“ übertrifft sie über das gesamte Jahr gerechnet alle anderen *Andrena*-Arten deutlich an Individuen (KRATOCHWIL 1984). Sie tritt in 2 Generationen auf, eine erste fliegt im Gebiet von März bis Mai, eine zweite (hier individuenärmere) Generation von Juni bis Ende Juli. Unter allen *Andrena*-Arten erscheint sie im Jahr als erste (zur Jahresphänologie s. KRATOCHWIL 1984).

Ihre Gesamtverbreitung reicht vom 60. nördlichen Breitengrad bis Nordafrika und ostwärts bis weit nach Asien hinein (WARNCKE 1981). Die Art ist innerhalb des Gesamtverbreitungsgebietes sehr variabel, so daß für den Formenkreis *bicolor* zahlreiche Unterarten beschrieben wurden, wobei die des Untersuchungsgebietes zur Nominatrasse gehört (s. dazu WARNCKE 1967). PITTIONI & SCHMIDT (1943) und WESTRICH (1980) charakterisieren *A. bicolor* als euryök-hylophil; eine Auswertung der Literatur (KRATOCHWIL 1984) ergab einen Schwerpunkt des Vorkommens in Ackerunkrautgesellschaften, Trespennrasen, Wirtschaftsgrünland, Saum- und Mantelgesellschaften frischerer Standorte und Ruderalgesellschaften.

Das Blütenbesuchsverhalten läßt sich mit Einschränkung als euryanth einstufen. Wie auch zahlreiche Literaturangaben bestätigen (z. B. KNUTH 1898; ALFKEN 1912; V. D. VECHT 1928; STOECKERT 1954; AERTS 1960) sind jedoch einige Schwerpunkte in der Auswahl der Nahrungspflanzen zu erkennen: Der ersten Generation steht, bedingt durch ihre frühe Flugzeit, zunächst nur ein geringes Nahrungspflanzen-Spektrum zur Verfügung, das in der Regel die meisten ersten Frühjahrsblüher umfaßt (BURKHILL 1897). Im Untersuchungsgebiet und deren unmittelbarer Umgebung wurden neben *Pulsatilla vulgaris* auch *Salix caprea*, *Stellaria media*, *Veronica persica* und *Primula veris* besucht. Die zweite Generation verhält sich spezifischer. Zahlreiche Autoren erwähnen eine Vorliebe für Campanulaceen. Die Erscheinung, daß die erste Generation weitgehend euryanth, die zweite Generation hingegen stenanth ist, tritt bei zahlreichen *Andrena*-Arten besonders ausgeprägt auf, so z. B. bei *A. rosae* Pz., *A. minutula* (K.) und *A. minutuloides* PERK. Im Untersuchungsgebiet besucht die zweite Generation von *A. bicolor* häufiger *Geranium sanguineum* und *Linum tenuifolium*. *Geranium*-Blüten werden oft von sonst *Campanula*-spezifischen Bienenarten aufgesucht (KRATOCHWIL 1984).

Die hohen Blütenbesuchszahlen von *A. bicolor* an *Pulsatilla vulgaris* beruhen sicherlich nicht auf einer spezifischen Präferenz für diese Art, sondern haben ihre Ursache in der frühen Blühzeit der Küchenschelle, dem sonst noch geringen übrigen Blütenangebot und den im Vergleich zu den anderen Arten besonders hohen Pollenmengen. Bis zum Blühmaximum von *P. vulgaris* sind in der Regel in der näheren Umgebung nur noch *Stellaria media*, *Veronica persica* und *Tussilago farfara* in Blüte, erst wenn die Küchenschellen-Blüte abklingt, stehen nektar- und/oder pollenreiche Pflanzenarten *A. bicolor* zur Verfügung. Anfang bis Mitte April erreicht sie ihr Abundanz- und Aktivitätsmaximum. In besonders hohen Individuenzahlen wird *Salix caprea* befliegen, ebenfalls (aber nur von Weibchen) diejenigen der heterostylen *Primula veris*-Blüten, bei denen sich die Staubgefäße oben befinden.

Da *A. bicolor*, wie einige andere *Andrena*-Arten auch [z. B. *A. curvungula* THS., *A. nitida* (MÜLL.), *A. subopaca* NYL.] proterandrisch ist, erscheinen die Männchen in der Regel vor dem Zeitpunkt des Blühmaximums der Küchenschelle. So erreichen die *bicolor*-Männchen z. B. 1985 ihre höchste Aktivitätsdichte bereits am 21. und 23. März. Da zu diesem Zeitpunkt besonders viele 1–2 d alte Blüten vorherrschten, und bei diesen, bedingt durch die Lage des Involucrums, die Tepalen die Antheren dicht zusammendrängen, konnten die Männchen in diesem Blütenstadium noch nicht an die Nektarien gelangen.

Es gibt zahlreiche Beispiele dafür, daß sich Bienenarten, sei es angeboren oder erlernt, auf bestimmte Tageszeiten spezialisieren können, an denen sie Blüten besuchen (LINSLEY 1978). Das Tagesspektrum der Blütenbesuchsaktivität zeigt (Abb. 24), daß Blütenbesuche von *A. bicolor* an der Küchenschelle zwischen 9.30 und 13.30 Uhr stattfinden. Männchen und Weibchen unterscheiden sich in der Tagesaktivität hinsichtlich des Blütenbesuchs nicht. Einen ersten Aktivitätsgipfel hat *A. bicolor* zwischen 9.30 und 10.00 Uhr, die maximale Blütenbesuchsaktivität wird zwischen 10.30 und 11.00 Uhr erreicht, danach nimmt sie bis 13.30 Uhr wieder ab.

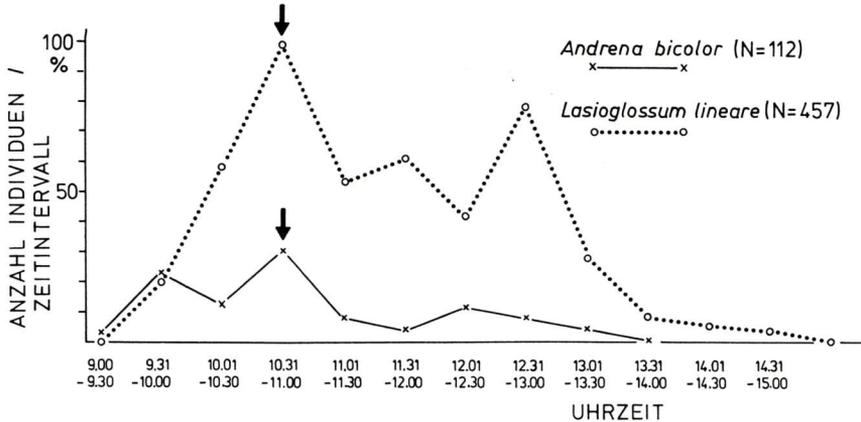


Abb. 24. Die tageszeitliche Blütenbesuchsaktivität von *Andrena bicolor* und *Lasioglossum lineare*. Die maximale Anzahl der in einem Intervall festgestellten Beobachtungen wurde 100% gesetzt (Pfeil).

Welche Bedeutung hat nun *A. bicolor* als Bestäuber von *P. vulgaris*? In Abb. 22 ist für 1985 die vorhandene Anzahl Blüten, bestäubte Blüten und leere Antheren angegeben. Ein Vergleich mit der Blütenbesuchshäufigkeit von *A. bicolor* (Abb. 25) zeigt, daß zu einem Zeitpunkt, an welchem erst  $\frac{1}{4}$  aller *Andrena*-Weibchen die Blüten besucht hatten, bereits die Hälfte der Blüten bestäubt waren.  $\frac{1}{3}$  aller *Andrena*-Besuche erfolgte erst zu einem Zeitpunkt, an welchem bereits alle Blüten bestäubt und fast 90% aller Antheren leer waren. Dieses Ergebnis zeigt, daß *A. bicolor* durch ihr zumindest unter quantitativen Gesichtspunkten recht spätes Erscheinen, was auch für die anderen Jahre nachweisbar ist, nur eine eingeschränkte Bedeutung als Bestäuber hat. Umgekehrt ist auch die Küchenschelle durch ihr frühes Erscheinen trotz hoher Pollenzahlen nur zu einem Bruchteil für *A. bicolor* Pollenlieferant. Zwischen beiden Arten besteht also keine völlige Synchronisation.

*A. bicolor* kann zwar in der Kulturlandschaft nach den Beobachtungen aus dem Kaiserstuhl und Elsaß (einschließlich der Angaben von KNUTH 1898) in Einzelfällen die Küchenschelle bestäuben, häufiger jedoch nur in Jahren mit einer späten Blüte. Die Verbreitung, die bevorzugten Lebensräume, das insgesamt genutzte Nahrungspflanzen-Spektrum, die Phänologie und auch die Proterandrie sprechen jedoch eher dafür, daß dieser Art an den ursprünglichen Standorten der Küchenschelle in der Naturlandschaft als Bestäuber keine Bedeutung zukam.

An den Küchenschellen-Blüten waren auch Männchen von *Nomada fabriciana* häufiger anzutreffen. Die Weibchen dieser Art sind Kuckucksbienen bei *A. bicolor*; jedoch war kein einziges Weibchen an den Blüten gefunden worden. Nach der Literatur treten sie jedoch an *Salix*-Arten, *Potentilla tabernaemontani* und *Tussilago farfara* auf, wo ja auch ihr Wirt häufig zu finden ist (ALFKEN 1912; STOECKHERT 1933). *N. fabriciana*-Männchen wurden im Gebiet auch an *Salix caprea* in der Nähe gefunden.

Als weitere Kuckucksbiene konnte an *P. vulgaris*, jedoch nur bei Zimmern/Immendingen, die Wespenbiene *Nomada panzeri* festgestellt werden. Nach STOECKHERT (1933) kommen als Wirtstiere zahlreiche Frühjahrsbienen der Gattung *Andrena* in Frage.

#### — — — Übrige *Andrena*-Arten

Mit einer Ausnahme (*A. minutula*) handelt es sich bei den anderen *Andrena*-Arten um solche, die in der Regel erst Anfang April erscheinen und ihr Abundanz-Maximum weit außerhalb der

Küchenschellen-Blühzeit besitzen. Dennoch können sie alljährlich, wenn auch in geringer Zahl, an den Blüten festgestellt werden. *A. minutula* erscheint bereits Mitte März; BALLE (1927) hat sie in Baden sogar schon im Februar beobachten können. Alle diese Arten haben aufgrund ihrer geringen Häufigkeit als Bestäuber kaum eine Bedeutung. In Jahren, in denen die Blühzeit der Küchenschellen-Population aufgrund der Witterung später einsetzt, ist ihr Anteil größer. 1985 traten  $\frac{3}{4}$  dieser Arten zu einem Zeitpunkt an den *Pulsatilla*-Blüten auf, an welchem alle Blüten bereits bestäubt und 95 % des Pollens abgesammelt waren. Diese *Andrena*-Arten lassen sich mit einer Ausnahme (*A. fulva*) in 3 Gruppen einordnen:

1. Charakteristische Trockenrasen-Arten, die mit großer Wahrscheinlichkeit auch den Küchenschellen-Standorten der Naturlandschaft angehören;
2. Arten mit einem Schwerpunktorkommen in Ackerunkrautgesellschaften, extensiv genutztem Wirtschaftsgrünland, Saum- und Mantelgesellschaften;
3. Arten mit großer Standortsamplitude.

In die erste Gruppe gehören die beiden *Potentilla*-Spezialisten *A. falsifica* und *A. potentillae*; beide Arten kommen auch in kontinentalen Trockenrasen vor.

*A. falsifica* besucht im Naturschutzgebiet „Taubergießen“ (Südliche Oberrheinebene) im Xerobrometum in hoher Individuenzahl *Potentilla heptaphylla* und *P. tabernaemontani*, in einem Xerobrometum am „Strangenberg“ (Westhalten/Elsaß) konnte sie auch an *P. arenaria* beobachtet werden. Aus Ungarn berichten MÓCZÁR & WARNCKE (1972) den Besuch an *Potentilla heptaphylla* im Festucetum vaginatae, OSYČNĀK (1977) fand sie besonders häufig in der Ukraine an *Potentilla sordida* f. *humifusa* in Sedo-Sclerantheta-Gesellschaften. Im Untersuchungsgebiet besucht sie auch *Euphorbia cyparissias* und *Taraxacum laevigatum*. *A. potentillae* kommt in der BRD nur im Süden vor, recht häufig war sie am „Strangenberg“ im Elsaß, wo sie vorwiegend *Potentilla arenaria* aufsuchte. Neben Blütenbesuchen an *Potentilla tabernaemontani* aus Süddeutschland (STOECKHERT 1933) liegen von OSYČNĀK (1977) aus der Ukraine Beobachtungen in großer Zahl an *Potentilla sordida* f. *humifusa* vor.

Die zweite Gruppe setzt sich aus den Arten zusammen, die als euryök-hylophil einzustufen sind. Hierzu gehören *A. grvida*, *A. nitida*, *A. strohmella* und *A. minutula* (1. Gen.).

In ihrem Blütenbesuchverhalten ähneln sie sich in dem bevorzugten Besuch u. a. von *Salix*, *Potentilla*, *Taraxacum* und *Tussilago*. Während *A. strohmella* in ihrer Verbreitung auf Mitteleuropa beschränkt ist (WARNCKE 1981), kommen die übrigen Arten in großen Teilen Europas, z. T. auch weit nach Asien reichend, vor.

In die dritte Gruppe gehört *A. flavipes*, eine ausgesprochen euryanthe Art (STOECKHERT 1933), die die gesamte Palaearktis besiedelt (GRÜNWARD 1976).

Außer den genannten Arten trat nur noch *A. fulva* an den *Pulsatilla*-Blüten auf. Diese Art bevorzugt lichte Wälder und besucht mit Vorliebe *Ribes uva-crispa* (STOECKHERT 1933; AERTS 1949), wodurch sie häufig zum Kulturfolger wird. Im Untersuchungsgebiet trat sie auch an *Potentilla tabernaemontani* und *Euphorbia cyparissias* auf; ihren Haupt-Sammelhabitat hat sie wahrscheinlich in Mantelgesellschaften (KRATOCHWIL 1984).

#### — — *Apis mellifera*

Die Honigbiene kann zwar in einzelnen Jahren in höheren Individuenzahlen an Küchenschellen-Standorten auftreten, eine Voraussetzung für den Blütenbesuch bei Küchenschellen ist jedoch, daß deren Blühzeit verhältnismäßig spät im Jahr liegen muß und höhere Temperaturen vorherrschen. In Durchschnittsjahren liegen die Temperaturen zur Haupt-Blühzeit für die Honigbiene noch zu niedrig.

1979 traten die ersten Honigbienen im „Scheibenbuck“-Gebiet gehäuft am 2. 4. und mit einer maximalen Besucherzahl am 9. 4. auf. Zu diesem Zeitpunkt war das Blühmaximum der Küchenschellen bereits überschritten. 1980 lag die höchste Besucherzahl am 19. 3. vor, zu dieser Zeit hatte die Population ihr Blühmaximum gerade erreicht. Geht man davon aus, daß — wie 1985 festgestellt werden konnte — in einem solchen Durchschnittsjahr zum Zeitpunkt des Blühmaximums bereits über 90 % der Blüten bestäubt und über 80 % der Antheren leer sind, dürfte *Apis mellifera* keine große Bedeutung für die Bestäubung der Küchenschellen haben. 1985 traten überhaupt keine Honigbienen im Gebiet an den Blüten auf. Zum selben Zeitpunkt wie die Küchenschellen blüht *Carex humilis* in größerer Zahl zwischen den Küchenschellen-Pflanzen. 1979 und 1980 besammelten die Honigbienen bevorzugt *Carex humilis* und beflogen die nicht mehr genügend Pollen anbietenden *Pulsatilla*-Blüten nur noch selten.

Ein besonders hoher Anteil von Honigbienen am Besucherspektrum war 1987 am „Strangenberg“ (Elsaß) zu verzeichnen. Am 1. 4. erreichte hier *A. mellifera* mit 71% (120 Beobachtungen) den höchsten Wert. 1987 lag die Blühzeit von *P. vulgaris* später als in Durchschnittsjahren.

Als semidomestizierte und anthropogen stark geförderte Art ist *A. mellifera* sicherlich nicht der natürliche Bestäuber von *P. vulgaris*. Als ein ursprüngliches Waldtier besiedelte sie die in Mitteleuropa einst großflächigen Waldgebiete, wo sie besonders in hohlen Bäumen nistete (ZANDER 1916; STOECKERT 1933). Die Angaben von ZIMMERMANN (1935), SCHOENICHEN (1940) und PROCTOR & YEO (1975), nach denen die Honigbiene Hauptbestäuber von *P. vulgaris* sein soll, können nicht aufrechterhalten werden.

#### – – *Bombus*

Auch Hummeln sind sicherlich nicht, wie häufig in der Literatur erwähnt wird (u. a. ZIMMERMANN 1935; SCHOENICHEN 1940; PROCTOR & YEO 1975), häufige Besucher und Bestäuber von *Pulsatilla vulgaris*. Eine Ausnahme machen wahrscheinlich nördliche Vorkommensorte am Rande des Verbreitungsgebietes, wo die sonst für die Küchenschelle typischen Bestäuber nicht vorkommen (NILSSON 1983) oder manche Sekundärstandorte (s. u.). Die zu dem Zeitpunkt der Küchenschellen-Blüte erst kurze Zeit aus dem Winterlager entflohenen Königinnen nehmen zwar reichlich Nektar auf, von dem die Küchenschelle jedoch nur wenig anbieten kann, aber nur kleine Pollenmengen für die Ovarentwicklung (RICHARDS 1977). Auch treten sie im Gebiet erst zu einem Zeitpunkt auf, wo bereits über 75% der Gesamtpollenmenge der Population von anderen Insekten abgesammelt ist. *P. vulgaris* allgemein als Hummelblume zu charakterisieren, ist sicher nicht gerechtfertigt.

Von den 7 Hummelarten, die bisher nach der Literatur an der Küchenschelle nachgewiesen wurden, konnten 4 auch in den Untersuchungsgebieten beobachtet werden. Am häufigsten waren *Bombus terrestris*-Königinnen. Nach Beobachtungen von MÜLLER (1878) liegt *B. terrestris* beim Besuch der Küchenschelle mit der Bauchseite auf den Staubblättern und Narben und dreht sich während der Nektaraufnahme in der Blüte. Wie auch im Untersuchungsgebiet „Scheibenbuck“ mehrfach beobachtet werden konnte, berührt dabei meist nur die Thorax-Unterseite die Narben, die jedoch in der Regel kaum mit Pollen behaftet werden. Die Größe der Hummel-Königinnen und der enge Perigonschluß verhindern eine größere Bewegungsfreiheit und einen flächigen Körperkontakt mit den geöffneten Antheren; eine Übertragung mit Pollen ist demnach weniger gewährleistet als bei den besonders im Bereich des Flocculus oder der Femurbehaarung gut mit Pollen behafteten *Andrena*- und *Lasioglossum*-Arten.

Ein besonders hoher Anteil von Hummeln am Gesamtspektrum (*B. pascuorum*) war 1987 bei Zimmern/Immendingen zu beobachten (39%, Tab. 5). *P. vulgaris* kommt hier auf einem Sekundärstandort am Rand eines Cytiso-Pinetum vor. *B. pascuorum* ist ein häufiger Bewohner lichter Wälder, daher tritt diese Art hier häufiger an den Küchenschellen-Blüten auf. Die Zusammensetzung der übrigen Blütenbesucher dokumentiert ebenfalls Abweichungen gegenüber anderen Standorten (z. B. *Lasioglossum rufitarse*, *Osmia bicolor*; s. u.). Auch in klimatischer Hinsicht weicht dieses Untersuchungsgebiet von den anderen (Strangenberg/Elsaß, Kaiserstuhl, Laibfelsen/Fridingen) ab. Während 1987 in allen anderen Untersuchungsgebieten die Küchenschellen-Populationen um den 1. 4. bereits ihr Blühmaximum erreicht hatten, war diese Fläche noch schneebedeckt. Die Population hatte hier erst Ende April ihr Blühmaximum.

#### – – *Lasioglossum/Halictus*

Die Gattung *Lasioglossum* besitzt am gesamten Blütenbesucher-Spektrum unter den apoiden Hymenopteren mit 68% den größten Anteil. Insgesamt wurden bisher – unter Einschluß der Ergebnisse dieser Untersuchung – 13 *Lasioglossum*-Arten sowie eine *Halictus*-Art an *Pulsatilla vulgaris*-Blüten nachgewiesen. Im Untersuchungsgebiet „Scheibenbuck“ waren es davon allein 9 Arten. Insgesamt wurden im Kaiserstuhl-Gebiet an der Küchenschelle 557 Individuen der Gattung *Lasioglossum* beobachtet, allein 95% davon waren *L. lineare*-Arbeiterinnen (Photo 2), der Hauptbestäuber dieser Populationen. Die übrigen 5% verteilen sich auf 8 Arten. Am Strangenberg (Elsaß) ist *Lasioglossum malachurum* die häufigste Furchenbienen-Art (68% der *Lasioglossum*-Besuche), *L. lineare* hingegen seltener.

