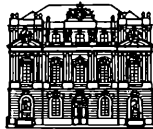


Albert-Dieter Stevens  
**Reproduktionsbiologie einiger  
Bignoniaceen  
im Cerrado Brasiliens**

herausgegeben von  
Wilfried Morawetz



Österreichische Akademie der Wissenschaften

Wien 1994

OÖLM LINZ



+XOM4137000

Umschlagphoto von Wilfried MORAWETZ: *Jacaranda ulei* in einem Cerrado in der Nähe von Brasília D.F.

Layout & technische Bearbeitung: Karin WINDSTEIG

Redaktion: Margarete ROITHMAIR und Susanna WIENER

Der vorliegende Band ist eine Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Justus Liebig-Universität in Giessen/BRD. Betreut wurde die Arbeit von Prof. Dr. G. GOTTSBERGER (1. Berichterstatter; 2. Berichterstatter: Prof. Dr. R. SCHNETTER) und im Mai 1991 vorgelegt. Die Publikation wurde durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekte P4609 und P5363) unterstützt.

---

Albert-Dieter Stevens: Reproduction biology of some *Bignoniaceae* from the Brazilian Cerrado vegetation.

ISBN 3-7001-2117-2, *Biosystematics and Ecology Series No.5*  
Austrian Academy of Sciences Press; edited by Wilfried MORAWETZ, Research Centre for Biosystematics and Ecology, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria.

---

---

Albert-Dieter Stevens: Reproduktionsbiologie einiger Bignoniaceen im Cerrado Brasiliens.

ISBN 3-7001-2117-2, *Biosystematics and Ecology Series No.5*  
Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften; herausgegeben von Wilfried MORAWETZ, Forschungsstelle für Biosystematik und Ökologie, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria.

---

I 93125/5  
Österreichisches  
Linz/D.

Aug. 951/1996

© 1994 Austrian Academy of Sciences

Printed in Austria by A. Riegelnik

<b>1. Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2. Material und Methoden</b>	<b>4</b>
2.1 Der Cerrado	4
2.2 Die Bignoniaceen	6
2.2.1 Morphologie	7
2.2.2 Blütentypen und Einteilung der Blühweisen	8
2.3 Standorte und Untersuchungsmethoden	9
2.3.1 Standorte	9
2.3.2 Untersuchungsmethoden	11
2.3.2.1 Biomassedaten	11
2.3.2.2 Phänologische Daten	12
2.3.2.3 Bestäuberuntersuchungen	13
2.3.2.4 Fortpflanzungssystem und Keimversuche	13
2.3.2.5 Statistische Berechnungen und Auswertungen	13
<b>3. Ergebnisse</b>	<b>14</b>
3.1 Charakterisierung der untersuchten Arten	14
3.1.1 Liste der untersuchten Arten	14
3.1.2 Wuchsformen	14
3.1.3 Infloreszenzen	17
3.1.3.1 Infloreszenzaufbau und -verzweigung	17
3.1.3.2 Anzahl der Blüten und Infloreszenzen	19
3.1.4 Blüten	20
3.1.4.1 Blütenmorphologie und -funktion	20
3.1.4.2 Blütenfarben und Lockmittel	23
3.1.4.3 Haare und extraflorale Nektarien	25
3.1.4.4 Blütenmaße	26
3.1.5 Fortpflanzungssystem	29

3.2 Charakterisierung der Populationen	29
3.2.1 Habitat und Vorkommen der Populationen	29
3.2.2 Populationsdichte und Verteilung der Pflanzen	31
3.2.3 Anteil der blühenden und fruchtenden Pflanzen	33
3.2.4 Blüh-, Frucht- und Austriebzeiten	35
3.2.5 Oberirdische Biomasse: Sproß und Blätter	37
3.3 Aufwand zur Sicherstellung der Befruchtung (ASB)	41
3.3.1 Biomasse der Blüten	41
3.3.2 Biomasseverteilung auf die Blütenorgane	43
3.3.3 Nektar	47
3.3.3.1 Nektartagesproduktion und Nektarangebot ("Standing crop")	47
3.3.3.2 Nektarproduktion je Blühperiode und Pflanze	49
3.3.4 Pollen und Samenanlagen	51
3.4 Phänologie des Blühens	52
3.4.1 Blühdauer der Blüten, Pflanzen und Populationen	52
3.4.2 Aufblühzeiten der Blüten	54
3.4.3 Blühverlauf typischer Pflanzen	55
3.4.4 Blühverlauf und Variabilität in der Population	58
3.4.5 Reproduktives Wachstum	62
3.4.6 Blütenangebot und Nektarangebot	64
3.4.7 Änderungen des Zuckergehalts im Nektar	68
3.5 Besucher und Bestäuber	73
3.5.1 Liste der Besucher	73
3.5.2 Verhalten und Bedeutung der Besucher	74
3.5.3 Bestäuber und ihr Verhalten	75
3.5.4 Bestäubermaße	77
3.5.5 Bestäuberhäufigkeiten	79
3.5.5.1 Anteile der verschiedenen Bestäuberarten	79
3.5.5.2 Bestäuberhäufigkeiten zu verschiedenen Blühphasen	83