— — — *Lasioglossum lineare*

*L. lineare* ist eine kontinentale Art, die in Mitteleuropa nur vereinzelt an sehr warmen Standorten auftritt. Im Süden kommt sie nur im ostmediterranen Raum vor (Balkan, Griechenland, Kreta, Kleinasien, Kaukasus, Palästina); nach Norden reicht ihr Verbreitungsgebiet bis nach Polen (EBMER 1971). Im Untersuchungsgebiet „Kaiserstuhl“ fliegt *L. lineare* von Mitte März bis Anfang September (zur Phänologie s. KRATOCHWIL 1984)

*L. lineare* ist eine soziale Art. Nach EBMER (1971) überwintern die Weibchen in Gemeinschaften und erscheinen bereits früh im März, wobei sich eines der Weibchen zum „Eileger“ entwickelt, die anderen zu Frühjahrsarbeiterinnen. Die Verproviantierungsphase der ersten Brut äußert sich deutlich in einem Gipfel der Blütenbesuchsaktivität von Ende März bis Ende April. Mit dem eingetragenen Pollen wird die Generation der Sommerarbeiterinnen versorgt, die im Untersuchungsgebiet „Kaiserstuhl“ Mitte Juni schlüpfen. Der zweite Aktivitätsgipfel in der Phänologiekurve liegt dann im Juni.



Photo 2. *Lasioglossum lineare*-Arbeiterin auf den Perigonblättern einer älteren *Pulsatilla*-Blüte. Die Styli sind bereits zusammengeschlossen und die Antheren des obersten Staubblattkreises z. T. gekrümmt (Photo: A. KRATOCHWIL).

Im Untersuchungsgebiet hat der Küchenschellen-Pollen für die Verproviantierung der Brut durch die Frühjahrsarbeiterinnen zunächst die größte Bedeutung. Nach Erlöschen dieses Pollenangebotes verlassen die Arbeiterinnen den Halbtrockenrasen und wechseln zu einem nahen *Salix caprea*-Bestand über, der sich inzwischen in voller Blüte befindet. Auch *Stellaria media* und *Veronica persica* werden besucht, jedoch in geringerer Zahl. Auf dem Halbtrockenrasen haben zu dieser Zeit *Potentilla tabernaemontani*-, *Taraxacum laevigatum*- und *Primula veris*-Blüten *L. lineare*-Besuch, dies jedoch in geringerem Umfang. Anfang Mai erhöht sich die Aktivität der Arbeiterinnen im Halbtrockenrasen wieder merklich, sie sammeln häufig an *Euphorbia cyparissias*, *Globularia punctata*, und vereinzelt sind sie sogar an den Blüten von *Orchis simia* anzutreffen. Die Sommerarbeiterinnen treten an *Helianthemum nummularium*, *Linum tenuifolium*, in geringerer Anzahl auch an *Anthericum ramosum* und *Knautia arvensis* auf. Die 3. Generation war nur an *Origanum vulgare* und an *Pimpinella saxifraga* zu beobachten; die Weibchen dieser Generation sind im allgemeinen nur selten anzutreffen, da sie sich nach der Begattung sofort in ihre Bauten zurückziehen und diese nicht mehr verlassen (EBMER 1971). Wie alle sozialen Bienenarten, so zeichnet sich auch *L. lineare* durch ein euryanthes Verhalten aus.

Das Tagesspektrum der Blütenbesucher-Aktivität zeigt (Abb. 24), daß Blütenbesuche an der Küchenschelle von 9.00 bis 15.00 Uhr stattfinden. Im Gegensatz zu *Andrena bicolor* ist die Kurve deutlich zweigipfelig, wobei das erste Aktivitätsmaximum zwischen 10.30 und 11.00 Uhr, das zweite zwischen 12.30 und 13.00 Uhr liegt. Die Tatsache, daß sowohl *A. bicolor* als auch *L. lineare*, obwohl nur halb so groß, zum selben Zeitpunkt am Vormittag ihr Aktivitätsmaximum erreichen, steht im Gegensatz zu der häufigen Beobachtung von LINSLEY (1978), daß eine

tageszeitliche Staffelung zunächst größerer, dann kleinerer Arten erfolgt. Während *A. bicolor* ihre Blütenbesuche gegen 12.00 Uhr langsam einstellt, danach nur noch vereinzelt Blüten besucht und sich in dieser Zeit bevorzugt den Nestarbeiten widmet, fliegen die Arbeiterinnen von *L. lineare* dagegen gegen Spätmittag nochmals zum Pollensammeln aus. Ihr zweiter Gipfel erreicht jedoch nicht die Höhe des ersten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich *L. lineare* einen solchen weiteren Sammelflug gut „leisten“ kann, da sie als soziale Art eine Arbeitsteilung bei den Arbeiterinnen (Nestarbeiten/Pollensammeln) durchführt. Hierzu fehlen jedoch noch genaue Untersuchungen an den Nestern.

*L. lineare* hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in Trockenrasen. Seine Habitatpräferenzen decken sich gut mit den Standorten der Küchenschelle, und es besteht eine arealgeographische Koinzidenz mit den Verbreitungsgebieten von *Pulsatilla vulgaris* und *P. grandis*. EBMER (1971) beobachtete *L. lineare* an *P. grandis* im Linzer Raum.

Einen ersten Aktivitätsgipfel erreichte *L. lineare* 1985 bereits am 22. März, die höchste Aktivität am 25. März (Abb. 25). Am 22. März waren erst 13%, am 25. März 40% der Küchenschellen bestäubt, von den Antheren zum ersten Zeitpunkt sogar nur 3%, zum zweiten nur 14% leer (Abb. 22). Mit dem Blühmaximum, an dem bereits 95% der Blüten der Population bestäubt und zu fast 90% ihre Antheren leer waren, erloschen die Küchenschellen-Besuche von *L. lineare* fast völlig. Das phänologisch frühere Auftreten von *L. lineare* vor *A. bicolor* konnte auch in allen anderen Jahren festgestellt werden.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *A. bicolor* zeigt *L. lineare* eine deutliche Synchronisation mit *P. vulgaris*, die für diese Art im „Kaiserstuhl“-Gebiet zu dieser Zeit die wichtigste Funktion als Pollenquelle hat. Eine hohe Blütenbesucherrate koinzidiert bei *L. lineare* mit Tagen, an denen die 12°C-Temperaturgrenze (maximale Temperatur-Werte s. Abb. 26) überschritten ist und eine Gesamthimmelsstrahlung von über 0,6 cal/cm<sup>2</sup> min im Untersuchungsgebiet vorherrscht. Unter diesen Bedingungen führen ihre größere Häufigkeit, ihr aggressives Verhalten gegen *A. bicolor* (s. u.) und ihr gegen Spätmittag ein zweites Mal erfolgreicher Sammelflug zu einem besonders häufigen Auftreten an den Küchenschellen.

Die Bedeutung der 12°C-Temperaturgrenze in Verbindung mit einer bestimmten Lichtintensität geht auch aus den Untersuchungen von LINSLEY et al. (1973; zit. in LINSLEY 1978) an anderen Frühjahrsbienen hervor: Bei höheren Temperaturen jedoch geringerer Lichtintensität waren z. B. die Individuen der Ende März auftretenden *Andrena foxi* nicht aktiv. Eine Korrelation zwischen Temperatur, Lichtintensität und Flugaktivität fanden auch SZABO & SMITH (1972) bei *Megachile pacifica* (PANZ.).

An Tagen (z. B. 28. März 1985; Abb. 25), an welchen eine geringe maximale Tagestemperatur herrscht (9°C), ist *A. bicolor* *L. lineare* überlegen. An diesem Tag waren die Besuche von *A. bicolor* häufiger. KÄPYLA (1974) wies darauf hin, daß größere Arten in der Regel bei noch niedrigeren Temperaturen fliegen können als kleinere. Das Ergebnis aus dem Untersuchungsgebiet deutet in diese Richtung. Hinzu kommt die starke Behaarung von *A. bicolor* gegenüber *L. lineare*. In diesem Aktivitätsunterschied spiegeln sich auch gut die verschiedenen Verbreitungsschwerpunkte und Habitatpräferenzen der beiden Arten wider: *A. bicolor*, die mit ihrer Hauptverbreitung im gemäßigten eurosibirischen Bereich noch bei kühleren Tagestemperaturen aktiv ist, *L. lineare*, die als kontinentale Art höhere Tagestemperaturen und Strahlungsintensitäten benötigt.

#### — — — *Lasioglossum malachurum*

Auf dem „Strangenberg“ bei Westhalten ist mit großer Wahrscheinlichkeit *Lasioglossum malachurum* der wichtigste Bestäuber. Die Beobachtungen stammen aus 2 Jahren (1985, 1987) und wurden im wesentlichen zum Zeitpunkt des Blühmaximums der Küchenschellen-Population gemacht. *L. lineare* kommt dort zwar ebenfalls vor, jedoch in viel geringerer Individuenzahl.

*L. malachurum* ist wie *L. lineare* auch eine soziale Art, die u. a. Küchenschellen-Standorte der Naturlandschaft besiedelt. EBMER (1971) beobachtete sie an *Pulsatilla grandis* im Linzer Raum. Im Gegensatz zu *L. lineare* ist sie im südlichen Mitteleuropa weiter verbreitet, kommt jedoch auch häufig im kontinentalen Raum vor. Im Vergleich zu *L. lineare* erreicht *L. malachurum* seinen ersten Aktivitätsgipfel erst einige Tage später.

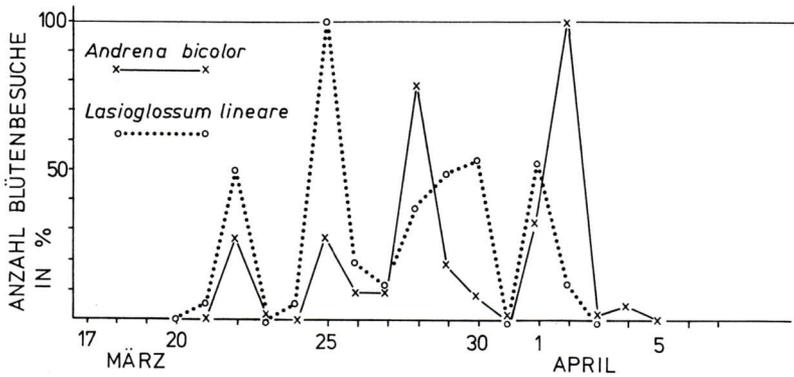


Abb. 25. Die tägliche Blütenbesuchsrate von *Andrena bicolor*-Weibchen (N=69) und *Lasioglossum lineare*-Arbeiterinnen (N=113) an *P. vulgaris* im Untersuchungsgebiet „Scheibenbuck“ (Kaiserstuhl) in %. Die maximale an einem Tag festgestellte Anzahl von Blütenbesuchern wurde 100% gesetzt.

#### — — — Übrige *Lasioglossum*/*Halictus*-Arten

Alle anderen *Lasioglossum*- bzw. *Halictus*-Arten treten nur an den Blüten auf, wenn die Küchenschellen — durch die Witterung des Frühjahres bedingt — erst spät blühen. So besuchten *L. fulvicorne* und *L. calceatum* hauptsächlich nur im Jahr 1979 (vgl. Abb. 1) die Blüten. Als Bestäuber haben sie keine Bedeutung. Gleiches gilt auch für *L. morio* und *L. subfasciatum*, die nur in einem Jahr (1980) und hier auch nur in sehr geringer Zahl auftraten. Die an der Küchenschelle beobachteten *Lasioglossum*-Arten lassen sich in 2 Gruppen einteilen:

1. Arten, die mit großer Wahrscheinlichkeit auch den Küchenschellen-Standorten der Naturlandschaft angehören;
2. Arten mit einer größeren Standortamplitude.

In die erste Gruppe gehören *L. subfasciatum* und *L. griseolum*, wahrscheinlich aber auch *L. pauxillum*.

*L. subfasciatum* ist eine besonders wärmeliebende Art, die nur im Süden der BRD vorkommt (WESTRICH 1984); WOLF (1956) charakterisiert sie als submediterran-pannonisch. Sie erscheint im Untersuchungsgebiet bereits Mitte März und ist neben der Küchenschelle auch an *Salix caprea* anzutreffen. Von *L. griseolum* sind bisher nur wenige Tiere in der BRD gefunden worden (STOECKHERT 1954; WESTRICH 1984; WESTRICH schriftl. Mitt.); nach EBMER (1971) handelt es sich um eine circummediterrane Art, die nach Osten bis nach Zentralasien vordringt. *L. pauxillum* ist eine soziale Art (KNERER 1968), die im südlichen Mitteleuropa häufiger auftritt (s. ausführlicher EBMER 1971).

Die zweite Gruppe umfaßt Arten, die besonders weit verbreitet und auch hinsichtlich ihrer Habitatansprüche nicht allzu wählerisch sind: *L. calceatum*, *L. morio*, *L. fulvicorne*, *L. minutissimum* (ALFKEN 1912; STOECKHERT 1933; EBMER 1971). Die übrigen in der Literatur genannten *Lasioglossum*-Arten (*L. albipes*, *L. laticeps*) lassen sich mit der Ausnahme von *L. leucopus*, einer boreoalpinen Art, ebenfalls in diese zweite Gruppe einordnen, ebenso *Halictus tumulorum* (s. dazu EBMER 1969).

*L. rufitarse*, die nur bei Zimmern/Immendingen als Besucher nachgewiesen werden konnte, paßt gut in das übrige dort vorhandene Blütenbesucher-Spektrum (s. Anmerkung zu *B. pascuorum*). Es handelt sich um eine boreoalpine Art mit holarktischer Verbreitung (EMER 1971; WESTRICH 1980), die nach ALFKEN (1912) und STOECKHERT (1933) z. B. Magerrasen in Waldnähe, Waldlichtungen oder lichte Wälder besiedelt.

#### — — *Osmia*

Die Vertreter der Gattung *Osmia* waren im Untersuchungsgebiet „Kaiserstuhl“ mit nur 6% an der Gesamtzahl aller Beobachtungen beteiligt. Mit Ausnahme von einem *O. cornuta*-Weibchen handelte es sich ausschließlich um Männchen von *O. aurentata* und *O. bicolor*. STOECKHERT

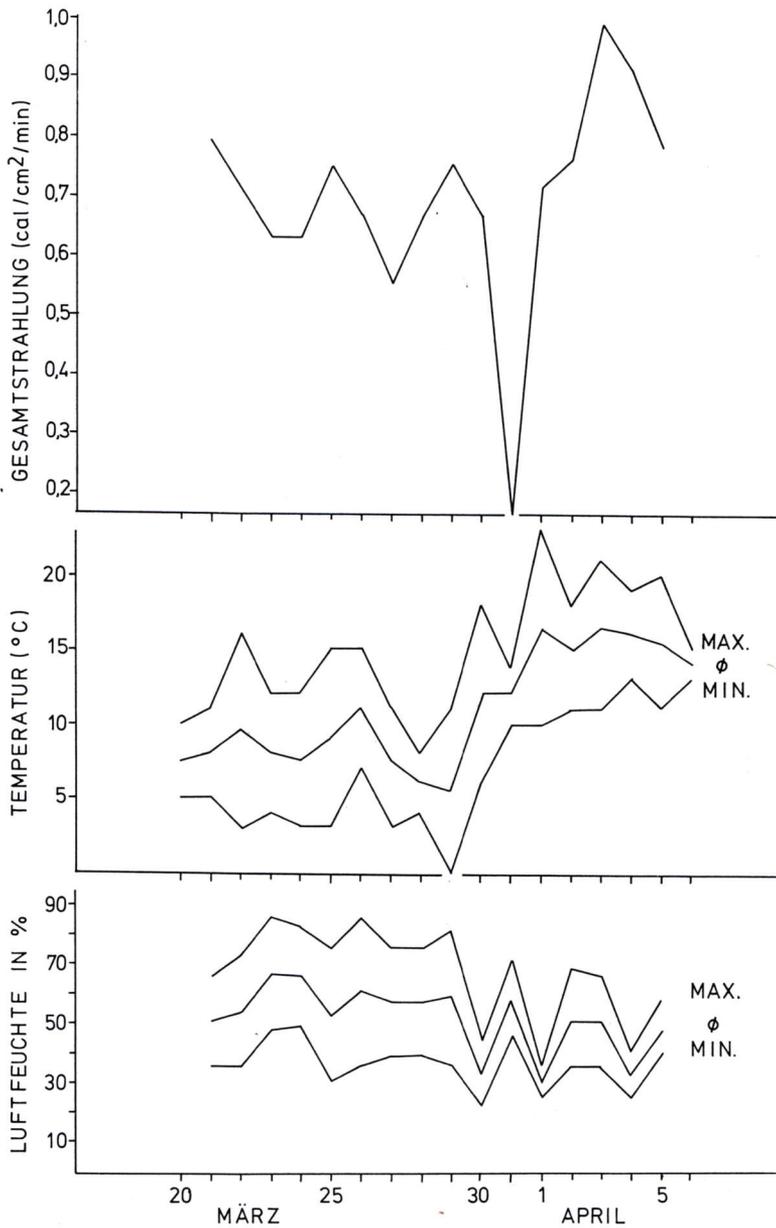


Abb. 26. Die Globalstrahlung (cal/cm<sup>2</sup>/min), die maximale, minimale und durchschnittliche Tagestemperatur (°C) und die maximale, minimale und durchschnittliche Luftfeuchte (%) vom 20. März bis zum 5. April 1985.

(1933) bezeichnet *O. aurulenta* sogar als Charakterart der pontisch getönten Juralagen; damit ist sie gleichzeitig auch eine Art, die an natürlichen Küchenschellen-Standorten vorkommt. *O. bicolor* besiedelt sehr häufig ähnliche Biotope wie *O. aurulenta* (STOECKHERT 1933), bevorzugt jedoch wahrscheinlich häufiger Standorte in Waldrandnähe. Dies würde auch das gehäufte Vorkommen bei Zimmern/Immendingen am Rand eines Cytiso-Pinetum erklären, wo *O. bicolor* 34% des gesamten Blütenbesucher-Spektrums von *P. vulgaris* erreicht.

Sowohl *O. aurulenta* als auch *O. bicolor* besuchen bevorzugt Fabaceen. *O. aurulenta* ist im Untersuchungsgebiet „Scheibebuck“ der Hauptbestäuber von *Hippocrepis comosa*, die Flugzeit beginnt Anfang April und endet im Juli. Männchen von *O. bicolor* erscheinen schon recht früh im Jahr, nach STOECKHERT (1933) bereits Anfang März. Beide Arten sind proterandrisch.

*O. aurulenta* hat kaum eine Bedeutung als Bestäuber von *Pulsatilla vulgaris*, zumal sie auch in der Regel erst zu einem späten Zeitpunkt an den Blüten erscheint, an welchem das Blühmaximum überschritten ist und die meisten Blüten bereits bestäubt sind. *O. bicolor* kann jedoch an Sekundärstandorten, wenn sie dort in höherer Abundanz auftritt, durch ihre frühe Flugzeit im Jahr zu einem wichtigen Bestäuber werden. Nach STOECKHERT (1933) erreicht diese Art in einzelnen Jahren bereits Anfang März eine hohe Individuendichte. Ihre weitgehend mitteleuropäische Verbreitung (STOECKHERT 1933; WARNCKE 1981) und ihr selteneres Vorkommen an Primärstandorten von *P. vulgaris* sprechen jedoch dagegen, *O. bicolor* als wichtigen Bestäuber einzustufen. *O. cornuta* ist zu einem ausgesprochenen Kulturfolger geworden (WESTRICH 1983), das genutzte Nahrungsspektrum ist recht groß und umfaßt Vertreter mehrerer Pflanzenfamilien. An der Küchenschelle ist diese Art nur zufälliger Gast, gleiches gilt auch für die von KNUTH (1898) erwähnte *O. rufa*.

#### – Formicidae

Häufig werden an den Blüten Ameisen angetroffen, KNUTH (1898) beschreibt allein Beobachtungen von 6 verschiedenen Arten (Tab. 5). Hierbei handelt es sich ausschließlich um Nektardiebe (MÜLLER 1878). Zwar gibt ZIMMERMANN (mündl., zit. in AICHELE & SCHWEGLER 1957) an, daß sie *Pulsatilla*-Blüten besonders zu einem späten Zeitpunkt auch bestäuben können und interpretiert das Nicken der Blüten von *P. pratensis* sogar als Anpassungserscheinung an eine Ameisenbestäubung (ZIMMERMANN 1965), Ameisen haben mit Sicherheit jedoch bei *P. vulgaris*, sehr wahrscheinlich aber auch für die anderen Arten der Gattung, als Bestäuber keine Bedeutung.

#### – Diptera

Unter den Dipteren, die insgesamt nur 5% am gesamten Blütenbesucher-Spektrum der Küchenschelle ausmachen, seien von den 8 Familien nur 2 hier näher charakterisiert: die Bombyliiden und die Syrphiden. Unter den Bombyliiden wird *Bombylius major* häufiger durch die optisch attraktiven Blüten angelockt. In der Regel „schwebt“ die Art über der Blüte; nach Beobachtungen von MOTTEN et al. (1981) und MOTTEN (1982) kann *B. major* im Schwebeflug Pollen mit den Beinen und der Proboscis aufnehmen; dies konnte jedoch im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden. Seine Hauptnahrungspflanze ist hier *Primula veris*, deren Hauptbestäuber er im Gebiet auch ist. Im Naturschutzgebiet „Taubergießen“ (Südliche Oberrheinebene) konnte *B. major* hingegen häufiger bei der Pollenaufnahme an *Potentilla tabernaemontani* beobachtet werden. Unter den Syrphiden traten 3 Arten an der Küchenschelle auf: Von ihnen zählt *Episyrphus balteatus* zu einer der in Mitteleuropa häufigsten Arten, die über das ganze Jahr fliegt und das wohl größte Pflanzenbesuchs-Spektrum aller bei uns vorkommenden Syrphiden besitzt. Bei *Melangyna lasiophthalma* handelt es sich um eine im Jahr recht früh fliegende Art, die häufiger an *Salix*-Arten vorkommt, *Brachypalpus valgus* hingegen ist eine seltener Art, die eine größere Verbreitung nur im Süden Mitteleuropas hat.

## 11. Zum Blütenbesuchsverhalten von *Andrena bicolor* und *Lasioglossum lineare*

### – Anflug und Landung

*A. bicolor* und *L. lineare* beachten Küchenschellen-Blüten, die sich gerade geöffnet haben, noch nicht. Erst kurz vor dem Öffnen der ersten Antheren und dann gehäuft, wenn mehrere Staubblätter Pollen bieten, werden die Blüten gezielt aufgesucht. Die Arbeiterinnen von *L. lineare* und ebenso die Weibchen von *A. bicolor* fliegen in etwa 5–10 cm Höhe vom Erdboden (dies entspricht zum Beobachtungszeitpunkt ungefähr auch der durchschnittlichen Blütenhöhe) direkt die Blüten an, und zwar in der Regel immer die Rückseite der im Gebiet nach Süd-Südost ausgerichteten Blüten. Zwar liegen die meisten Nistplätze oberhalb der Küchenschellen-Population an einer Abbruchkante des Bergkammes in entgegengesetzter Richtung der Öffnung der meisten Blüten, woraus sich dieser bevorzugte Anflug von hinten an die Blüte erklären ließe, aber auch beim Wechsel zwischen 2 benachbarten Blüten wird dieses Verhalten häufig beibehalten.

Der direkte, zielgerichtete Anflug weist auf eine ausschließlich optische Orientierung dieser Bienen beim Blütenbesuch. KUGLER (1940) konnte an *Potentilla*-Blüten und -Attrappen, die mit Gläsern abgedeckt waren und somit Blütenduft nur an der unteren Gläseröffnung entweichen konnte, feststellen, daß der Anflug von Furchenbienen (*Halictus*, *Lasioglossum*) rein optisch erfolgt. Erst im Nahbereich der Blüte kann der Besuch chemisch orientiert sein (KUGLER 1940). Dennoch ist natürlich nicht auszuschließen, daß dem Blütenduft auch eine Bedeutung zukommen kann. Experimente hierzu stehen noch aus.

In der Regel landen die Bienen im Untersuchungsgebiet „Scheibenbuck“ an der Außenseite eines Perigonblattes und kriechen dann zwischen 2 Perigonblättern in die Blüte (Photo 2). Dies ist auch der kürzeste Weg zum Androeceum. Die Perigonblätter dienen dabei *L. lineare* immer als „Landeplatz“, hierbei bevorzugt der Perigonblatt-Rand; die innere Perigonblatt-Fläche wird seltener angefliegen. Die Experimente von MANNING (1956a) an 5 verschiedenen Hummelarten ergaben, daß nach Anflug radiärsymmetrischer Blütenattrappen von 12 cm Durchmesser die Tiere immer auf deren Rand landeten. MANNING (l. c.) erklärt dies dadurch, daß am Blütenrand ein besonders starker Farbkontrast Blüte/Hintergrund vorhanden ist. Dies könnte den Hummeln eine Orientierung beim Anflug erleichtern.

Die Angabe von ZIMMERMANN (1935), daß die Insekten beim Anfliegen einer Küchenschellen-Blüte immer zuerst die Narben berühren, gilt nur für wenige Arten, sicher nicht für die im Untersuchungsgebiet festgestellten Bestäuber. Eine solche Berührung beim Anflug erfolgt nur bei Arten, die eine Körpergröße von 1 cm deutlich überschreiten. Dies gilt z. B. unter den an der Küchenschelle vorkommenden *Lasioglossum*-Arten bedingt für *L. calceatum*, unter den *Andrena*-Arten sicher für *A. fulva*, *A. nitida*, teilweise auch für *A. gravida*, ferner für *Osmia cornuta* und besonders für *B. pascuorum*, *B. terrestris*, *B. lapidarius* und *B. pratorum*. Alle diese Arten sind jedoch nur selten Besucher der Küchenschelle im Gebiet. Auch *Apis mellifera* berührt beim Anflug als größere Art die Narben. ZIMMERMANN (1935), der sie am häufigsten an der Küchenschelle beobachtete, kam deshalb zum Schluß, sie sei der Hauptbestäuber. Nach seinen Beobachtungen (ZIMMERMANN l. c.) landen Honigbienen erst bei älteren Blüten auf den ausgespreizten Perigonblättern. Alle anderen kleinen Bienenarten (z. B. *Lasioglossum lineare*, *L. fulvicorne*, *L. morio*, *L. malachurum*, *Andrena minutula*) landen nach meinen Beobachtungen auf den Perigonblättern, ohne die Narben zu berühren.

### – Einfluß der Witterung auf die Aktivität der Besucher in der Blüte

Verdecken Wolken die Sonne und fallen die Temperaturen plötzlich ab oder kommt stärkerer Wind auf, so verharren die Arbeiterinnen von *L. lineare*, aber auch die Weibchen der größeren *A. bicolor* meist auf den Perigonblättern, bis wieder günstige Witterungsbedingungen herrschen. In welchem Umfang die Aktivität der Besucher in der Blüte witterungsabhängig ist, zeigt folgendes Beispiel: Eine Arbeiterin von *L. lineare* flog bei 11 °C und Sonnenschein eine Küchenschelle-Blüte an. Sie landete zunächst auf einem Perigonblatt, kroch dann auf die Staubblattgarbe und verharnte dort in dem Moment, als Wolken aufzogen und die Temperaturen auf 10 °C sanken. Erst bei

wiedereinsetzendem Sonnenschein und höheren Temperaturen bewegte sie sich wieder. In Einzelfällen, wenn am selben Tag keine Wetterbesserung mehr eintritt, lassen sie sich von den Perigonblättern einschließen und übernachten „gezwungenermaßen“ in der Blüte. Vor der Blütenöffnung am nächsten Tag kann man einzelne Bienen-Weibchen, die in der Regel sonst nur in ihren Nestern übernachten, noch in der Blüte antreffen.

– Pollensammeln auf der Staubblattgarbe, Berührung der Stigmen, Übertragung von Fremdpollen  
 Bevor der Versuch unternommen wird, an die Nektarien zu gelangen, sammeln die Bienen auf der Staubblattgarbe zunächst Pollen. Hierbei kann man beobachten, wie einzelne Antheren mit den Antennen bestastet werden. Ähnliches beobachtete MACIOR (1964) bei Halictiden, die Primulaceen besuchten. MACIOR (l. c.) interpretiert dieses Verhalten dahingehend, daß die Bienen den Reifezustand der Antheren oder auch eine mögliche Pollen-Aufnahme prüfen.

Das Absammeln der Antheren geschieht sehr sorgfältig mit den Vorderbeinen, an deren Hinter- und Vorderseite sich kürzere steile Haare (Bürstenhaare) befinden. Die Beinbewegungen bei der Pollenaufnahme sind bei *A. bicolor* wesentlich schneller als bei *L. lineare*. Danach muß der Pollen zu den Sammelhaaren der Hinterbeine transportiert werden. Wie BISCHOFF (1927) bereits beschreibt, streichen dabei die Mittelbeine, die den Pollen aufnehmen, mit ihrer Innenseite über die Außenseite der Hinterbeine, wodurch der Pollen dort an den langgefiederten Sammelhaaren hängen bleibt. Häufig konnte jedoch im Untersuchungsgebiet auch beobachtet werden, wie *A. bicolor*-Weibchen mit dem rechten Vorderbein sammeln und mit dem linken auskämmen.

Beim Pollensammeln halten sich sowohl *L. lineare* als auch besonders *A. bicolor* mit einem Hinterbein an den Styli fest und bewegen sich im Kreis um die Griffelgarbe (Photo 3). Dadurch, daß zu einem frühen Blütenstadium die Blütenblätter noch nicht weit geöffnet sind, findet eine Berührung der Narben in aller Regel statt. KNUTH (1898) gibt an, daß sowohl pollensammelnde als auch zu den Nektarien vordringende Insekten die Narben berühren. Dies ist für die im Untersuchungsgebiet beobachteten Arten nur bedingt der Fall. Beide Arten, *L. lineare* und *A. bicolor*, berühren zumeist nur in einem frühen Blütenstadium mit ausgebreiteten Styli die Narben, zu einem späteren Zeitpunkt, wenn sie die Nektarien erreichen können, nicht mehr. Eine Berührung findet bei der größeren *A. bicolor* über einen längeren Zeitraum statt als bei dem kleineren *L. lineare*. Da beide Arten an Coxa, Trochanter, Femur und Sterniten z. T. recht stark behaart sind, und sich dort beträchtliche Pollenmengen auf kleinem Raum befinden können, kann Fremdpollen beim Festhalten mit einem der Hinterbeine an der Griffelgarbe leicht auf die Narben übertragen werden. Eine Bestäubung während des Festhaltens an den Styli mit einem der Hinterbeine scheint die Regel zu sein, eine andere Form der Übertragung die Ausnahme. Eine frühzeitige Vermischung von mitgebrachtem Fremdpollen mit gerade gesammeltem Pollen an der Blüte und die Wahrscheinlichkeit, daß die Narben Eigenpollen der Blüte empfangen, wird durch das erst späte Auskämmen des mit den Vorderbeinen gesammelten Pollens, durch die nur geringe Pollenmenge, die jeweils von der Blüte angeboten wird, und wahrscheinlich auch durch das bevorzugte Abstreifen des Pollens auf dem nicht zum Festhalten genutzten Hinterbein verhindert.

– Eindringen der Bienen in die Staubblattgarbe

Erst zu einem späteren Zeitpunkt der Blütenentwicklung gelingt es den Arbeiterinnen von *L. lineare*, aber auch *A. bicolor* und anderen Arten, in die Staubblattgarbe einzudringen; zuerst nur bis zum Hinterleib, dann ganz. Hierbei müssen einzelne Staubblätter zur Seite gedrückt werden, was zumeist nur dann möglich ist, wenn die Staubblätter sich durch die weiter öffnende Krone leichter auseinanderbiegen lassen. Bei dem Eindringen in die Staubblattgarbe werden die Narben nur noch gelegentlich berührt, meistens mit der Hinterleibsunterseite, wodurch mitgeführter Pollen abgestreift werden kann. SCHOENICHEN (1940) weist hingegen darauf hin, daß sich die Blütenbesucher, bevor sie zu dem tief im Blütengrund verborgenen Nektar vordringen, an der Staubblattgarbe festhalten. Dies konnte im Untersuchungsgebiet nie beobachtet werden.

In der Regel schieben die Bienen den Kopf an der Grenze Staubblattgarbe/Perigonblätter in die Blüte. Die Beine umklammern einzelne Staubblätter, Kopf-, Thorax- und Abdomenoberseite sind



Photo 3. Pollensammelnde *Lasioglossum lineare*-Arbeiterin an einer nur wenige Tage alten Küchenschellen-Blüte, bei der sich die ersten Antheren des oberen mittleren Staubblattkreises gerade öffnen. Die Arbeiterin hält sich mit dem linken Mittel- und Hinterbein an den Styli fest und bewegt sich auf den Staubblättern um die Griffelgarbe. Die Styli der Blüte sind noch auseinandergefächert (Photo: A. KRATOCHWIL).

den Perigonblättern zugewandt. Diese Grenzlinie hat besonders für die *L. lineare*-Arbeiterinnen eine große optische Attraktivität. Dies gilt sowohl auf größere Entfernungen als auch für den Nahbereich. Der Hauptblickwinkel der Augen ist beim „Eintauchen“ in die Blüte meist auf ein Perigonblatt gerichtet.

Sollte den im UV stärker absorbierenden Perigonblatt-Adern gleichzeitig auch die Bedeutung von (sekundären) Nektarmalen zukommen, so wäre eine Orientierung an diesen „Wegweisern“ in dieser Körperhaltung gut möglich. KUGLER (1940) bezeichnet diese Adern der Perigonblätter der Küchenschelle auch als UV-Strichmale. Eine Beobachtung deutet in diese Richtung: Eine *L. lineare*-Arbeiterin, die auf einem Perigonblatt gelandet war, wurde beobachtet, wie sie genau auf einer Ader in Richtung Staubblätter entlanglief. Eine solche Orientierung an einer Blütenblatt-Ader hätte für die Biene den Vorteil, den kürzesten Weg in die Blüte zu finden. Um jedoch in die Staubblattgarbe eindringen zu können, mußte sie sich an den Grenze Perigonblatt/Staubblätter umdrehen. Sie hielt sich an den Antheren fest und kroch dann, Kopf-, Thorax- und Abdomenoberseite dem Perigonblatt zugewandt, in die Blüte.

Schwierig erscheint die Beantwortung der Frage, ob solche Male überhaupt „richtungsweisend“ für Blütenbesucher sind. KUGLER (1930) geht davon aus, daß z. B. Hummeln angeborenermaßen immer in Richtung auf das Zentrum der Blüte, aber auch bestimmter Blütenattrappen sich bewegen; nach KUGLER (l. c.) haben solche Male auf radiärsymmetrischen Blüten keine Funktion. MANNING (1956b) bestreitet dies, und konnte durch Experimente mit Hummeln an Blütenattrappen die Wirkung künstlicher Strichmale nachweisen. MANNING (l. c.) geht davon aus, daß Bienen ein angeborenes Verhalten haben, Linien zu folgen. Die Beobachtungen an *L. lineare* und *A. bicolor* deuten darauf hin, daß diese Male – wenn überhaupt – nur auf eine sehr kurze Entfernung auf die Bienen wirken.

Das Eindringen in die Staubblattgarbe gelingt anscheinend nur dann, wenn die Thoraxoberseite einzelnen Perigonblättern zugewandt ist. Versuche, in einer anderen Richtung in die Blüte zu gelangen, scheiterten. Es konnten mehrere Fehlversuche festgestellt werden. *L. lineare* und *A. bicolor* verhalten sich hinsichtlich ihrer Körperstellung gleich, wenn sie die Nektarien zu erreichen versuchen. In einem späteren Blütenstadium, wenn die Antheren nicht mehr so dicht stehen, treten auch andere Körperstellungen beim Eindringen in die Blüte auf. Neben der Nektaraufnahme kann aber auch innerhalb der Staubblattgarbe Pollen gesammelt werden, in der Regel mit dem Kopf nach oben.

— Verhalten vor dem Abflug

Nach Verlassen der Staubblattgarbe wird zumeist noch auf der Blüte der Körper mit den Vorder- und Mittelbeinen ausgekämmt und auch die beiden Fühler mit Hilfe des tibiotarsalen Putzapparates von Pollen gereinigt. Auch wenn die Bienen in eine Blüte eingedrungen sind, in der die Staubblätter noch nicht geöffnet waren und somit eine Pollenübertragung auf das Insekt gar nicht stattgefunden haben kann, wird dennoch ein ausgiebiges Putzverhalten gezeigt.

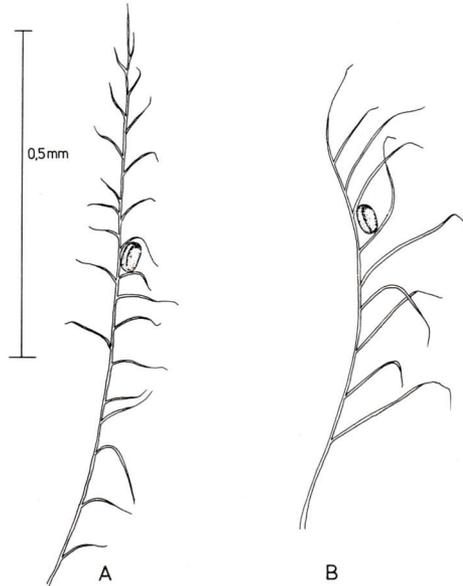


Abb. 27. Fiederhaar von *Andrena bicolor* (A) und *Lasioglossum lineare* (B) aus dem Flocculus- bzw. Femur-Bereich mit *Pulsatilla*-Pollenkorn.

Häufig kann man beobachten, daß *L. lineare*-Arbeiterinnen, die gerade an einer Blüte Pollen gesammelt haben, auf einem Perigonblatt oder einem Laubblatt sitzend, Pollen, den sie am Körper haben, abkämmen, so daß sich direkt unter ihrem Körper ein Pollenhäufchen bildet. Plötzlich fliegen sie auf und ohne, daß man es bemerkt, haben sie das Pollenhäufchen wieder aufgenommen. Eine Analyse in der Morphologie und Anordnung der Fiederhaare am Femur gibt eine Erklärung. Bei *L. lineare*-Arbeiterinnen befinden sich an Coxa, Trochanter und besonders Femur lange, gefiederte Haare. Die auf der Vorderseite des Femurs inserierenden Haare krümmen sich nach hinten, die auf der Hinterseite entspringenden entsprechend nach vorne, so daß ein von Fiederhaaren umschlossener Hohlraum entsteht (Photo 4). Die Aufnahme des Pollenhäufchens geschieht dadurch, daß diese Fiederhaare des Femurs auf das Pollenhäufchen aufgedrückt werden, sich dadurch auseinanderbiegen und den Pollen in den Hohlraum einschließen. Somit kann der gesammelte Pollen in einer günstigen Transportlage in das Nest eingetragen werden. Dies geschieht jedoch wohl erst, nachdem mehrere Blüten aufgesucht wurden.

Fiederhaare von *A. bicolor* (Flocculus) und *L. lineare* (Bereich des Femur) unterscheiden sich in ihrer Morphologie (Abb. 27). Sie sind bei *A. bicolor* etwa 0,9 mm lang, allseits gefiedert, mit einer Länge der Fiederchen von 0,09 mm an der Basis und 0,04 mm im oberen Bereich des Fiederhaares. Sie sind in einem Abstand von 0,05 mm (Basis) bis 0,02 mm (oberer Bereich) angeordnet. Die Fiederhaare von *L. lineare* sind kürzer (0,54 mm), nur einseitig gefiedert, mit einer Länge der Fiederchen von 0,21 mm an der Basis und 0,16 mm im oberen Bereich (Photo 5). Sie sind somit um über das 2fache länger als die von *A. bicolor*. Die Abstände zwischen den Fiederchen betragen an der Basis 0,05 mm, im oberen Bereich 0,04 mm. KUGLER (1940) beschreibt ein ähnlich einseitig langgefiedertes Haar des

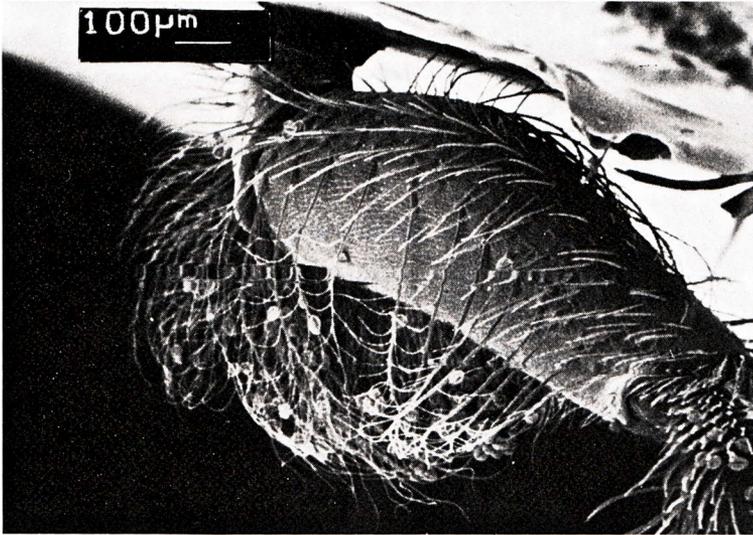


Photo 4. Femur einer *Lasioglossum lineare*-Arbeiterin. Die an der Vorder- und Hinterseite entspringenden Fiederhaare bilden einen Hohlraum, in der der gesammelte Pollen aufgenommen werden kann (Photo: TH. ESCHÉ).