3.5.5.3 Bestäuberhäufigkeiten zu verschiedenen Tageszeiten	84
3.5.5.4 Bestäuberbesuche pro Blüte	86
3.6 Reproduktionserfolg (RE)	87
3.6.1 Befruchtungserfolg	87
3.6.1.1 Samen pro Pflanze	87
3.6.1.2 Frucht/Blüten- und Samen/Ovuli-Raten	88
3.6.2 Biomasse der Früchte und Samen	90
3.6.2.1 Frucht- und Samengewicht pro Pflanze	90
3.6.2.2 Samengewicht und Keimfähigkeit	92
3.6.2.3 Fruchtwandgewicht und Samengewicht pro Frucht	93
4. Diskussion	94
4.1 Aufwand zur Sicherung der Befruchtung (ASB)	94
4.1.1 Alterstruktur der Populationen und Variabilität des ASB	94
4.1.2 Konkurrenzvermeidung bei der Bestäubung	98
4.1.3 Wuchsform und Phänologie	101
4.1.4 Änderungen im Blütenangebot	105
4.1.5 Biomasseverteilung auf die Geschlechter und P/O-Verhältnis	108
4.2 Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Bestäubern	109
4.2.1 Blüten und Bestäuber	109
4.2.2 Phänologie und Bestäuber	112
4.2.3 Bestäuber und Nektar	115
4.3 Reproduktionserfolg (RE)	120
4.3.1 Effektivität der Blütenbestäubung	121
4.3.2 Fruchtproduktion der Arten	123
5. Zusammenfassung	126
6. Literaturverzeichnis	130
7. Anhang	139



# 1. Einleitung

Die *Bignoniaceae* (Trompetenbaumgewächse) zählen zu den *Asteridae* und sind eng verwandt mit den *Scrophulariaceae*. Die Familie ist bis auf einige Gattungen (z.B. *Incarvillea*, Freilandgloxinien) holzig. Die Bäume, Lianen und Sträucher der Bignoniaceen haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im nördlichen Südamerika. Nur wenige Gattungen sind bis in die gemäßigten Zonen vorgedrungen (z.B. *Catalpa*, Trompetenbaum, *Incarvillea*).

Die artenreiche Familie tritt in fast allen Lebensräumen der Tropen in großer Diversität auf. In den tropischen Tieflandregenwäldern der Neuen Welt gehören die Bignoniaceen zu den 10 artenreichsten Familien (GENTRY 1986, 1988) und in den tropischen Trockenwäldern stellen sie nach den Leguminosen die meisten Arten (GENTRY 1988).

Die ungefähr 600 neotropischen Bignoniaceen fallen durch ihre großen, oft zahlreichen Blüten auf. Die melittophilen Blüten vieler Arten sind sich im Bau und in ihrer Funktionsweise sehr ähnlich. Sie werden überwiegend durch große und mittelgroße Bienen bestäubt, obwohl bei einigen Arten auch Fledermäuse, Kolibris und Spingiden den Pollen übertragen. Die meisten Blüten belohnen die Bienen mit Nektar, der Pollen dient ihnen nicht als Nahrung.

Die Samen der meisten Bignoniaceen werden durch den Wind verbreitet und nur wenige Arten sind zoochor. Die anemochore Ausbreitung steht in ursächlichem Zusammenhang mit den weiten Verbreitungsarealen vieler Bignoniaceen. Aufgrund dieser weiten Ausbreitung durch den Wind treten viele Bignoniaceen sympatrisch auf (GENTRY 1974).