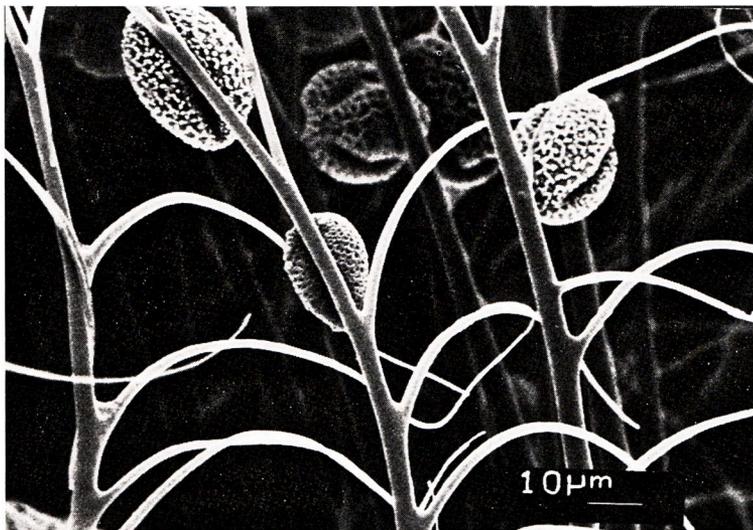


Photo 5. Fiederhaare am Femur einer *Lasioglossum lineare*-Arbeiterin mit Pollen von *Pulsatilla vulgaris* (Photo: TH. ESCHÉ).

Femur des 3. Beinpaars von *L. minutum*. Sowohl bei *L. lineare* als auch bei *A. bicolor* sind die Fiederchen am Ende gekniet. Im Vergleich hat der Pollen von *Pulsatilla vulgaris* eine durchschnittliche Länge von 0,042 mm und Breite von 0,035 mm (Photo 5).

– Aggressives zwischenartliches Verhalten an der Blüte

Mehrfach wurden Angriffe von *L. lineare*-Arbeiterinnen, die sich entweder bereits auf einer Blüte oder deren näheren Umgebung befanden, auf *A. bicolor*-Männchen beobachtet. Hierbei stürzt sich die nur halb so große Arbeiterin im Flug auf das *A. bicolor*-Männchen und „boxt“ es dadurch weg. Das fliehende Männchen wird noch eine kurze Wegstrecke verfolgt, dann kehrt die

Arbeiterin wieder auf die Blüte zurück. Ob auch *A. bicolor*-Weibchen erfolgreich von *L. lineare*-Arbeiterinnen vertrieben werden können, bleibt offen. Ein solcher Fall konnte nie beobachtet werden. Über ein ähnliches zwischenartliches aggressives Verhalten („knocking“) von Bienen an Blüten berichten auch LINSLEY & CAZIER (1972). Im Unterschied zu den Beobachtungen an *L. lineare* und *A. bicolor* war bei dem dort erwähnten Beispiel – wie in der Regel ja auch zu erwarten ist – die kleinere Art der „Verlierer“.

## 12. Bestäubung

Im Durchschnitt wurde eine Blüte innerhalb ihrer gesamten Blühzeit von insgesamt 20 apoiden Hymenopteren besucht ( $\bar{x} = 20,5 \pm 17,0$ ;  $n = 24$ ), darunter von 17 *L. lineare*-Arbeiterinnen ( $\bar{x} = 16,5 \pm 15,0$ ;  $n = 24$ ) und 3 *A. bicolor*-Männchen bzw. Weibchen ( $\bar{x} = 3,0 \pm 2,9$ ;  $n = 24$ ; Tab. 6). Je früher eine Blüte innerhalb der Population erscheint, desto älter wird sie, und eine um so größere Anzahl Bienen besuchen sie (Abb. 28).

Im Durchschnitt wurden die ersten Narben einer Einzelblüte am 4. d nach dem Aufblühen bestäubt ( $\bar{x} = 4,0 \pm 1,6$ ;  $n = 29$ ). Bis dahin hatten in der Regel 5 Besuche von *L. lineare*-

Tabelle 6. Blütenbesucher, Blütenbesucherrhäufigkeit und Fruchtansatz (Samenanlagen befruchtet und nicht befruchtet) der 1985 im Untersuchungsgebiet „Scheibenbuck“ (Kaiserstuhl) beobachteten Blüten ( $n = 26$ ); vgl. auch Abb. 4.

IND.NR.	BLÜTE	SAMENANLAGEN			ANZAHL BLÜT.BES.	LAS/OGL LINEARE	ANDRE BICOLOR	ÜBRIGE HYMENO.	DIPTERA
		$\Sigma$	BEFRUCHTET (%)	UNBEFR.					
1	a	91	91 (100%)	/	68	58	9	1	2
	b	75	75 (100%)	/	48	41	6	1	2
	c	83	83 (100%)	/	58	50	8		6
3	a	59	47 (80%)	12	31	17	3	1	2
	b	67	39 (58%)	28	22	17	4	1	1
	c	66	9 (14%)	57	13	12	1		1
	d	67	58 (87%)	9	7	7			
4	a	69	51 (74%)	18	9	6	3		
	b	95	79 (83%)	16	19	8	11		1
5	a	102	45 (44%)	57	22	22			1
	b	103	32 (31%)	71	11	11			
	c	64	13 (20%)	51	3	1	1	1	
6	a	86	86 (100%)	/	9	6	2	1	
	b	93	89 (96%)	4	5	3	2		
7	a	61	33 (54%)	28	14	12	2		
	b	61	50 (82%)	18	17	1			1
8	a	106	101 (95%)	5	37	33	4		
	b	100	85 (85%)	15	21	19	2		
9	a	57	57 (100%)	/	19	17	1	1	
	b	71	71 (100%)	/	17	12	3	1	
10	a	124	104 (84%)	20	21	17	3	1	
11		74	55 (73%)	19	9	5	4		
12	b	100	24 (24%)	76	7	5	2		
	c	90	23 (26%)	67	3	1	1	1	
14	a	107	94 (88%)	13	?				
	b	104	99 (95%)	5	?				

▪ NUR APOIDE HYMENOPTEREN

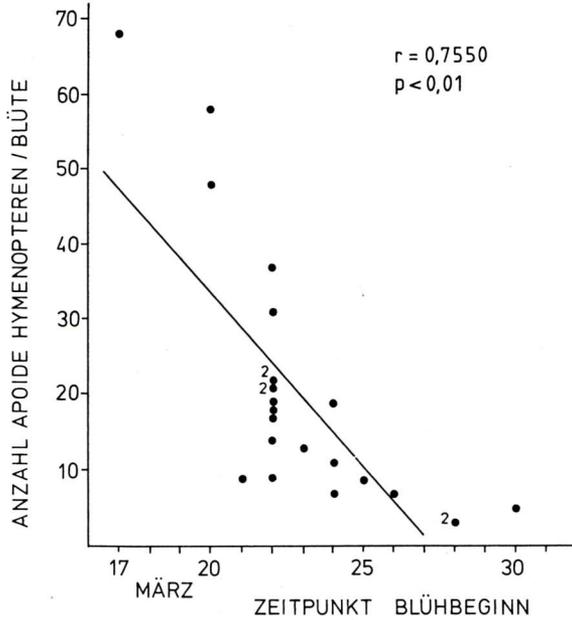


Abb. 28. Korrelation zwischen Blühbeginn und Anzahl der Blütenbesuche apoider Hymenopteren einzelner Blüten ( $y = 52,2 - 4,53 x$ ,  $s^2 = 129,6$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 24$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl der sich gleich verhaltenden Blüten an.

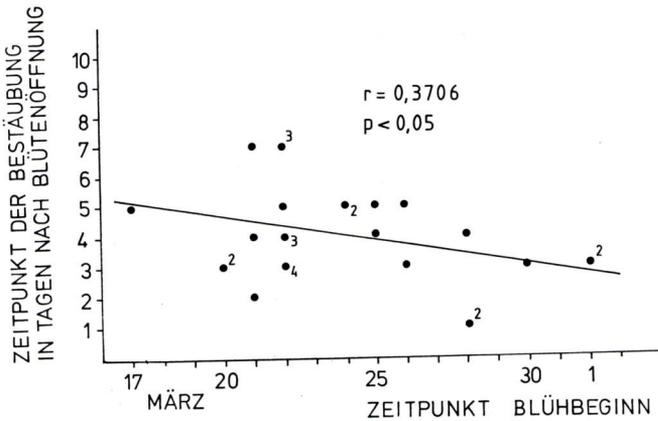


Abb. 29. Korrelation zwischen Blühbeginn und Zeitpunkt, an welchem die Blüten bestäubt waren ( $y = 5,3 - 0,16 x$ ,  $s^2 = 2,17$ ,  $p < 0,05$ ;  $n = 29$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl der sich gleich verhaltenden Blüten an.

Arbeiterinnen ( $\bar{x} = 5,3 \pm 5,7$ ;  $n = 19$ ) und 1 Blütenbesuch von *A. bicolor* ( $\bar{x} = 0,9 \pm 1,4$ ;  $n = 19$ ) stattgefunden. Der Zeitpunkt der Bestäubung hängt vom Blühzeitbeginn der Einzelblüte, dem Witterungsverlauf und damit gleichzeitig auch von der Blütenbesucher-Aktivität ab: Früh erscheinende Blüten besaßen einen signifikant späteren Bestäubungszeitpunkt der ersten Narben als spät innerhalb der Population erscheinende Blüten (Abb. 29).

Eine signifikante Korrelation zwischen dem Zeitpunkt des Aufblühens und der Anzahl der Blütenbesuche bis zum Zeitpunkt der ersten bestäubten Narben besteht nicht ( $y = 0,27 + 0,89 x$ ,

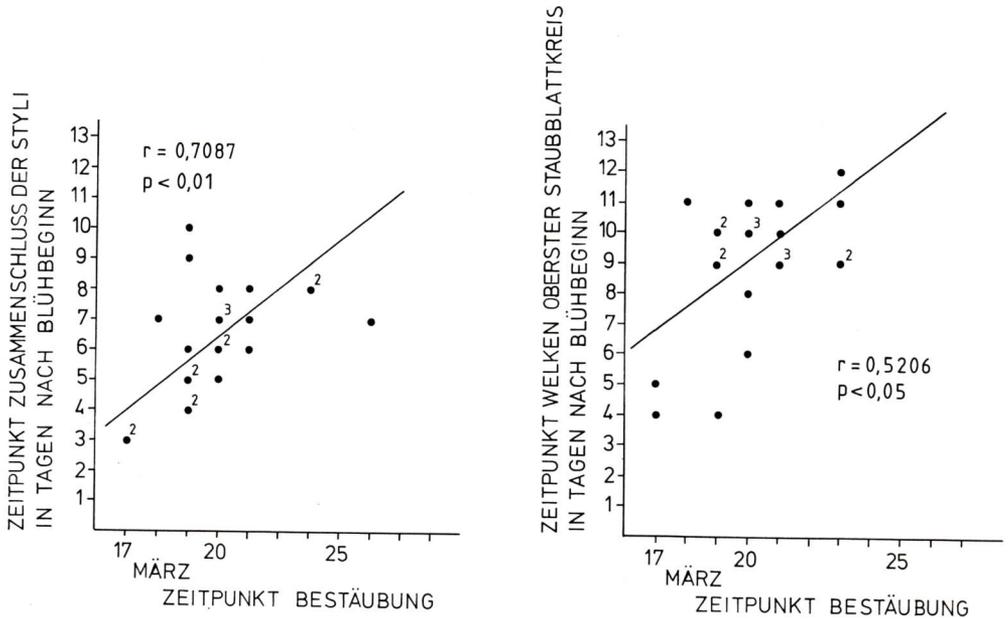


Abb. 30. Der Zeitpunkt des Zusammenschließens der Styli (gemessen vom Blühbeginn der Blüte) in Korrelation zum Zeitpunkt der Bestäubung ( $y = 3,2 + 0,81 x$ ,  $s^2 = 1,90$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 23$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl der sich gleich verhaltenden Blüten an.

Abb. 31. Der Zeitpunkt des Welkens des obersten Staubblattkreises (gemessen vom Blühbeginn der Blüte) in Korrelation zum Zeitpunkt der Bestäubung ( $y = 6,2 + 0,66 x$ ,  $s^2 = 3,70$ ,  $p < 0,05$ ;  $n = 23$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl der sich gleich verhaltender Blüten an.

$s^2 = 40,5$ ,  $r = 0,3575$ ;  $n = 19$ ). Blüten, die früh innerhalb der Populationsentwicklung erscheinen, haben, obwohl sie einen signifikant späteren Bestäubungszeitpunkt besitzen, nicht mehr Blütenbesuche bis dahin, als solche, die erst spät aufblühen. Hier spiegelt sich die geringe Blütenbesucher-Aktivität zu Beginn der Entwicklung der Küchenschellen-Population wider. Die zunächst geringe Anzahl an Besuchen einzelner frühblühender Blüten beruht im wesentlichen auch auf den kurzen Zeiten günstiger Tagestemperaturen für blütenbesuchende Insekten. Während einer durchschnittlichen Gesamtblühdauer der Population von 32 d (Durchschnittswerte aus 3 Jahren) waren an nur etwa der Hälfte (15 d) Temperaturen über  $12^\circ\text{C}$ , an einem Drittel (9 d) Temperaturen über  $15^\circ\text{C}$  und an nur einem bzw. 2 d Temperaturen über  $20^\circ\text{C}$  erreicht worden.

2–3 d nach erfolgreicher Bestäubung, wobei die Pollenkörner, die in die Narbe bereits Pollenschläuche gebildet haben, durch die bräunliche Farbe ihrer Exine auffallen (s. auch BRAUNER & BUKATSCH 1964), schließen sich die zunächst auseinandergespreizten Griffel zusammen ( $\bar{x} = 2,5 \pm 1,6$ ;  $n = 23$ ). Danach können die Narben nicht mehr mit Pollen belegt werden. Bis zu diesem Zeitpunkt besuchten durchschnittlich 15 apoide Hymenopteren eine Blüte ( $\bar{x} = 14,7 \pm 15,1$ ;  $n = 20$ ) und konnten Pollen an die Narben bringen. Dabei handelte es sich um durchschnittlich 13 Arbeiterinnen von *L. lineare* ( $\bar{x} = 12,8 \pm 13,4$ ;  $n = 20$ ) und 2 *A. bicolor*-Individuen ( $\bar{x} = 1,9 \pm 2,2$ ;  $n = 18$ ). In der Regel wird bei den meisten Narben mehr Pollen abgelegt als für die Befruchtung der einen Samenanlage notwendig ist.

Eine signifikante Korrelation besteht zwischen dem Bestäubungszeitpunkt und dem Zusammenschluß der Griffel (Abb. 30) und zwischen dem Bestäubungszeitpunkt und dem Abwinkeln des obersten Staubblattkreises (Abb. 31). Nun ist erstaunlich, daß das Zusammenlegen der Griffel und auch das Abwinkeln des obersten Staubblattkreises, nicht wie zu erwarten gewesen wäre, bei später

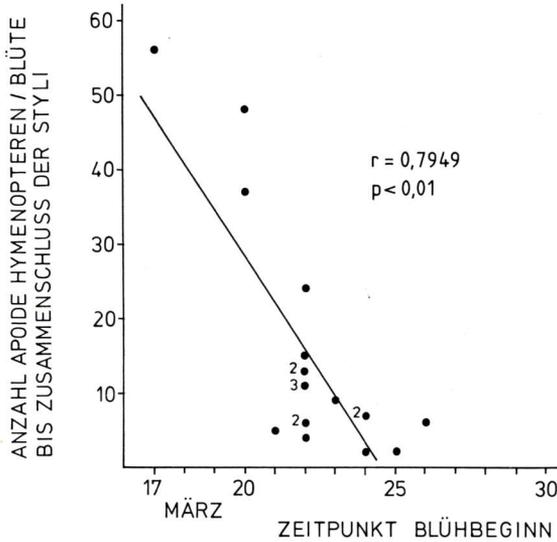


Abb. 32. Korrelation zwischen Blühbeginn und Anzahl der Blütenbesuche apoider Hymenopteren einzelner Blüten bis zum Zusammenschluß der Styli ( $y = 53,2 - 6,22 x$ ,  $s^2 = 89,01$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 20$ ). Eine Zahl neben einem Meßpunkt gibt die Anzahl der sich gleich verhaltenden Blüten an.

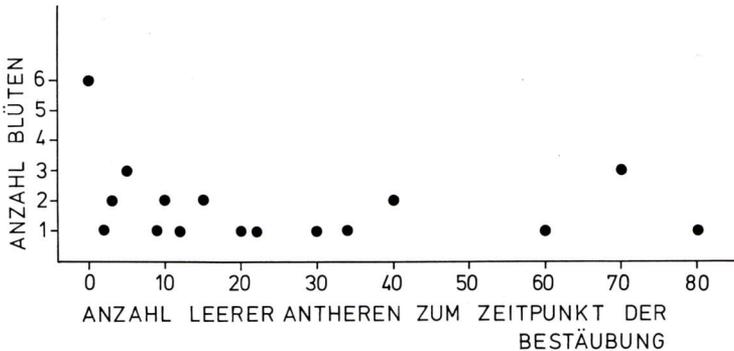


Abb. 33. Die einzelnen Blüten und die Anzahl leerer Antheren zum Zeitpunkt der Bestäubung.

blühenden Pflanzen – analog vielen anderen Erscheinungen – früher erfolgt, sondern signifikant zu einem späteren Zeitpunkt. Wenn es sich hierbei um einen Vorgang handelt, der mit einer erfolgreichen Bestäubung möglichst vieler Narben korreliert, dann werden zwar spät erscheinende Blüten zu einem früheren Zeitpunkt bestäubt, jedoch erfolgt eine quantitative Pollenübertragung, die ein Zusammenlegen der Griffel bewirkt, erst innerhalb einer größeren Zeitspanne. Die Anzahl geglückter Befruchtungen ist zwar über die gesamte Blühzeit der Population gleich, und Blüten, die früh erscheinen, haben keinen größeren Fruchtansatz als die, die spät aufblühen (s. u.), dennoch deuten diese Zusammenhänge darauf hin, daß die Bestäubungseffektivität zu einem frühen Zeitpunkt wahrscheinlich günstiger ist. Zum einen werden die Blüten älter, zum anderen sind zu einem frühen Zeitpunkt besonders die Arbeiterinnen von *L. lineare* aktiv. Zu einem späteren Zeitpunkt macht sich einerseits die Zunahme synchron blühender Küchenschellen, andererseits aber auch die Wirkung anderer um den gleichen Bestäuberkreis konkurrierender Pflanzenarten bemerkbar. In diesen Zusammenhang weist auch das folgende Ergebnis: Bis zum Zeitpunkt des

Zusammenschlusses der Griffel hat eine Blüte, die früh erscheint, signifikant mehr Besucher als eine spät aufblühende (Abb. 32). Keine signifikante Korrelation ließ sich zwischen Bestäubungszeitpunkt und Anzahl leerer Antheren ( $y = 6,4 + 2x$ ,  $s^2 = 404,4$ ,  $r = 0,3420$ ;  $n = 29$ ) finden. Zum Zeitpunkt der Bestäubung waren im Durchschnitt erst 22 Antheren (15,5%) leer ( $\bar{x} = 21,7 \pm 25,4$ ;  $n = 29$ ). Eine Verteilung der Anzahl leerer Antheren zum Zeitpunkt der Bestäubung, dokumentiert an 21 Blüten, zeigt die Abb. 33. Ähnlich wie ZIMMERMANN (1935) erwähnt, fanden sich in der untersuchten Population auch bestäubte Narben bei Blüten, die noch alle Antheren geschlossen hatten.

Im Durchschnitt welkte eine Blüte 1985 etwa 8 d nach der Bestäubung ( $\bar{x} = 8,2 \pm 2,1$ ;  $n = 27$ ) bzw. 5 Tage nach Zusammenschluß der Styli ( $\bar{x} = 5,4 \pm 1,3$ ;  $n = 25$ ).

### 13. Fruchtsatz

Von 26 der 30 im Jahr 1985 untersuchten Blüten wurde der Fruchtsatz ermittelt (Tab. 6). Während es nach einer erfolgreichen Befruchtung zu einer deutlichen postfloralen Verlängerung der Griffel kommt (im Durchschnitt 3–4 cm; Minimum: 2,9 cm, Maximum: 5,0 cm), behalten sie bei ausbleibender Befruchtung etwa die Länge bei, die sie während des Blühstadiums vor der Bestäubung besitzen (0,7–1,2 cm) (Photo 6). WELLS & BARLING (1971) geben eine Länge von 3,0–3,6 cm, MÜLLER-SCHNEIDER (1986) von 3–6 cm an.

WELLS & BARLING (1971), die Blüten von einer Bestäubung geschützt hatten, konnten keine Ausbildung von Samen feststellen. KERNER (1891) gibt eine ausführliche Beschreibung von Autogamie bei *Pulsatilla* und auch die Versuche von ZIMMERMANN (1935) zeigen, daß eine Selbstbestäubung, die künstlich hervorgerufen wurde, zu einem Fruchtsatz führen kann. ZIMMERMANN (1952) erwähnt, daß aber auch unter natürlichen Bedingungen, wenn eine Fremdbestäubung ausgeblieben ist, eine spontane Selbstbestäubung stattfinden kann. Gleiches erwähnt auch KNUTH (1894). Dabei sollen die sich erst spät öffnenden, den Narben nächstbenachbarten Antheren beteiligt sein.

Eine Autogamie findet bei den Vertretern der untersuchten Population nicht statt. Mit Gaze im Untersuchungsgebiet abgedeckte Blüten ( $n = 11$ ) erbrachten in keinem einzigen Fall einen Fruchtsatz. Eine Überprüfung auf Selbst-Kompatibilität ergab folgendes Ergebnis: 8 handbestäubte und dann durch Gaze von einem Besuch durch Insekten abgeschirmte Blüten, die im Durchschnitt 104 ( $\bar{x} = 103,8 \pm 24$ ) Samenanlagen/Blüte ausbildeten, hatten zu 20% ( $\bar{x} = 20,1 \pm 21,6$ ) befruchtete Samenanlagen; 3 dieser 8 Blüten überhaupt keine. Auch fällt auf, daß die Diasporen nur eine geringere Verlängerung der Griffel (um 3 cm) aufwiesen (Photo 6).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Blüten in einem gewissen Umfang zwar selbstkompatibel sind, aber allein die räumliche Trennung von Staubblättern und Narben, die darüber hinaus auch in einer den Antheren entgegengesetzten Richtung hin orientiert sind (Abb. 17), eine Selbstbestäubung verhindern. Hinzu kommt die Erscheinung, daß bereits vor der Öffnung der ersten Staubblätter Fremdpollen auf den Narben keimen kann, der das Zusammenlegen der Styli induziert und dadurch einer noch folgenden möglichen Selbstbestäubung entgegenwirkt. Dennoch kann es in Einzelfällen wohl dazu kommen, daß Blütenbesucher Pollen derselben Blüte auf die Narbe der noch auseinandergespreizten Styli übertragen, wenn in einem frühen Stadium der Anthese eine Fremdbestäubung unterblieben ist.

Da bereits abgedeckte Blüten überhaupt keinen Fruchtsatz erbrachten, war auch Agamospermie auszuschließen. So wurde auf eine völlige Entnahme der Staubblätter bei den Versuchen mit abgedeckten Blüten verzichtet.

Die untersuchten Blüten hatten 1985 im Durchschnitt 61 (72%) Samen gebildet ( $\bar{x} = 61,3 \pm 28,7$ ;  $n = 26$ ). 6 Blüten besaßen nur befruchtete Samenanlagen, 13 Blüten zu 75% und 6 weitere unter 50% (Tab. 6). So wurden im Durchschnitt pro Blüte 73% aller Samenanlagen befruchtet, ein hoher Wert, wenn man die frühe Blühzeit der Art mit berücksichtigt und die zu dieser Zeit begrenzte Anzahl verfügbarer Bestäuber.

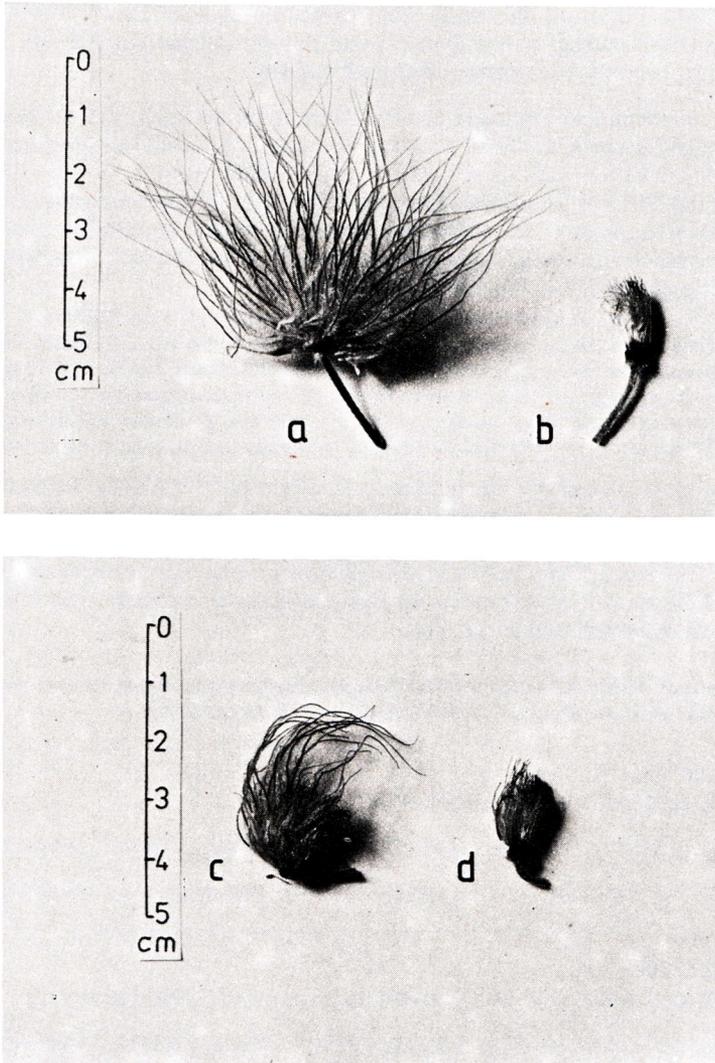


Photo 6. a) Fruchstand von *P. vulgaris*. Alle Samenanlagen wurden befruchtet, die Styli verlängerten sich postfloral und erreichten nach wenigen Wochen eine Länge von durchschnittlich 4 cm. b) Samenanlagen unbefruchtet. Die Stylus-Länge beträgt im Durchschnitt 0,6–1,2 cm. c) Fruchstand mit nur einigen wenigen, nur auf einen peripheren Bereich beschränkten, befruchteten Samenanlagen. Die Styli der Samen haben sich postfloral auf ca. 3–3,5 cm verlängert. d) Samenanlagen unbefruchtet.

Der Fruchtansatz kann einerseits von der Verfügbarkeit bestimmter abiotischer Ressourcen, wie z. B. Nährstoffe, Wasser, Licht u. a., begrenzt sein (Bawa 1980; Lee & Bazzaz 1982), andererseits durch den von seiten der Bestäuber begrenzten Pollenfluß (Bierzchudek 1981). Auch wenn keine detaillierten Untersuchungen über den Einfluß bestimmter abiotischer Faktoren auf den Fruchtansatz bei der Küchenschelle vorliegen, ist es sicher anzunehmen, daß den Bestäubern hier die größere Bedeutung zukommt. So führen auch Schemske et al. (1978), Macior (1975, 1978) und Lee & Bazzaz (1982) den geringeren Fruchtansatz von im zeitigen Frühjahr blühenden obligat allogamen Pflanzenarten auf die zu dieser Zeit noch in geringer Zahl fliegenden Bestäuber und den zu dieser Zeit stark wechselnden Witterungsbedingungen zurück.

Es stellt sich die Frage, ob die Menge des Fruchtausatzes einer Einzelblüte von *Pulsatilla vulgaris* mit dem Blühzeitbeginn korreliert (1) und mit der Anzahl der Besuche von apoiden Hymenopteren (2); dies soll im folgenden diskutiert werden.

Zu 1): Sowohl zwischen dem Zeitpunkt des Blühbeginns (a) als auch dem der Bestäubung (b) existiert keine signifikante Korrelation mit dem prozentualen Anteil des Fruchtausatzes einer Einzelblüte (a:  $y = 63,9 - 1,14x$ ,  $s^2 = 607,6$ ,  $r = 0,1882$ ;  $n = 28$ ; b:  $y = 87,5 - 2,69x$ ,  $s^2 = 583,8$ ,  $r = 0,3230$ ;  $n = 24$ ). Dieses Ergebnis zeigt, daß die Küchenschellen-Population des Untersuchungsgebietes in ihrer Blühphänologie zumindest in dem untersuchten Jahr gut an den vorhandenen Bestäuberkreis zeitlich angepaßt ist, denn bei allen Blüten war unabhängig von der Zeit ihres Blühbeginns ein hoher Fruchtausatz gewährleistet.

Wenn die Blühzeit auf den Zeitpunkt maximaler Bestäubungsrate und höchsten Fruchtausatzes adaptiert ist, müssen diejenigen Individuen, die im Blühmaximum blühen, den größten Fruchtausatz besitzen. Ist dies nicht der Fall, und der Fruchtausatz über die gesamte Blühzeit der Population gleich hoch, wie das Beispiel der untersuchten Küchenschellen-Population zeigt, so ist eine weitgehend gleichmäßige Synchronisation erreicht. Wenn früh und spät blühende Pflanzen einen reduzierten Fruchtausatz zeigen würden, wäre eine die Blühzeit stabilisierende Selektion zu vermuten; dies ist bei der untersuchten Küchenschellen-Population nicht der Fall (s. dazu auch PRIMACK 1980).

Zu 2): Der prozentuale Anteil des Fruchtausatzes korreliert mit der Anzahl der Besuche apoider Hymenopteren. Dies gilt sowohl unter Berücksichtigung der gesamten Blütenbesucherzahl als auch für die Anzahl der Besuche, die bis zum Zeitpunkt des Zusammenschlusses der Styli stattgefunden haben (Abb. 34, 35). Nur letzterer Fall sei im folgenden näher analysiert, da Besucher, die erst nach Griffelschluß die Blüten befliegen, kaum mehr eine Bedeutung als Bestäuber haben und damit den Fruchtausatz nicht mehr beeinflussen können.

Tabelle 7. Korrelation zwischen der Anzahl der Blütenbesuche (insgesamt und bis zum Zusammenschluß der Styli) einer Blüte durch *Lasioglossum lineare* und *Andrena bicolor* und ihrem Fruchtausatz.

KORRELATION:	
ANZAHL BLÜTENBESUCHE : FRUCHTANSATZ	
- LASIOGLOSSUM LINEARE :	$y = 56,27 + 0,91x$ ; $r = 0,5444$ ; $s^2 = 458,7$ ; $p < 0,01$ ; $n = 24$
- ANDRENA BICOLOR :	$y = 58,05 + 4,52x$ ; $r = 0,5261$ ; $s^2 = 441,4$ ; $p < 0,05$ ; $n = 21$
KORRELATION:	
ANZAHL BLÜTENBESUCHE BIS ZUSAMMENSCHLUSS STYLI: FRUCHTANSATZ	
- LASIOGLOSSUM LINEARE :	$y = 63,48 + 0,86x$ ; $r = 0,5774$ ; $s^2 = 283,0$ ; $p < 0,01$ ; $n = 19$
- ANDRENA BICOLOR :	$y = 59,10 + 6,52x$ ; $r = 0,7642$ ; $s^2 = 150,7$ ; $p < 0,01$ ; $n = 13$

In einem Bereich von 2–15 Blütenbesuchen variiert die Rate des Fruchtausatzes stark. Zwar können bereits 4 Blütenbesuche einen 100%igen Fruchtausatz bewirken, dennoch gab es auch ebenso viele Fälle, bei denen 6–9 Blütenbesuche zu einem 15–25%igen Fruchtausatz führten. Bei nur wenigen Besuchen ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß die einzelnen Bienen auch wenig Pollen übertragen. Mit zunehmender Anzahl von Besuchern wächst die Chance, daß unter ihnen besonders gut „beladene“ Individuen die Blüte befliegen. Auch führen wenige Besucher nur zu geringen Bewegungsaktivitäten im Blütenbereich, wobei nicht immer eine ausgiebige Berührung der Narben erreicht wird. Ab 20 Besuche ist ein über 90%iger Fruchtausatz mit Sicherheit immer gewährleistet. Auch bei einer Differenzierung nach den beiden häufigsten Bestäubern, *L. lineare* und *A. bicolor*, lassen sich für beide getrennt die gleichen Korrelationen feststellen. Mit einer zunehmenden Anzahl der Besuche einer Art nimmt der Fruchtausatz signifikant zu (Tab. 7).

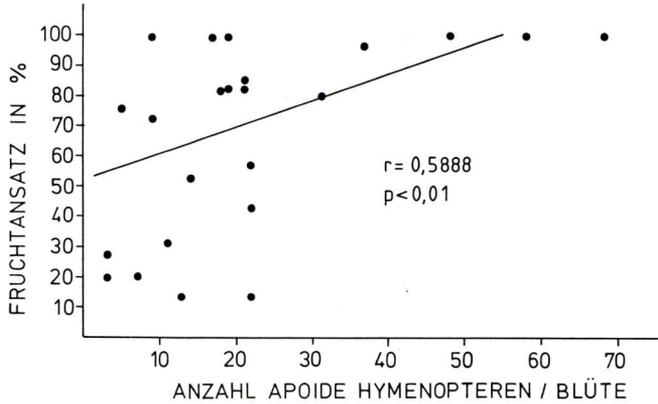


Abb. 34. Korrelation zwischen der Anzahl von Blütenbesuchen apoider Hymenopteren/Blüte und dem Fruchtansatz (in %) ( $y = 53,6 + 0,87 x$ ,  $s^2 = 425,8$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 24$ ).

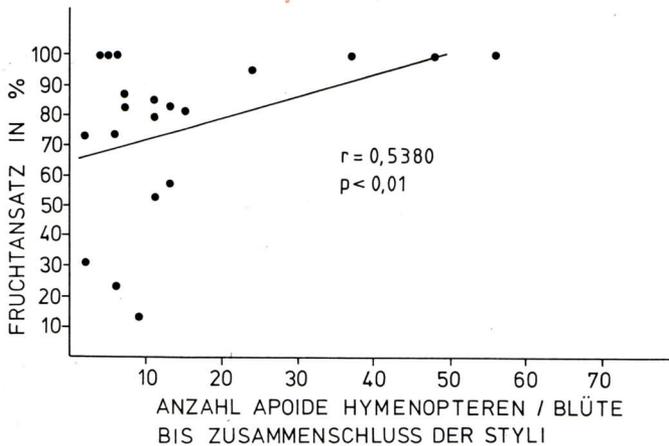


Abb. 35. Korrelation zwischen der Anzahl von Blütenbesuchen apoider Hymenopteren/Blüte bis zum Zeitpunkt des Zusammenschlusses der Styli und dem Fruchtansatz (in %) ( $y = 65,7 + 0,72 x$ ,  $s^2 = 308,4$ ,  $p < 0,01$ ;  $n = 20$ ).

Die Beobachtung von WELLS & BARLING (1971), daß sich im Zentrum des Gynoeceums häufig keine Samen befinden, kann bestätigt werden. Ein Grund liegt im Blütenbesuchsverhalten der Kleinbienen. Da sie mit ihren Hinterbeinen bevorzugt den äußeren Bereich der Narbengarbe berühren und dort auch mehr Pollen ablegen, ist an dieser Stelle der Fruchtansatz größer. Dasselbe Phänomen konnte auch an mehreren Blüten von *Potentilla tabernaemontani* im Untersuchungsgebiet beobachtet werden.

Die einzelnen Blüten unterscheiden sich deutlich in ihrem Fruchtansatz (Tab. 6). Folgende Faktoren wirken sich positiv auf den Fruchtansatz aus:

- a) günstige Witterungsbedingungen Mitte März;
- b) Anwesenheit bestimmter Bestäuber;
- c) große Abundanz der Bestäuber
- d) eine bestimmte Populationsgröße von *Pulsatilla vulgaris* und eine kleinräumige Verteilung der einzelnen Populationen.

Zu a): Es ist zu erwarten, daß sich Jahre mit recht unterschiedlichen Witterungsbedingungen zur Blühzeit von *Pulsatilla vulgaris* entsprechend auch auf den Umfang des Fruchtansatzes auswirken.

Während 1985 durchschnittlich frühjährliche Witterungsbedingungen zu einem Fruchtansatz von 73 % führten, lag er 1986, wo das Frühjahr besonders kalt und regnerisch war, nur bei 48 %. Dennoch war der Fruchtansatz auch in diesem extrem ungünstigen Jahr 1986 recht hoch, was darauf schließen läßt, daß die im Untersuchungsgebiet vorhandene Küchenschellen-Population und der dort vorkommende Bestäuberkreis ein gut aufeinander abgestimmtes System bilden.

Zu b) und c): Die Bestäubung der Küchenschelle wird im Untersuchungsgebiet „Kaiserstuhl“ durch *Lasioglossum lineare* gewährleistet. Folgende Eigenschaften des Bestäubers wirken sich positiv auf eine hohe Bestäubungsrate und auf einen großen Fruchtansatz aus:

1. Synchronisation der Populationsentwicklung von *L. lineare* mit der Blühzeit von *P. vulgaris*;
2. große Individuendichte des Bestäubers beruhend auf seiner sozialen Lebensweise;
3. hohe Blumenstetigkeit von *L. lineare* bedingt durch das noch geringe übrige Pflanzenangebot;
4. Nistplätze für den Bestäuber in unmittelbarer Umgebung;
5. durch die große Ortstreue von im Boden nistenden apoiden Hymenopteren (Nistplätze werden über viele Jahrzehnte beibehalten) eine über eine lange Zeit hin gewährleistete Präsenz eines zuverlässigen Bestäubers;
6. bestimmte morphologische (Behaarung, Haartyp u. a.) und verhaltensbiologische Anpassungen (Bewegungen auf der Staubblattgarbe, Festhalten mit den Hinterbeinen an den Styli).

Zu d): Die Küchenschellen-Population muß eine bestimmte Größe besitzen, um als ausreichender Pollenlieferant zur frühen Jahreszeit dienen zu können. Darüber hinaus darf sie jedoch auch nicht zu groß sein, da sonst die Bestäuber limitiert sein können und nicht alle Blüten bestäubt werden. An Standorten der Naturlandschaft, z. B. in der Steppenheide, kommen aufgrund der dort vorhandenen, kleinräumig wechselnden Standortsfaktoren große Populationen nicht vor; kleinere Populationen und nicht allzu große Abstände voneinander sind die Regel. Eine andere Situation ist unter bestimmten Voraussetzungen an Standorten der Kulturlandschaft gegeben, z. B. am „Strangenberg“ bei Westhalten (Elsaß), wo Tausende von Blüten vorhanden sind. Hier haben anthropozogene Faktoren, wie etwa die Beweidung solcher Flächen, eine besonders hohe Pflanzendichte gefördert.

Da der Flugradius von *L. lineare* nicht allzu groß ist, er dürfte im Untersuchungsgebiet 50 m um die Nistplätze kaum überschreiten, kann man davon ausgehen, daß die von den Arbeiterinnen besuchte Küchenschellen-Population die einzige ist, die sie im Gebiet in Nistnähe aufsuchen können. Dies bedeutet, daß hier eine Pollenübertragung nur innerhalb dieser Population stattfindet. An Standorten der Naturlandschaft ist eine Übertragung von Pollen zwischen Populationen möglich, jedoch auch dort schränkt der geringe Flugradius der Bestäuber eine weiträumige Pollenübertragung ein.

Untersuchungen von BEATTIE (1976) an *Viola*-Arten und PRICE & WASER (1979) an *Delphinium nelsonii* ergaben, daß der Pollenaustausch von Blüten nur über sehr kurze Distanzen stattfindet, in der Regel weniger als 10 m. WASER & PRICE (1983) und SCHEMSKE & PAUTLER (1984) konnten zeigen, daß ein bestimmter räumlicher Abstand zwischen Pollen-Donator und Akzeptor existieren muß, um einerseits einen größtmöglichen Fruchtansatz, andererseits eine besonders hohe „fitness“ der Nachkommen zu erreichen. Auf die Bedeutung eines bestimmten räumliche Abstandes, der in der Regel auch immer gleichzeitig ein „genetischer Abstand“ darstellt, weisen LEVIN (1981) und BANYARD & JAMES (1979) hin. Aber auch innerhalb einer Population können häufig nur bestimmte Pollenempfänger einen maximalen Fruchtansatz erreichen (GABRIEL 1967). Analoge Untersuchungen an der Küchenschelle stehen noch aus.