Durch ihre Formenvielfalt und Artendiversität sind die Bignoniaceen von großer ökologischer Bedeutung. GENTRY (1990) bezeichnete die Interaktionen zwischen Bestäubern und Bignoniaceen-Blüten daher als ein geeignetes Beispiel für das Studium der Diversität in tropischen Pflanzengemeinschaften. Er entwickelte die Theorie, daß die große Diversität der Bignoniaceen durch artspezifische Nischen ermöglicht sei. Diese Nischen sollen durch die Interaktionen mit den Bestäubern bestimmt sein. Er vermutet etwa 20 verschiedene "Bestäubungsnischen" und schätzt daher die Bignoniaceen in einer gegebenen Pflanzengemeinschaft der Neotropen auf etwa 20 Arten.

Auch andere Autoren betonen immer wieder, daß reproduktionsbiologische Studien zur Erklärung der Artenvielfalt in den Tropen beitragen sollten (STEBBINS 1970, HEITHAUS 1974). Daher schien es vielversprechend, die Reproduktionsbiologie einiger Bignoniaceen in ihrem natürlichen Lebensraum vergleichend zu untersuchen.

## Fragestellungen:

Um den vielen Aspekten in den Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und ihren Bestäubern Rechnung zu tragen, müssen solche Untersuchungen an natürli-

chen Standorten durchgeführt werden. Auswirkungen der natürlichen floristischen Zusammensetzung auf die Bestäubung (SCHEMSKE und PAUTLER 1984) und Auswirkungen der Konkurrenz um Bestäubung (CHARNOV 1982, WILLSON und BURLEY 1983) sind nur dort zu ermitteln.

Nischenbildung durch die Interaktionen mit Bestäubern kann durch unterschiedliche Ausprägung einer Reihe verschiedener Merkmale im Reproduktionszyklus der Arten verursacht werden. Es sollten daher u.a. folgende Punkte berücksichtigt werden:

Da für die Fähigkeit einer Art, sich in einer Pflanzengemeinschaft zu erhalten, der Reproduktionserfolg (RE) aller Lebensphasen ausschlaggebend ist (BELL 1980), sollten verschiedene Altersstadien erfaßt werden.

Für vergleichende Untersuchungen sollten sowohl der vegetative Aufwand (VAW) als auch der reproduktive Aufwand (RAW) bestimmt werden. Beide sind aufeinander abgestimmt (HALLÉ et al. 1978, WHITE 1979, PORTER 1983) und spiegeln die jeweiligen "Fortpflanzungs"-Strategien wider.

Weiterhin muß zwischen einem Aufwand zur Sicherung der Bestäubung (ASB: Blüten, Nektar, etc.) und einem Aufwand zur Sicherung der Keimung (ASK: Früchte, Samen) unterschieden werden (s. Abb. 1).

Hermaphrodite Blüten erfüllen sowohl eine männliche als auch eine weibliche Funktion. Beide Funktionen müssen aber nicht unbedingt in gleichem Maße ausgeprägt sein (LLOYD und BAWA 1984, DOUST und DOUST 1988). Dies sollte bei den Untersuchungen zur Biomasseverteilung ("sex allocation") und der Blühweise berücksichtigt werden.

Die Bignoniaceen sind überwiegend auf Fremdbestäubung angewiesen. Dieser Fortpflanzungsmodus berührt verschiedene andere Bereiche des Reproduktionszyklus. Einige dieser Bereiche sind die Pollen/Ovuli-Rate (CRUDEN 1976), die Frucht/Blüten-Rate (SUTHERLAND und DELPH 1984) oder die Samen/Ovuli-Rate (BAWA et al. 1984, GOLDMAN und WILLSON 1986). Das Fortpflanzungssystem (Kompatibilität, Autogamie, Allogamie) ist daher von zentraler Bedeutung für reproduktionsbiologische Vergleiche.

Zu einer vorhandenen "Bestäubungsnische" gehören auch die entsprechenden Bestäuber. Sie können den Reproduktionserfolg (RE) durch unzureichende Bestäubung begrenzen und sind in ihrem Verhalten sowie in ihrer Art und Zahl von Bedeutung für die Reproduktion. Die Bestäuber werden bei den Bignoniaceen durch Nektar belohnt. Dieser ist, wie Untersuchungen zeigen, nicht nur in seiner Menge und Qualität für die Bestäuber wichtig. Die Bestäuber richten sich auch nach der Variabilität im Nektarangebot, dem "standing crop" (WADDINGTON et al. 1981, WASER 1983, OTT et al. 1985). Das Nektarangebot muß aber auch unter dem Gesichtspunkt der Konkurrenz mit anderen Arten untersucht werden (HEINRICH und RAVEN 1972, HEINRICH 1981, FEINSINGER et al. 1986).

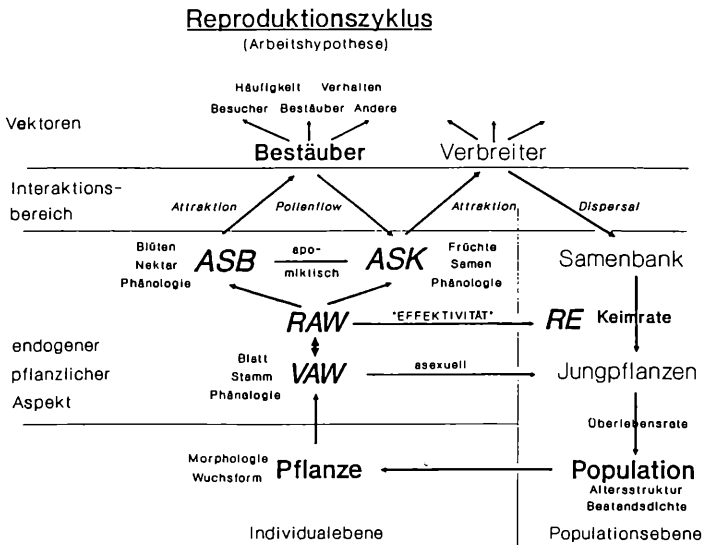


Die Vorteile, die die Bignoniaceen für die genannten Fragestellungen bieten, sind im folgenden kurz zusammengefaßt:

1. Die Bignoniaceen sind eine weit verbreitete, artenreiche tropische Familie von großer ökologischer Bedeutung.
2. Sie treten in fast allen tropischen Vegetationsformen in beträchtlicher Artenzahl auf.
3. Ihre Bestäuber sind überwiegend große und mittelgroße Bienen, die hauptsächlich durch Nektar belohnt werden.
4. Sie wurden insbesondere systematisch gut bearbeitet.
5. Ihre Diversität wird vor allem durch ihre Blütenbiologie erklärt (z.B. durch Einnischung mit Hilfe verschiedener Blüten- und Phänologietypen).
6. Ihre Samen werden hauptsächlich durch Wind verbreitet.

Die Hauptfragen der vorliegenden Untersuchungen sind:

- a) Wodurch ist die phänologische und blütenbiologische Diversität (Nischenbildung) begründet?
- b) Wie ist die Reproduktion in die Lebensgeschichte der Pflanzen eingefügt?
- c) Was sind die maßgeblichen Parameter, die den Reproduktionserfolg beeinflussen, und in welchem Maße ist der Reproduktionserfolg abhängig von Bestäubern, pflanzlichen Ressourcen, sexueller Selektion oder anderen Faktoren?



**Abb. 1:** VAW = Vegetativer Aufwand, RAW = Reproduktiver Aufwand, RE = Reproduktionserfolg, ASB = Aufwand zur Sicherung der Bestäubung, ASK = Aufwand zur Sicherung der Keimung

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Der Cerrado

Über zwei Millionen km<sup>2</sup> des tropischen Brasiliens sind oder waren von natürlichen neotropischen Savannen bedeckt. Im Amazonastiefland wird der tropische Regenwald von kleinen Flecken offener Vegetation unterbrochen, die wahrscheinlich Reste einer ehemals, während der kühlen Perioden der letzten Eiszeiten (HUBER 1982, PRANCE 1982, SARMIENTO 1983, GOTTSBERGER und MORAWETZ 1986), geschlossenen und ausgedehnten Landschaft darstellen. Mit 85 % fällt der größte Teil dieser Flächen auf die brasilianischen Cerrados. Das Herzstück der Cerrados liegt in den Staaten Goiás, Bahia und Mato Grosso auf dem brasilianischen Hochplateau, das sich bis zu 1.000 m über dem Meeresspiegel erhebt. Es ist geprägt durch ein tropisches Klima mit einer distinkten und ausgeprägten fünfmonatigen Trockenzeit von Mai bis September und ca. 1.100 - 1.600 mm Niederschlag im Jahresmittel.