#### **14. Zur Bestäubungsstrategie unter besonderer Berücksichtigung blühphänologischer und populationsbiologisch-blütenökologischer Gesichtspunkte**

Im folgenden sollen die Besonderheiten der Blühphänologie von *Pulsatilla vulgaris* als einer frühblühenden Art mit hohen Risiken der Bestäubung unter populationsbiologisch-blütenökologischen Gesichtspunkten diskutiert werden. Folgende Merkmale kennzeichnen die Blühphänologie dieser Art (s. Kap. 4):

1. die sehr frühe Blühzeit;
2. die starke Witterungsabhängigkeit im Blühbeginn der Population;

3. die Bedeutung der 12°C-Temperaturgrenze bei der Knospenöffnung;
4. die Staffelung der Zeitpunkte der Öffnung der einzelnen Knospen, in der Mehrzahl auch bei solchen derselben Pflanze;
5. die längere Blühdauer früh erscheinender, die kürzere spät erscheinender Blüten;
6. die kurze Blühzeit der Gesamtpopulation;
7. die annähernd symmetrische Form der Phänologiekurve;
8. die jährliche Variation in der Blütenzahl.

Zu 1): die sehr frühe Blühzeit

Innerhalb des untersuchten Halbtrockenrasens ist *Pulsatilla vulgaris* mit Abstand die erste blühende entomogame Art (KRATOCHWIL 1984). Auch in der unmittelbaren Umgebung blühen zur selben Zeit nur wenige Arten, z. B. *Tussilago farfara*, *Stellaria media*, *Veronica persica*. Erst wenn das Blühmaximum der Küchenschelle bereits überschritten ist, beginnen *Salix caprea* in der Nähe am Rand einer Rebflur, im Halbtrockenrasen *Potentilla tabernaemontani* oder im Saum *Viola hirta* mit der Blüte. Es gibt 2 Denkmodelle, wie es zu diesem frühen Blühtermin bei *P. vulgaris* gekommen sein könnte:

a) Verlegen des Blühzeitpunktes auf einen besonders frühen Zeitpunkt im Jahr als selektiver Prozeß zur Konkurrenzverminderung bzw. -vermeidung um die Bestäuber anderer Pflanzenarten.

Zahlreiche Autoren (ROBERTSON 1895, 1924; BURKHILL 1897; LEVIN & ANDERSON 1970; MOSQUIN 1971; HEINRICH & RAVEN 1972; HEITHAUS 1974; POJAR 1974; READER 1975b, u. a.) vertreten die Ansicht, daß die Staffelung der Blühzeiten von Pflanzenarten gleichen Blühsyndroms dazu dient, die Konkurrenz um die Bestäuber unter ihnen möglichst gering zu halten. Ein solches „Blühzeit-Displacement“ führt einerseits zu einer Konzentration der Blütenbesucher auf einzelne oder wenige Pflanzenarten („exploitation competition“, ZIMMERMAN 1980), andererseits verringert es den intraspezifischen Pollenverlust und die Wahrscheinlichkeit, daß heterospezifischer Pollen auf die Narben gelangt („interference competition“, ZIMMERMAN 1980). Das Belegen der Narben mit artfremdem Pollen kann die Pollenschlauchbildung arteigenen Pollens erschweren und zu einer Verringerung des Fruchtansatzes führen (LEVIN & ANDERSON 1970; WASER 1978; BROWN & KODRIC-BROWN 1979).

*P. vulgaris* entgeht durch ihren frühen Blühtermin fast vollständig der Konkurrenz anderer entomophiler Pflanzenarten. Dennoch darf ein solcher Zeitpunkt im Frühjahr wegen noch geringer Zahl zur Verfügung stehender Bestäuber nicht zu früh „gewählt“ werden. In den gemäßigten Breiten sind extreme Frühblüher wie z. B. die nektarlose *Hepatica americana*, die bereits im Januar Blüten ausbilden kann, autogam (MOTTEN 1982).

b) der frühe Blühzeitpunkt als „phylogenetisches Erbe“ der stammesgeschichtlich älteren Gebirgssippen.

MOTTEN (1982) betont, daß für die Interpretation der Blühzeit einer Art die Stammesgeschichte der Gattung Berücksichtigung finden muß. Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei den *Pulsatilla*-Arten und deren phylogenetischer Verwandtschaft legt nahe, daß der frühe Blühtermin von *P. vulgaris* primär mit ihrer Abstammung von Gebirgssippen zusammenhängt.

AICHELE & SCHWEGLER (1957) und SCHARFETTER (1953) weisen darauf hin, daß die Vorfahren der Gattung *Pulsatilla* Gebirgspflanzen waren. Von den 5 Sektionen innerhalb der Gattung mit ihren etwa 30 Arten besitzen 3 Sektionen (*Preonanthus*, *Preonanthopsis*, *Iostemon*) nur Gebirgsarten; zu ihnen gehören auch die stammesgeschichtlich ursprünglichsten Vertreter. Auch die artenreiche Sektion *Pulsatilla* enthält zahlreiche alpine Arten. Aufgrund der kurzen Vegetationsperiode fällt die Blühzeit dieser alpinen Arten auf die Monate Juni bis Juli. Die terminale Blütenknospe wird noch im selben Jahr gebildet und hat im Herbst bereits eine Größe von etwa 2 cm; die Antheren und Styli erreichen schon eine Länge von 1–2 mm (HUMMEL 1943). Während des Winters ist die Knospe von schuppenförmigen Blättern umgeben. Nach der Schneeschmelze blühen die Pflanzen sofort, die Blattentwicklung geschieht entweder während oder nach dem Blühen.

Die Anpassung der stammesgeschichtlich älteren *Pulsatilla*-Arten an Standorte der alpinen Stufe könnte eine Präadaptation für einen Entwicklungsrhythmus gewesen sein, der ein Überleben an kontinentalen Trockenstandorten ermöglichte, denn analog zu den Verhältnissen im Gebirge ist auch die Vegetationsperiode im kontinentalen Bereich durch den kalten Winter und den heißen

Sommer auf eine nur kurze Zeitspanne in der ersten und zweiten Jahreshälfte eingengt. Alle Tieflandarten der Gattung *Pulsatilla* (im wesentlichen die Vertreter der Sektion *Pulsatilla* mit Ausnahme der Untersektion *Albanae*; s. AICHELE & SCHWEGLER 1957), stammesgeschichtlich jüngere Sippen, besiedeln ausschließlich Trockenstandorte und sind ausgesprochene Frühjahrsblüher (März, April). Ihr Entwicklungsrhythmus entspricht dem der Gebirgssippen. Der frühe Blühtermin, die kurze Entwicklungszeit, der Schutz der neuangelegten Knospen im Rhizom ermöglicht es den Arten, in kontinentalen Trockengebieten auch der Sommerdürre zu entgehen. So zeigen die ausgesprochenen Xerophyten unter den *Pulsatilla*-Arten (*P. vulgaris*, *P. grandis*, *P. halleri*, *P. patens*, *P. montana*, *P. pratensis*) eine deutliche Tunica-Bildung. Gelegentlich kann nach der Aestivation im Herbst nochmals eine Blüte entwickelt werden (z. B. für *P. grandis* im Oktober; ROSENKRANZ 1954). Bei diesen sog. „Sommerblüten“ handelt es sich um Blüten von terminalen Knospen, die im Frühjahr gebildet wurden, aber nicht bis zum nächsten Jahr überdauerten.

Modellartig können die Versuche von McMILLAN (1967) an Gramineen zeigen, daß ohne die Wirkung der Selektion allein eine Verpflanzung von Vertretern eines Klons einer Art 2800 m NN auf 160 m NN zu einer bis zu 10wöchigen Vorverlagerung des Blühtermins führen kann.

Zu 2) und 3): die starke Witterungsabhängigkeit im Blühbeginn der Population und die Bedeutung der 12°C-Temperaturgrenze bei der Knospenöffnung

Der Einfluß bestimmter Temperaturen und Temperatursummen auf den Blühbeginn von im Frühjahr blühenden Pflanzenarten wird durch zahlreiche Untersuchungen belegt (z. B. LINDSEY & NEWMAN 1956; JACKSON 1966; READER 1975 a). SCHEMSKE et al. (1978), die 7 verschiedene frühblühende Wald-Pflanzenarten in Illinois (USA) beobachteten, geben das Blühmaximum 17–20 d nach einer 5tägigen Periode wärmerer Temperaturen an. Bei der Küchenschelle liegen die Zeiträume kürzer, was seinen Grund in den gegenüber dem Waldinnenklima höheren Temperaturen an solchen Offenstandorten haben könnte.

Die an Waldstandorten vorkommende entomogame *Claytonia virginica* (*Portulacaceae*), die Ende März bis Anfang April in den östlichen USA und im südöstlichen Kanada blüht, besitzt mit 11°C eine der Küchenschelle recht ähnliche Temperaturgrenze für die beginnende Knospenöffnung (SCHEMSKE 1977), bei *Taraxacum* liegt sie nach JENNISKENS et al. (1984) an sonnigen Frühlingstagen zwischen 9 und 14°C.

Welche Gründe lassen sich anführen, warum gerade die 12°C-Temperaturgrenze bei *P. vulgaris* als Auslöser zur Knospenöffnung und Blütenentfaltung angesehen werden kann? Bei Temperaturen unter 13–16°C ist die Aktivität der apoiden Hymenopteren, die auch Bestäuber von *P. vulgaris* sind, bereits wesentlich eingeschränkt (LINSLEY 1958).

Die Temperaturgrenze liegt bei den im Frühjahr fliegenden Bienenarten bei 11–13°C, bei Dipteren z. T. noch darunter (HAESLER 1972; SCHEMSKE et al. 1978). Ausnahmen treten z. B. bei einigen Hummelarten auf, die noch bei 2–5°C an Blüten beobachtet werden konnten (REINIG 1970; HEINRICH & RAVEN 1972; HEINRICH 1975). In der Regel sammeln sie jedoch auch erst bei 10–13°C Pollen. Arten, die erst später im Jahr erscheinen, besitzen weitaus höhere Temperaturschwellen, ab welchen sie flugaktiv werden und Blüten besuchen können. Die von SCHEMSKE (1977) untersuchte *Claytonia virginica*, deren Blüten sich erst öffnen, wenn die Temperaturgrenze von 11°C überschritten ist, wird in der Regel von der oligolectischen Sandbiene *Andrena eriginae* bestäubt, deren Temperaturschwelle für das Einsetzen größerer Flugaktivität um 13°C liegt (SCHEMSKE et al. 1978).

Da Insekten auch sehr kurze Zeitspannen günstiger Witterungsbedingungen nutzen können, müssen solche nicht über den gesamten Blühzeitraum der Population vorhanden sein. Dies verdeutlicht auch das Ergebnis, daß Temperaturen von über 12°C an nur etwa der Hälfte aller Tage (15 d), solche über 15°C sogar an nur einem Drittel (9 d) erreicht wurden. Diese Temperaturen waren an jenen Tagen auch nur über kurze Zeitspannen vorhanden. Legt man den Zeitraum zugrunde, an dem 1985 die erste und die letzte Blüte der Population bestäubt wurden, so waren innerhalb dieser 13 d während der Öffnung der Blüten von 9.00 bis 15.00 Uhr an insgesamt 23 h Temperaturen von über 12°C, an 6,5 h Temperaturen über 15°C vorhanden. Zu einem Zeitpunkt, an dem die Hälfte aller Blüten der Population bereits bestäubt war, standen den Blütenbesuchern nur 8,5 h mit Temperaturen über 12°C zur Verfügung,

Temperaturen über 15 °C wurden in dieser Zeit überhaupt nicht überschritten. Im Falle der Küchenschelle liegt eine Synchronisation von Blühzeit und Blütenbesucher-Aktivität nur dann vor, wenn innerhalb der Gesamtblühzeit der Population eine genügend große Zeitspanne von Temperaturen über 12 °C vorhanden ist, die den Pflanzen eine Bestäubung (s. o.) ermöglicht.

Zu 4): die Staffelung der Zeitpunkte der Öffnung der einzelnen Knospen

Die Staffelung im Blühbeginn einzelner Blüten belegt eine Intrapopulationsvariabilität in der Reaktion auf einen bestimmten Zeitgeber. Sehr wahrscheinlich unterscheiden sich die einzelnen Blüten in der Höhe bestimmter Wärmesummen, die eine Blütenöffnung induzieren. Blüten, die sich innerhalb der Population früh öffnen, blühen zunächst mit wenigen, dann mit vielen anderen Blüten synchron, Blüten, die sich erst spät innerhalb der Populationentwicklung öffnen, nur synchron mit anderen Blüten. Dies ist nur deshalb möglich, da früh sich öffnende Blüten älter werden als spät erscheinende. Innerhalb der Population nimmt somit der Anteil synchron blühender Blüten im Laufe der Zeit kontinuierlich zu. Er erreicht etwa im letzten Viertel der Gesamtentwicklung der Population sein Maximum.

Über die Frage, ob es für eine Pflanzenpopulation günstiger ist, wenn die einzelnen Blüten möglichst synchron blühen oder eine zeitliche Staffelung vorhanden ist, liegen bisher nach der Literatur recht unterschiedliche Ergebnisse vor: Während AUGSPURGER (1980) an *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) experimentell zeigen konnte, daß synchrones Blühen die Blütenbesucher-Zahl erhöht und einen größeren Fruchtansatz bewirkt, deuten die Ergebnisse z. B. von ZIMMERMAN (1980) in die entgegengesetzte Richtung: je größer die Blütendichte von *Polemonium foliosissimum* (Polemoniaceae), desto geringer die Blütenbesucher-Zahl der Einzelblüte und damit auch der Fruchtansatz. Diese unterschiedlichen Ergebnisse zeigen verschiedene Populationsstrategien auf, die bei verschiedenen Umweltbedingungen einen unterschiedlichen Selektionswert besitzen: Eine hohe Zahl synchron blühender Pflanzen scheint dort selektiv begünstigt zu sein, wo eine Umwelt mit einem hohen Reichtum von „opportunistischen“ Bestäubern existiert (AUGSPURGER 1980), die darüber hinaus auch ein größeres Sammelgebiet benötigen. Ein synchrones Blühen erhöht dabei die Anzahl miteinander in Genaustausch tretender Individuen (AUGSPURGER 1981). Eine zeitliche Staffelung der Blühfolge der Einzelblüten hingegen charakterisiert häufig eine Umwelt mit stärker an die Pflanzenart angepaßten und in der Regel spezialisierten Bestäubern mit einem oft auch kleinen Sammelgebiet. In Tab. 8 sind bestimmte Vor- und Nachteile beider Strategien einander gegenübergestellt.

Eine Staffelung der Blühzeiten der Individuen einer Population hat für sie bestimmte bestäubungsbiologische und genetische Konsequenzen. Sie kann dann von Vorteil sein, wenn eine Bestäubung mit Unsicherheiten verbunden ist (RATHCKE & LACEY 1985). Durch eine Streuung der Blühzeiten wird das Risiko einer nicht vollständigen Synchronisation mit den Bestäubern verringert. Asynchronie in den Blühzeiten der Pflanzen einer Population reduziert aber auch den intraspezifischen Wettbewerb der pflanzlichen Individuen um die Bestäuber (BAWA 1977) und erreicht eine Konkurrenzverminderung der Narben der einzelnen Blüten um die vorhandenen Pollenmengen. Auch fördert die Asynchronie durch ein zeitlich limitiertes Pollen- und/oder Nektarangebot den häufigen Wechsel der Besucher zwischen den Blüten (PRIMACK 1980). Da jedoch immer nur wenige andere Blüten vorhanden sind, ist die Panmixie innerhalb der Population eingeschränkt.

Da mit der zunehmenden blühphänologischen Entwicklung der Küchenschellen-Population zum Ende hin eine größere Anzahl unterschiedlicher Pollenspender zur Verfügung steht, sollten Blüten, die zu einem späteren Zeitpunkt erscheinen und reife Narben besitzen, auch eine größere Variabilität von genetisch unterschiedlichem Pollen erhalten, als solche, die früh blühen. Die Proterogynie wirkt bei spätblühenden Pflanzen diesem Prozeß entgegen. Bei Arten mit Proterogynie, aber auch solchen mit Proterandrie, ist eine Staffelung der Blühzeiten der Einzelpflanzen bzw. Blüten unbedingt notwendig, da ein synchrones Blühen die Bestäubungswahrscheinlichkeit herabsetzen würde. Der recht hohen genetischen Variabilität der Nachkommen spät erscheinender Blüten steht eine geringe Variabilität früh erscheinender Blüten gegenüber. Dies hat zur Folge, daß eine gerichtete Selektion auf frühblühende Individuen durch die bereits geringe Variabilität des Pollenflusses bei frühblühenden Individuen leichter möglich wird. Die Proterogynie verstärkt hier diesen Prozeß noch. Je früher Bestäuber für die Population zur Verfügung stehen, desto schneller reagiert die Population mit einer Förderung frühblühender Nachkommen.

Tabelle 8. Vor- und Nachteile von asynchronem und synchronem Blühen von Einzelblüten einer Population.

ASYNCHRONES Blühen der Einzelblüten innerhalb einer Population	
<u>Charakteristisch für:</u>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Pflanzenarten mit einem oft spezifischen Blütenbesucher-Kreis;</li> <li>- Pflanzenarten, deren Blütenbesucher geringe Populationsgrößen und kleine Fluggebiete haben.</li> </ul>
<u>Vorteile:</u>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Streuung des Risikos einer ausbleibenden Bestäubung bei nicht vollständiger Synchronisation mit den Bestäubern;</li> <li>- Konkurrenzverminderung der Narben um die zur Verfügung stehenden Pollenmengen;</li> <li>- Verteilung des Pollens auf zwar wenige, aber blühphänologisch unterschiedlich reagierende Blüten;</li> <li>- häufiger Wechsel der Blütenbesucher durch ein stärker zeitlich limitiertes Nahrungsangebot;</li> <li>- schnelle Förderung einzelner selektionsbevorzugter phänologischer Reaktionstypen.</li> </ul>
<u>Nachteile:</u>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Einschränkung der Panmixie, da nur ein Teil der Population jeweils in Blüte ist;</li> <li>- geringere genetische Variabilität der Nachkommen;</li> <li>- geringere Attraktivität der Population für Blütenbesucher, da immer nur wenige Blüten synchron vorhanden sind.</li> </ul>
SYNCHRONES Blühen der Einzelblüten einer Population	
<u>Charakteristisch für:</u>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Pflanzenarten mit einem unspezifischen Blütenbesucher-Kreis;</li> <li>- Pflanzenarten, deren Blütenbesucher höhere Populationsgrößen und große Fluggebiete haben.</li> </ul>
<u>Vorteile:</u>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- hohes Maß an Panmixie möglich;</li> <li>- hohe genetische Variabilität der Nachkommen;</li> <li>- hohe Blütenbesucher-Attraktivität, da viele Blüten synchron vorhanden sind ("mass flowering").</li> </ul>
<u>Nachteile:</u>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- höheres Bestäubungsrisiko;</li> <li>- Gesamt-Blühzeit der Population kurz;</li> <li>- höheres Nahrungsangebot führt häufig nur zu einem kleinräumigen Wechsel der Blütenbesucher von Blüte zu Blüte, dadurch Einschränkung der Panmixie möglich (Ausgleich in der Regel durch Verringerung des Nektarangebotes);</li> <li>- durch stabilisierende Selektion der phänologischen Reaktionstypen nur geringe Flexibilität, den Blühzeitpunkt zu verändern.</li> </ul>

Die genetische Variabilität einzelner Pflanzen kann in bezug auf die Blühzeit in einer Population aber auch zwischen Populationen recht hoch sein, wie Untersuchungen an Wildpopulationen von *Melandrium album* und *M. rubrum* zeigen (LAWRENCE 1963). Auch sind früh- und spätblühende Genotypen in einzelnen Populationen nachgewiesen (WESTERMAN 1971; MCINTYRE & BEST 1975), wobei es sich bei den Nachkommen frühblühender Genotypen immer wieder um Frühblüher, bei denen spätblühender um Spät- und Frühblüher handelte (BEST & MCINTYRE 1972, nach Untersuchungen an *Thlaspi arvense*).

HUMMEL (1943), der die Nachkommen von Küchenschellen-Pflanzen blühphänologisch untersuchte, konnte zeigen, daß im Mittel die Nachkommen einer Pflanze gleichzeitig wieder mit dieser aufblühen. Dennoch gab es auch immer wieder Pflanzen, bei denen dies nicht der Fall war. Nach den Ergebnissen von BEST & MCINTYRE (1972) (s. o.) ist auch für *P. vulgaris* anzunehmen, daß sich die Nachkommen frühblühender Genotypen anders verhalten als die der spätblühenden. HUMMEL (1943) hat solche Zusammenhänge nicht berücksichtigt.

Schwierig wird die Interpretation der Ergebnisse dann, wenn einzelne Individuen hinsichtlich ihres Blühzeitpunktes von Jahr zu Jahr so stark variieren, daß sich auch die jährliche Staffelung der Blühtermine der einzelnen Pflanzen immer wieder verändern. Die Möglichkeit einer sich unterschiedlich auswirkenden Temperaturmodifikation ist nach den Experimenten von MCMILLAN & PAGEL (1958) mit zu berücksichtigen: kühle Temperaturen verlängerten die

Knospenöffnung wirksamer bei spätblühenden Klonen als bei frühblühenden (Untersuchungen an *Symphoricarpos occidentalis*, *Caprifoliaceae*).

Ein und dieselbe Küchenschellen-Pflanze kann nun dadurch, daß sie früh und spät erscheinende Blüten ausbildet, 2 Strategien in sich vereinen:

1. Förderung frühblühender Nachkommen,
2. Erhaltung hoher genetischer Variabilität.

Eine Staffelung der Blühzeiten ein und derselben Pflanze ist jedoch nur dann genetisch sinnvoll, wenn Geitonogamie verhindert wird. Hierfür sorgt im Falle der Küchenschelle u. a. die Proterogynie. Schwierig ist die Beantwortung der Frage, wie es möglich sein kann, daß bei einem Individuum, dessen Blühzeit das Ergebnis selektiver Prozesse ist, innerhalb der gebildeten Blüten trotz gleicher genetischer Basis unterschiedliche Zeiten im Blühbeginn auftreten können. Denkbar wäre eine zusätzliche altersbedingte Variation, da mit dem Alter der Pflanze die Anzahl der gebildeten Blüten ebenfalls zunehmen kann. Eine Überprüfung solcher möglichen Zusammenhänge steht noch aus. HUMMEL (1943) wies jedoch darauf hin, daß die terminale Knospe der Küchenschelle, die den Hauptsproß abschließt, immer größer ist als die Seitenknospen und gegenüber diesen früher aufblüht.

Das Phänomen, daß Blüten, die im Frühjahr früh innerhalb der Population erscheinen, eine wesentlich längere Blühdauer besitzen als später erscheinende, wird durch zahlreiche Untersuchungen an anderen Frühjahrsblühern belegt. Als Ursache sind die unterschiedlichen Temperaturen und ihre verzögernde bzw. beschleunigende Wirkung auf die Anthese anzusehen (SCHEMSKE 1977; MACIOR 1978; MOTTEN 1982, 1983). Wie stark temperaturabhängig die Blühdauer einzelner Blüten bzw. Blütenstände ist, zeigen auch Experimente von JENNISKENS et al. (1984) an *Taraxacum*.

In der Literatur werden zahlreiche Beispiele angeführt, wo bei einzelnen Pflanzenarten der Zeitpunkt der Bestäubung die Blühdauer der Einzelblüte beeinflußt (KERNER 1891; SCHEMSKE et al. 1978; MOTTEN 1982; NILSSON 1983; KAY et al. 1984). Im folgenden soll die Frage diskutiert werden, warum Küchenschellen-Blüten, auch wenn sie bereits bestäubt sind und keinen Pollen mehr besitzen, nicht sofort welken. Erstaunlicherweise erhalten diese Blüten auch häufig noch Blütenbesuche. Denkbar wäre, daß solche Blüten auf weitere Entfernungen noch eine wichtige „Anlockfunktion“ besitzen. Diese Maßnahme ist besonders für solche Arten sinnvoll, die nur kleine Populationen an den natürlichen Standorten ausbilden oder wo durch die Staffelung im Blühbeginn der Einzelblüten die Zahl synchron vorkommender Blüten reduziert ist. Es ist anzunehmen, daß eine solche auch nach einer Bestäubung noch anhaltende Anthese erst eine sekundär entstandene Anpassung darstellt, der besonders unter den erwähnten populationsbiologischen Gesichtspunkten eine Bedeutung zukommt.

Zu 6): die kurze Blühzeit der Gesamtpopulation

Die Blühdauer der Population einer Pflanzenart, aber auch die der Einzelblüte steht in direkter Korrelation zu ihrer Bestäubungswahrscheinlichkeit. Je größer diese ist, um so kürzer fällt die Blühdauer aus (KRATOCHWIL 1984). Die Bestäubungswahrscheinlichkeit ist wiederum abhängig von der Anzahl und von der Qualität der zur Verfügung stehenden Bestäuber und der Anzahl der zum selben Zeitpunkt blühenden Pflanzenarten gleichen oder ähnlichen Blühsyndroms. Je geringer die Anzahl der um den gleichen Blütenbesucher-Kreis konkurrierenden Pflanzenarten ist und je spezifischer und häufiger die Blütenbesucher einer Pflanzenart sind, desto kürzer darf die Blühdauer einer Population sein. Die zur Blühzeit der Küchenschelle fast völlig fehlende Konkurrenz durch andere Pflanzenarten und ihr spezifischer Blütenbesucher-Kreis ermöglichen eine kurze Gesamtblühdauer der Population. Einen Vergleich mit 71 anderen Pflanzenarten des Untersuchungsgebietes zeigt Abb. 7.

Zu 7): die annähernd symmetrische Form der Phänologiekurve

Die Form von Blütenphänologie-Kurven kann unter gewissen Voraussetzungen die Wettbewerbssituation der betreffenden Pflanzenart um die Bestäuber widerspiegeln (THOMSON 1980).

Zahlreiche Phänologiekurven zeigen eine asymmetrische Form mit einem in der ersten Hälfte der Phänophase liegenden Gipfel. Allein  $\frac{2}{3}$  der 70 im Untersuchungsgebiet blühphänologisch erfaßten Pflanzenarten besitzt einen solchen Kurvenverlauf (KRATOCHWIL 1984). Der Grund dieser phänologischen Erscheinung wird darin gesehen, daß Pflanzenarten, die den Bestäuberkreis einer in der Blütezeit vorangegangenen Pflanzenart übernehmen wollen, dies nur dann erreichen können, wenn sie sofort eine hohe Blütenzahl entwickeln (THOMSON 1980). Voraussetzung ist, daß sich die Blütezeiten beider Arten überlappen. Dies ist jedoch nur notwendig für Arten, die sich in Grenzen in ihrer Blütenmorphologie unterscheiden, nicht für solche, die ein völlig konvergentes Blühsyndrom entwickelt haben (HEINRICH 1975). Für eine Art, die gleich zu Beginn des Jahres blüht, ist diese Situation nicht gegeben. Die Selektion stabilisiert auf einen weitgehend symmetrischen Verlauf in der Blütenentwicklung; dies belegen auch die Phänologie-Kurven von zeitig im Frühjahr blühenden Waldpflanzen (SCHEMSKE et al. 1978).

Zu 8): die jährliche Variation der Blütenzahl

Ähnliche, z. T. beträchtliche jährliche Schwankungen in der Blütenzahl, wie sie bei der untersuchten Küchenschellen-Population, aber auch andernorts (WELLS & BARLING 1971) auftraten, sind bei zahlreichen anderen Pflanzenarten ebenfalls häufig beobachtet worden (z. B. TAMM 1948, 1956, 1972 a, b; SARUKHAN 1974; SCHEMSKE 1977, 1978). Nach TEPEDINO & STANTON (1980) ist die jährliche Blütenzahl-Variation bei Pflanzenarten eher die Regel als die Ausnahme. Frühblüher unterscheiden sich dabei nicht signifikant von Spätblühern (TEPEDINO & STANTON l. c.).

Welcher Faktor für die variierende Blütenzahl bei *P. vulgaris* im Untersuchungsgebiet verantwortlich ist, kann nicht beantwortet werden. Als mitentscheidend wird nach den Untersuchungen in Großbritannien (WELLS & BARLING l. c.) die Konkurrenz mit anderen Pflanzen und dabei besonders die Beschattung durch höhere Gräser angesehen. Hierdurch wird die für eine Blütenbildung notwendige photoperiodische Induktion wahrscheinlich verhindert. Ab einer Grashöhe von 10–15 cm nimmt die Anzahl blühender Pflanzen rapid ab (WELLS & BARLING l. c.). Auch nach KAPPAN (1957) bleiben Pflanzen an Standorten geringerer Lichtintensität stets steril; als Grenze für ein normales Fruchten und Gedeihen gibt sie den 10. Teil der vollen Lichtintensität an. WELLS & BARLING (l. c.) weisen auch darauf hin, daß durch Tritt die Bildung von Seitenknospen induziert werden kann.

In Großbritannien war bereits 3 Jahre nach Aufhören der Beweidung der Prozentsatz blühender Pflanzen von 65 auf 9% zurückgegangen. Die Verhältnisse in Großbritannien, wo die Küchenschellen auf beweideten Trockenrasen vorkommen und ihre Häufigkeit und Blütendichte sehr von der Weideintensität abhängt, sind nicht vergleichbar mit denen im Kaiserstuhl. Hier wachsen sie bevorzugt im Xerobrometum sanguisorbetosum und im Mesobrometum globularietosum, welches – wenn überhaupt – nur in Abständen gemäht, jedoch nie beweidet wird. Schaf-beweidete Halbtrockenrasen (*Gentiano verna*-Brometum) mit reichhaltigen *Pulsatilla*-Vorkommen finden sich z. B. in der Schwäbischen Alb. Das Mesobrometum globularietosum ist im Kaiserstuhl und andernorts sehr lückig und auch bei Ausbleiben der Mahd verändert sich die Vegetation qualitativ und quantitativ nur sehr langsam.

Nach den Ergebnissen von 4 Jahren fällt auf, daß mit späterem Blühtermin der Population die Anzahl der gebildeten Blüten zunimmt.

## 15. Arealgeographische, floren- und faunengeschichtliche Aspekte

Die Sippen der Subsektion *Vulgares*, die heute Mitteleuropa bewohnen, sind aus östlichen und westlichen Gebieten nacheiszeitlich eingewandert.

Nach ZIMMERMANN (1952) hat sich die *Vulgares*-Gruppe im südöstlichen Teil Europas herausgebildet. Als Ursprungsraum sieht er das Gebiet Niederösterreich/Ungarn an. Ein entscheidender Schritt war die Verdoppelung der Chromosomenzahl. WINKLER (1962) nimmt an, daß es im Norden der jugoslawischen Gebirge, im illyrisch-pannonischen Raum, voreiszeitlich zu dieser Polyploidisierung gekommen ist. Auf die Entstehungsgeschichte von *P. vulgaris* und *P. grandis* (tetraploide West- und Ostform) weist u. a. VOELTER-HEDKE (1955) hin. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß *P. grandis* noch heute im pannonischen Becken vorkommt, das von der Vereisung nicht erfaßt wurde und während der Eiszeit einen wichtigen Refugialraum darstellte. Nach der Eiszeit erfolgte eine

Ausbreitung dieser *grandis*-ähnlichen Pulsatillen nach Westen. Ferner war an der Bildung von *P. vulgaris* die von Westen einströmende *P. rubra* beteiligt. Diese Art ist nach VOELTER-HEDKE (1955) wahrscheinlich erst postglazial durch Verdoppelung der Chromosomenzahl aus *P. montana* entstanden. So wird *P. vulgaris* als ein einseitiger Bastard von einer *grandis*-ähnlichen „Ur-Pulsatilla“ mit der postglazial entstandenen *P. rubra* betrachtet.

Trotz weiterer Sippenentfaltung und großer Arealerweiterung im Postglazial spiegeln sich bei vielen dieser Sippen auch heute noch die Verhältnisse ihrer kontinentalen Urheimat wider, dies auch in blütenökologischer Hinsicht: Eine Fremdbestäubung und eine sehr frühe Blühzeit sind im kontinentalen Bereich aufgrund der dort besonders hohen Bienendiversität im Frühjahr gut miteinander vereinbar.

Im Kaiserstuhl ist nach den vorliegenden Untersuchungen eine subkontinentale Bienenart (*Lasioglossum lineare*) der Hauptbestäuber. Sie kann gleichzeitig auch dem ursprünglichen Lebensraum von *P. vulgaris* s. l. zugeordnet werden. Auf elsässischer Seite, am Ostrand der Vogesen, ist hingegen die submediterran-subkontinental verbreitete Art *Lasioglossum malachurum* nach den vorliegenden Beobachtungen der Hauptbestäuber. Zwar kommt *L. lineare* hier auch vor, diese Art erreicht jedoch nicht die hohen Individuenzahlen von *L. malachurum*. Arealgeographisch unterscheiden sich beide darin, daß *L. malachurum* im südlichen Europa auch im westmediterranen Raum verbreitet ist, *L. lineare* nur in der Ostmediterraneis vorkommt. Es ist wahrscheinlich, daß die nacheiszeitliche Wiederbesiedlung Mitteleuropas von *L. malachurum* u. a. aus Eiszeitrefugien des westmediterranen, die von *L. lineare* aus solchen des kontinentalen und ostmediterranen Raumes erfolgte.

Außerhalb des Hauptverbreitungsgebietes von *P. vulgaris* nehmen auch weniger spezialisierte und auch anderen Faunenelementen zugehörige Arten, soweit es möglich ist, die Bestäubungsfunktion war, im Kaiserstuhl z. B. *Andrena bicolor*. In größerem Umfang gilt dies z. B. auch für die Vorkommen von *P. vulgaris* in Großbritannien. Hier fehlen subkontinental verbreitete Bestäuber völlig (s. Angaben von WELLS & BARLING 1971 und Tab. 5).

Obwohl die Küchenschellen-Blüte einen einfachen Blumentyp besitzt, ist sie, wie in dieser Untersuchung gezeigt werden konnte, auf einen bestimmten Blütenbesucher-Kreis angewiesen, dessen Hauptverbreitung im (sub)kontinentalen Raum liegt. Der Zusammenhang, der sich aus den Untersuchungen im Kaiserstuhl ergibt, ist nur unter Berücksichtigung der postglazialen Floren- und Faunengeschichte Mitteleuropas zu verstehen.

### Zusammenfassung

Die entomogame Küchenschelle (*Pulsatilla vulgaris*) besitzt zahlreiche Anpassungen, um als besonders früh im Jahr blühende Art eine Fremdbestäubung zu sichern. Zur näheren Charakterisierung der Bestäubungsstrategie wurden 4jährige Untersuchungen an Populationen im Kaiserstuhl (BRD) durchgeführt, wobei auch individuell markierte Blüten über ihre gesamte Blühzeit beobachtet wurden. Die Analyse umfaßt neben der Blütenmorphologie u. a. tageszeitliche Öffnungs- und Schließbewegungen über die gesamte Anthese, Zeitpunkte der Staubblattöffnung und Aufnahmebereitschaft der Narben, die dargebotene Pollenmenge und das Pollen-Keimverhalten. Alle untersuchten Merkmale werden in Hinblick auf die Bedeutung für die Blütenbesucher diskutiert. Der Blütenbesucher-Anflug über die gesamte Anthese der einzelnen Blüten, das Verhalten der Insekten auf der Blüte, der Zeitpunkt der Bestäubung und der Fruchtansatz werden erfaßt.

Die vorherrschenden Temperaturbedingungen beeinflussen zahlreiche Prozesse im Blütenbereich. Eine große Bedeutung kommt im Untersuchungsgebiet der 12°C-Temperaturgrenze zu; sie beeinflusst die Knospenöffnung, das tägliche Einsetzen der Öffnungs- und Schließbewegungen der Perigonblätter sowie das Aufplatzen der Antheren. Mit ihrem Überschreiten setzt auch die Aktivität der Blütenbesucher, im wesentlichen Bienen (*Andrenidae*, *Halictidae*) ein. Blüten, die sehr früh innerhalb der Population erscheinen, werden älter als solche, die erst spät aufblühen; hierdurch nimmt der Anteil synchron blühender Pflanzen innerhalb der Entwicklung der Population zu. Die hieraus resultierenden populationsbiologischen Konsequenzen werden diskutiert. Einen besonderen Einfluß auf die Blütenform, die Öffnungs- und Schließbewegungen des Perigoms, die Zugänglichkeit bestimmter Bereiche der Blüte für die Blütenbesucher und die Wahrscheinlichkeit, daß Insekten Narben berühren, hat das Involucrum. Mit zunehmender Verlängerung des Blütenstiels nimmt die Bedeutung des Involucrums ab. Die Staubblätter zeigen innerhalb der Staubblattgarbe von oben nach unten eine abnehmende Pollenkornzahl. Ihre Öffnung innerhalb der Anthese ist zeitlich gestaffelt; die Bedeutung dieser Anpassung für Blüte, Population und Blütenbesucher wird aufgezeigt.

Insgesamt wurden, basierend auf den Untersuchungen an mehreren Lokalitäten des südwestlichen Raumes der BRD, 37 apoide Hymenopteren-Arten als Besucher von *P. vulgaris* festgestellt, von denen im Untersuchungsgebiet „Kaiserstuhl“ (2 Lokalitäten) jedoch nur *Lasioglossum lineare* (SCHCK.) (*Halictidae*), in geringerem Umfang auch *Andrena bicolor* (FABR.) (*Andrenidae*) als Bestäuber dienen. Alle anderen Besucher unter den apoiden Hymenopteren (21 %) treten an der Küchenschelle nur in Jahren häufiger auf, in denen die Blühzeit aufgrund der Witterung später liegt. Andere Insektengruppen (z. B. *Diptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera* non *Apoidea*) haben als Bestäuber keine Bedeutung. Der Untersuchung liegen insgesamt 1138 Blütenbesuchsbeobachtungen zugrunde. Das Verhalten von *Lasioglossum lineare* und *Andrena bicolor* (z. B. Annäherung an die Blüte, Landeverhalten, Pollensammeln, Besuch der Nektarien, tageszeitliche Präferenzen im Blütenbesuch) wird näher analysiert.

Die Anzahl der Blütenbesucher pro Blüte, der Zeitpunkt der Bestäubung, der jeweilige Fruchtansatz u. a. werden miteinander in Beziehung gesetzt. Es zeigt sich, daß die untersuchte Population, obwohl nur wenige Stunden günstige Witterungsbedingungen zur Blühzeit zur Verfügung stehen, in Durchschnittsjahren einen hohen Fruchtansatz von über 70 % besitzt. Die Höhe des Fruchtansatzes ist unabhängig vom Zeitpunkt des Erscheinens der Blüte innerhalb der Population gleich hoch. Der Hauptbestäuber *Lasioglossum lineare*, der als soziale Art sich im Blütenbesuch euryanth verhält, zeigt zahlreiche Anpassungen, die eine Bestäubung von *P. vulgaris* im Gebiet gewährleisten. Als mitentscheidend ist seine (sub)kontinentale Herkunft anzusehen; dieser Art dürfte auch an den ursprünglichen Standorten von *P. vulgaris* s. l. eine große Bedeutung zukommen. Beide, *P. vulgaris* s. l. und *L. lineare*, gehören demselben Geoelement an. In Westhalten (Elsaß) ist, abgesehen von *Apis mellifera* L. in einzelnen Jahren, *Lasioglossum malachurum* (K.) der Hauptbestäuber. *L. lineare* und *A. bicolor* erreichen dort nur geringe Individuenzahlen. Diese Unterschiede werden unter arealgeographischen und floren- und faunengeschichtlichen Gesichtspunkten diskutiert. *L. malachurum* besitzt eine submediterrane/subkontinentale Verbreitung.

### Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. G. OSCHKE (Zoologisches Institut Freiburg), Frau Prof. Dr. O. WILMANN (Biologisches Institut II/Geobotanik), Herrn Prof. Dr. D. VOGELLEHNER (Biologisches Institut II/Botanischer Garten Freiburg) und Herrn Dipl.-Biol. K. LUNAU (Zoologisches Institut Freiburg) für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Die Überprüfung einzelner apoider Hymenopteren übernahm Herr Dr. P. WESTRICH (Tübingen), die einzelner Syrphiden Herr U. SCHMID (Wannweil); die Determination der Tachiniden erfolgte durch Herrn Dr. P. TSCHORSNIG (Stuttgart), die der Formiciden durch Herrn K.-F. RAQUÉ (Heidelberg); ihnen allen sei für die Hilfe herzlich gedankt.

Mein Dank gilt auch Herrn TH. ESCHKE (Freiburg), der freundlicherweise die Anfertigung der REM-Aufnahmen übernahm.

Das Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg, Stuttgart, unterstützte die Untersuchung durch Gewährung eines Fahrtkostenzuschusses; die Deutsche Forschungsgemeinschaft förderte durch Bewilligung eines Forschungsstipendiums die Auswertung der Geländeuntersuchungen.

### Literatur

- AERTS, W. (1949): Die Bienenfauna der Kölner Bucht. *Wiss. Mitt. Ver. Nat. Heimatkd. Köln* 2 (1): 3–35.  
 – (1960): Die Bienenfauna des Rheinlandes. *Decheniana* 112: 181–208.  
 AICHELE, D., & SCHWEGLER, H. W. (1957): Die Taxonomie der Gattung *Pulsatilla*. *Feddes Repert.* 60 (1–3): 1–230.  
 ALFKEN, J. D. (1912): Die Bienenfauna von Bremen. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 22: 1–220.  
 AUGSPURGER, C. K. (1980): Massflowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475–488.  
 – (1981): Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinator and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775–788.  
 BALLES, L. (1927): Beiträge zur Kenntnis der Hymenopterenfauna Badens. 3. Beitrag zur Kenntnis der badischen Bienen. *Mitt. bad. Landesver. Naturk., Freiburg N. F.* 2 (4): 161–198.  
 BANYARD, B. J., & JAMES, S. H. (1979): Biosystematic studies in the *Styloidium crassifolium* species complex (*Styliadiaceae*). *Aust. J. Bot.* 27: 27–37.  
 BAWA, K. S. (1977): The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* RADLK. (*Sapindaceae*). *Evolution* 31: 56–63.  
 – (1980): Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15–39.  
 BEATTIE, A. J. (1976): Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. *Oecologia* [Berlin (West)] 25: 291–300.  
 BEST, K. F., & MCINTYRE, G. I. (1972): Studies on the flowering of *Thlaspi arvense* L. I. The influence of some environmental and genetic factors. *Bot. Gaz.* 133: 454–459.

- BEYER, H. C. (1888): Die spontanen Bewegungen der Staubgefäße und Stempel. Wiss. Beil. Prog. Gymn. Wehlau.
- BIERZYCHUDEK, P. (1981): Pollinator limitation of plant reproductive effort. Amer. Nat. **117**: 838–840.
- BISCHOFF, H. (1927): Biologie der Hymenopteren. Berlin.
- BÖCHER, T. W. (1954): Natural populations of *Pulsatilla* in Zealand. Bot. Tidsskr. **51**: 33–47.
- BÖHNER, P. (1932): Zum Problem der thermonastischen Bewegungen der Tulpenblüte. Ber. dtsh. bot. Ges. **50**: 188–197.
- (1933): Über die thermonastischen Blütenbewegungen bei der Tulpe. Z. Bot. **26**: 65–106.
- (1934): Zur Thermonastie der Tulpenblüte. Ber. dtsh. bot. Ges. **52**: 336–347.
- BRAUNER, L., & BUKATSCH, F. (1964): Das kleine physiologische Praktikum. 7. Aufl. Stuttgart.
- & RAUH, W. (1966): Versuche zur Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Pflanzenphysiologische Praktika Bd. III. Berlin u. a.
- BROWN, J., & KODRIC-BROWN, A. (1979): Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. Ecology **60**: 1022–1035.
- BÜNNING, E. (1953): Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 3. Aufl. Berlin u. a.
- BURKHILL, I. H. (1897): Fertilization of spring flowers on the Yorkshire coast. J. Bot. Brit. Foreign **35**: 92–99, 138–145, 184–189.
- CROMBIE, W. M. L. (1962): Thermonasty. In: RUHLAND (ed.): Handbuch der Pflanzenphysiologie **17** (2): 15–28.
- DARLINGTON, C. D., & LACOUR, L. F. (1960): The Handling of Chromosomes. London.
- DAUMANN, E. (1963): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*. Preslia **35**: 23–30.
- (1967): Zur Bestäubungs- und Verbreitungsökologie dreier *Impatiens*-Arten. Preslia **39**: 43–58.
- (1967/1968): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Veratrum album* subsp. *lobelianum* (BERNH.) RCHB. Öst. bot. Z. **114**: 134–148.
- & SLAVIKOVÁ, Z. (1968): Zur Blütenmorphologie der tschechoslowakischen *Clematis*-Arten. Preslia **40**: 225–244.
- EBERLE, G. (1974): Nektarausscheidung im Sporn des Wanzenknabenkrauts *Orchis coriophora*. Die Orchidee **25** (2): 222–225.
- EBMER, A. W. (1969): Die Bienen des Genus *Halictus* LATR. s. l. im Großraum von Linz (*Hymenoptera*, *Apidae*). Naturk. Jb. Stadt Linz: 133–183.
- (1971): Die Bienen des Genus *Halictus* LATR. s. l. im Großraum von Linz (*Hymenoptera*, *Apidae*). Teil III. Naturk. Jb. Stadt Linz: 63–156.
- GABRIEL, W. J. (1967): Reproduction behavior in sugar maple: self compatibility, agamospermy, and agamocarpy. Silvae Genet. **16**: 165–168.
- GERLACH, D. (1977): Botanische Mikrotechnik. Stuttgart.
- GRÜNWARD, W. (1976): Eine *Andrena*-Ausbeute aus Marokko. Linzer biol. Beitr. **8**: 267–288.
- HAESLER, V. (1972): Anthropogene Biotope (Kahlschlag, Kiesgrube, Stadtgärten) als Refugien für Insekten, untersucht am Beispiel der *Hymenoptera Aculeata*. Zool. Jb. Syst. **99**: 133–212.
- HALLERMEIER, M. (1922): Ist das Hängen der Blüten eine Schutzrichtung? Flora **115**: 75–101.
- HAUPT, W. (1977): Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Stuttgart.
- HEG, G. (1965): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III, 3. Teil, 2. Aufl. München.
- HEINRICH, B. (1975): Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. Evolution **29** (2): 325–334.
- & RAVEN, P. A. (1972): Energetics and pollination ecology. Science **176**: 597–602.
- HEITHAUS, E. R. (1974): The role of plant pollinator interactions in determining community structure. Ann. Mi. Bot. Gard. **61** (3): 675–691.
- HIIRSALMI, H. (1969): *Trientalis europaea* L. A study of the reproductive biology, ecology and variation in Finland. Ann. Bot. Fenn. **6**: 119–173.
- HOCKING, B., & SHARPLIN, C. D. (1961): Flower basking by arctic insects. Nature **206**: 215.
- HRABĚTOVÁ, E., & TUPY, J. (1964): The growth effect of some sugars and their metabolism in pollen tubes. In: LINSKENS, H. F. (ed.): Pollen Physiology and Fertilization. Amsterdam. 95–101.
- HUMMEL, K. (1943): Die Vegetationsrhythmik einiger Arten und Rassen von *Anemone* subg. *Pulsatilla*. Diss. Univ. Tübingen.
- HUYNH, K.-L. (1970): Le pollen et la systématique du genre *Pulsatilla*. Bot. Jb. **89** (4): 584–601.
- JACKSON, M. T. (1966): Effects of microclimate on spring flowering phenology. Ecology **47** (3): 407–415.
- JENNISKENS, M.-J. P. J., WETZELS, P. C. J., & STERK, A. A. (1984): Aspects of the flowering ecology of taxa of *Taraxacum* sect. *Taraxacum*. Bot. Jb. Syst. **104** (3): 369–400.
- KAPPHAN, M. (1957): Untersuchungen zur Gesellschaftsbindung und Ökologie von *Pulsatilla* in Südwestdeutschland. Diss. Univ. Tübingen. 101 S.

- KÄPYLA, M. (1974): Diurnal flight activity in a mixed population of *Aculeata* (Hym.). Ann. Entomol. Fenn. **40**: 61–69.
- KAY, Q. O. N., LACK, A. L., BAMBER, F. C., & DAVIES, C. R. (1984): Differences between sexes in floral morphology, nectar production and insect visits in a dioecious species *Silene dioica*. New Phytol. **98**: 515–529.
- KERNER VON MARILAUN, A. (1891): Pflanzenleben. 2. Bd. Geschichte der Pflanzen. Leipzig u. Wien.
- KEVAN, P. G. (1975): Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. Science **189**: 723–726.
- KIRCHNER, O., LOEW, E., & SCHRÖTER, C. (1908): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. II, 3. *Dicotyledones*. Fam. *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Ranunculaceae*.
- KNERER, G. (1968): Zur Bienenfauna Niederösterreichs: Die Unterfamilie *Halictinae*. Zool. Anz. **181**: 82–117.
- KNUTH, P. (1894): Blumen und Insekten auf den Nordfriesischen Inseln. Kiel u. Leipzig.
- (1898 ff.): Handbuch der Blütenökologie 1–3. Leipzig.
- KRATOCHWIL, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). Phytocoenologia **11** (4): 455–669.
- KUGLER, H. (1930): Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln. Der Farbensinn der Tiere – Die optische Bindung in der Natur – Das Saftmalproblem. Planta **10**: 229–280.
- (1940): Die Bestäubung von Blumen durch Furchenbienen (*Halictus*). Planta **30**: 780–799.
- LAWRENCE, C. W. (1963): Genetic studies on wild populations of *Melandrium*. II. Flowering time and plant weight. Heredity **18**: 149–164.
- LEE, T. D., & BAZZAZ, F. A. (1982): Regulation of fruit and seed production in an annual legume *Cassia fasciculata*. Ecology **63** (5): 1363–1373.
- LEVIN, D. A. (1981): Dispersal versus gene flow in plants. Ann. Mi. Bot. Gard. **68**: 233–253.
- & ANDERSON, W. W. (1970): Competition for pollinators between simultaneously flowering species. Am. Nat. **104**: 455–467.
- LINDSEY, A. A., & NEWMAN, J. E. (1956): Use of official weather data in spring time – temperature analysis of an Indiana phenological record. Ecology **37** (4): 812–823.
- LINSLEY, E. G. (1958): The ecology of solitary bees. Hildegardia **27**: 543–599.
- (1978): Temporal patterns of flower visitation by solitary bees, with particular reference to the South-western United States. J. Kans. Entomol. Soc. **51** (4): 531–546.
- & CAZIER, M. A. (1972): Diurnal and seasonal behavior patterns among adults of *Protoxaea* (Hymenoptera, Oxaeidae). Am. Mus. Novit. **2509**: 1–25.
- MACSWAIN, J. W., RAVEN, P. H., & THORP, R. W. (1973): Comparative behavior of bees and *Onagraceae*. V. *Camissonia* and *Oenothera* bees of Cismontane California and Baja California. Univ. Calif. Publ. Entomol. **71**: 1–68.
- LOPRIORE, G. (1928): Die Katalase-Reaktion und die Biologie des Pollens. Ber. dtsh. bot. Ges. **46**: 413–423.
- MACIOR, L. W. (1964): An experimental study of the floral ecology of *Dodecatheon meadia*. Am. J. Bot. **51** (1): 96–108.
- (1975): The pollination ecology of *Delphinium tricorne* (Ranunculaceae). Am. J. Bot. **62**: 1009–1016.
- (1978): Pollination ecology of vernal angiosperms. Oikos **30**: 452–460.
- MANNING, A. (1956a): Some aspects of the foraging behaviour of bumble bees. Behaviour **9**: 164–201.
- (1956b): The effects of honey guides. Behaviour **9**: 114–139.
- MCINTYRE, G. I., & BEST, K. F. (1975): Studies on the flowering of *Thlaspi arvense* L. II. A comparative study of early and late-flowering strains. Bot. Gaz. **136**: 151–158.
- McMILLAN, C. (1967): Phenological variation within seven transplanted grassland community fractions from Texas and New Mexico. Ecology **48** (5): 807–813.
- & PAGEL, B. F. (1958): Phenological variation within a population of *Symphoricarpos occidentalis*. Ecology **39** (4): 766–770.
- MÓCZÁR, L., & WARNCKE, K. (1972): Faunenkatalog der Gattung *Andrena* FABRICIUS (Cat. Hym. XXVI). Acta Biol. Szeged **18**: 185–221.
- MOSQUIN, T. (1971): Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos **22**: 398–402.
- MOTTEN, A. F. (1982): Autogamy and competition for pollinators in *Hepatica americana* (Ranunculaceae). Am. J. Bot. **69** (8): 1296–1305.
- (1983): Reproduction of *Erythronium umbilicatum* (Liliaceae): pollination success and pollinator effectiveness. Oecologia **59**: 351–359.
- CAMPBELL, D. R., & ALEXANDER, D. E. (1981): Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. Ecology **62** (5): 1278–1287.

- MÜLLER, H. (1878): Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten. Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf. **35** (4): 273–329.
- (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröff. Geob. Inst. Rübél **85**: 1–263.
- NILSSON, L. A. (1980): The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae). Bot. Not. **133**: 367–385.
- (1983): Anthecology of *Orchis mascula* (Orchidaceae). Nord. J. Bot. **3**: 157–179.
- OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Stuttgart.
- OSYČNJUK, G. Z. (1977): Bdžoli – Andrenidi (Apoidea, Andrenidae). Fauna Ukrainy **12**, 5. Kiew.
- PERCIVAL, M. S. (1965): Floral biology. Oxford.
- PITTONI, B., & SCHMIDT, R. (1943): Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. II. Niederdonau/Natur u. Kultur **24**: 3–83.
- POJAR, J. (1974): Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. Can. J. Bot. **52**: 1819–1834.
- PRICE, M. V., & WASER, N. M. (1979): Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. Nature **277**: 294–297.
- PRIMACK, R. B. (1980): Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. J. Ecol. **68**: 849–862.
- PROCTOR, M., & YEO, P. (1975): The pollination of flowers. London. 418 S.
- RAPP, O. (1938): Die Bienen Thüringens unter besonderer Berücksichtigung der faunistisch-ökologischen Geographie. Mus. Natkde Erfurt.
- RATHCKE, B., & LACEY, E. P. (1985): Phenological patterns of terrestrial plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. **16**: 179–214.
- RATHFELDER, O. (1954): Anatomische Untersuchungen an *Pulsatilla* II. (Protoxylementwicklung). Flora **141**: 379–388.
- (1956): Anatomische Untersuchungen an *Pulsatilla* I. Bot. Jb. **77**: 25–51.
- READER, R. J. (1975a): Effect of air temperature on the flowering date of dogwood (*Cornus florida*). Can. J. Bot. **53**: 1523–1534.
- (1975b): Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators. Can. J. Bot. **53**: 1300–1305.
- REINIG, W. F. (1970): Ökologische Studien an mittel- und südosteuropäischen Hummeln. Mitt. Münch. Entomol. Ges. **59**: 1–89.
- RICHARDS, K. W. (1977): Ovarian development of queen and worker bumble bees (*Hymenoptera, Apidae*) in southern Alberta. Can. Entomol. **109**: 109–116.
- ROBERTSON, C. (1895): The philosophy of flower seasons and the phaenological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect fauna. Am. Nat. **29**: 97–117.
- (1924): Phenology of entomophilous flowers. Ecology **5**: 393–407.
- ROSENKRANZ, F. (1954): Die Beziehungen der Phänologie zur Pflanzengeographie und Pflanzensoziologie. Festschr. E. AICHINGER, Bd. I. Sonderfolge. Schr.-Reihe Angew. Pflanzensoz.: 324–331.
- SARUKHAN, J. (1974): Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. J. Ecol. **62**: 151–178.
- SCHARFETTER, R. (1953): Biographien von Pflanzensippen. Wien.
- SCHEMSKE, D. W. (1977): Flowering phenology and seed set in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). Bull. Torrey Bot. Club **104** (3): 254–263.
- (1978): Sexual production in an Illinois population of *Sanguinaria canadensis* L. Am. Midl. Nat. **100** (2): 261–268.
- & PAULTER, L. P. (1984): The effects of pollen composition on fitness components in a neotropical herb. Oecologia **62**: 31–36.
- WILLSON, M. R., MELAMPY, M. N., MILLER, L. J., VERNER, L., SCHEMSKE, K. M., & BEST, L. B. (1978): Flowering ecology of some spring woodland herbs. Ecology **59** (2): 351–366.
- SCHOENICHEN, W. (1940): Biologie der geschützten Pflanzen Deutschlands. Jena.
- STOECKHERT, F. K. (1933): Die Bienen Frankens (*Hym. Apid.*). Eine ökologisch-tiergeographische Untersuchung. Beih. Deutsch. Entomol. Z. **1932**: 1–294.
- (1954): Fauna Apoideorum Germaniae. Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. Nf **65**: 1–87.
- SZABO, T. I., & SMITH, M. V. (1972): The influence of light intensity and temperature on activity of alfalfa leaf-cutter bee *Megachile rotundata* under field conditions. J. Apic. Res. **11**: 157–165.
- TAMM, C. O. (1948): Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. Bot. Not. **3**: 305–321.
- (1956): Further observations on the survival and flowering of some perennial herbs. I. Oikos **7**: 273–292.

- (1972a): Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behavior of some orchids on permanent plots. *Oikos* **23**: 23–28.
- (1972b): Survival and flowering of some perennial herbs. III. The behavior of *Primula veris* on permanent plots. *Oikos* **23**: 159–166.
- TEPEDINO, V. J., & STANTON, N. L. (1980): Spatiotemporal variation in phenology and abundance of floral resources on shortgrass prairie. *Great Basin Nat.* **40** (3): 197–215.
- THOMSON, J. D. (1980): Skewed flowering distribution and pollinator attraction. *Ecology* **61** (3): 572–579.
- TROLL, W. (1922): Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. *Flora* **115**: 191–250.
- VECHT, V. D. J. (1928): *Hymenoptera Anthophila* (QXII) A. *Andrena*. In: BOSCHMA, H. (ed.). *Fauna van Nederland IV*: 3–144. Leiden.
- VOELTER-HEDKE, L. (1955): Das Problem der Artgrenzen bei *Pulsatilla vulgaris*. *Feddes Repert.* **57** (1/2): 101–155.
- WARNCKE, K. (1967): Beitrag zur Klärung paläarktischer *Andrena*-Arten (*Hym. Apidae*). *Eos* **43**: 171–318.
- (1981): Die Bienen des Klagenfurter Beckens (*Hymenoptera, Apidae*). *Carinthia II*, **171** (91): 275–348.
- WASER, N. M. (1978): Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* **36**: 223–236.
- & PRICE, M. V. (1983): Optimal and actual outcrossing in plants and the nature of plant-pollinator interaction. In: JONES, C. E., & LITTLE, R. J. (eds.): *Handbook of Experimental Pollination Biology*. New York. 341–359.
- WELLS, T. C. E., & BARLING, D. M. (1971): Biological Flora of the British Isles List Br. Vasc. Pl. (1958) No. 44.1 *Pulsatilla vulgaris* MILL. (*Anemone pulsatilla* L.). *J. Ecol.* **59** (1): 275–292.
- WESTERMAN, J. M. (1971): Genotype-environment interaction and development regulation in *Arabidopsis thaliana*. IV. Wild material; analysis. *Heredity* **26**: 383–395.
- WESTRICH, P. (1980): Die Stechimmen (*Hymenoptera Aculeata*) des Tübinger Gebiets mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergs. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **51/52**: 601–680.
- (1983): Die Bienen Baden-Württembergs. I. *Megachilidae* (*Hymenoptera, Apoidea*). *Stuttgarter Beitr. Natkde, Ser. A*, **363**: 1–50.
- (1984): Kritisches Verzeichnis der Bienen der Bundesrepublik Deutschland (*Hymenoptera, Apoidea*). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* **66**: 1–86.
- WINKLER, S. (1962): Systematische Untersuchungen über den Formenkreis *Pulsatilla grandis* WENDEROTH. *Bot. Jb.* **81**: 213–251.
- WOERNLE, D. (1950): Über Zellgrößen und Zellformen innerhalb der Gattung *Pulsatilla* TOERNF. und ihre Heranziehung zur quantitativen Phylogenetik. Diss. Univ. Tübingen.
- WOOD, W. M. L. (1953): Thermonasty in tulip and crocus flowers. *J. Exp. Bot.* **4**: 65–77.
- WOLF, H. (1956): Nassauische Bienen. *Jb. nass. Ver. Natkde* **92**: 37–49.
- ZANDER, E. (1916): Die volkswirtschaftliche Bedeutung und künftige Entwicklung der deutschen Bienezucht. *Landw. Jb. Bayern* **6**: 123–168.
- ZEISLER, M. (1938): Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beih. Bot. Cbl. sect. A* **58**: 308–318.
- ZIMMERMAN, M. (1980): Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology* **61**: 497–501.
- ZIMMERMANN, W. (1935): Genetischen Untersuchungen an *Pulsatilla* I–III. *Flora* **129**: 158–234.
- (1938): Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* IV. *Flora* **133**: 417–492.
- (1952): Unsere Küchenschelle (*Pulsatilla*). Veröff. Landesanst. Natursch. Landschaftspf. Württ.-Hohenz. **21**: 132–156.
- (1965): Zur Taxonomie von *Pulsatilla*. IV. Sechs neue Taxa. *Feddes Repert.* **70** (1–3): 144–148.

Eingegangen am 6. August 1987

Anschrift des Verfassers: DR. ANSELM KRATOCHWIL, Biologisches Institut II, Geobotanik und Systematik, Universität Freiburg, Schänzlestraße 1, D - 7800 Freiburg.