Das Gelände ist meist flach oder leicht hügelig mit flachen Plateaus. Der Cerrado ist durchsetzt mit Galeriewäldern. Sie finden sich in Tälern entlang von Flußläufen und werden oft von feuchten saisonalen Marschen gesäumt.

Die Böden sind überwiegend steinfreie, tiefgründige, lehmige oder sandige rote Latosole mit hohen Aluminiumgehalten und einer extrem dünnen Humusschicht (0,25 % - 0,5 %). Trotz der Nährstoffarmut, bedingt durch Auswaschung und Verwitterung des geologisch sehr alten Untergrundes, zeichnen sich die meisten Cerrados durch einen erstaunlichen Artenreichtum aus. Schon lange ist dieser Artenreichtum bekannt. WARMING (1908) erwähnt 700 Gefäßpflanzenarten, davon 90 Baumarten, RIZZINI (1963) und HERINGER et al. (1977) fanden 500 Gattungen von Sträuchern und Halbsträuchern. Damit stellt die Cerrado-Vegetation eine der artenreichsten offenen Vegetationsformationen überhaupt dar. So fanden SILBERBAUER-GOTTSBERGER und EITEN (1983, 1987) auf einem Hektar im Staat São Paulo 275 Gefäßpflanzenarten, HERINGER et al. (1977) und EITEN (1978) zählten auf einer gleich großen Fläche bei Brasilia bis zu 300 Arten.

Erst seit ca. 50 Jahren wird diese Vegetation genauer untersucht. RAWITSCHER begann 1942 mit ökologisch orientierten Studien (RAWITSCHER 1948, RAWITSCHER et al. 1943, RAWITSCHER und RACHID 1946). Fortgesetzt wurden diese Untersuchungen durch FERRI (1944, 1955, 1961, 1963, 1971) und seine Schüler.

Der Cerrado (sensu lato) besteht aus verschiedenen physiognomischen Kategorien: den Campos limpos, Campos sujos, Campos cerrados, dem Cerrado sensu strictu und dem Cerradão (EITEN 1982). Im folgenden werden diese physiognomischen Kategorien kurz erläutert.

**Campo limpo:** reine Graslandschaft mit dünnstämmigen, niedrigen Büschen, Halbsträuchern von krautigem Aussehen und echten Kräutern.

**Campo sujo:** Graslandschaft mit kleinen Sträuchern oder mit kleinen Bäumen, die das Gras überragen.

**Campo cerrado:** offene Baum-, Busch- und Strauchlandschaft.

**Cerrado (s.str.):** geschlossene Baum-, Busch- und Strauchlandschaft, ohne geschlossenes Kronendach.

**Cerradão:** xeromorpher Trockenwald mit geschlossenem oder wenig geöffnetem Kronendach und geringem Unterwuchs.

Der Cerrado ist eine xeromorphe Vegetation mit dickborkigen, gewunden wachsenden Bäumen und Pflanzen mit meist harten, dicken, selten haarigen und oft großen Blättern. Sie entwickelt sich auf gut entwässerten Böden und ist durch die klimatischen Bedingungen ein saisonaler Vegetationstyp (EITEN 1972). Die Büsche, Sträucher und Kräuter besitzen oft ein ausgeprägtes unterirdisches Speicherorgan (Xylopodium). Adaptiert an die saisonale Trockenheit, erreichen die Wurzeln mancher Bäume und Sträucher Tiefen bis zu 20 m (FERRI 1944, RAWITSCHER und RACHID 1946, RACHID 1947). Es fällt jedoch ausreichend Regen, so daß sich potentiell auch auf Hügeln und Hochebenen Wälder ausbilden können.

Zwei Hauptfaktoren entscheiden, ob sich mesophytischer Wald oder Cerrado entwickelt; erstens die Bodenfruchtbarkeit (GOODLAND und POLLARD 1973), die sehr stark mit dem Gehalt der Böden an Aluminium korreliert ist, und zweitens die Menge verfügbaren Grundwassers in der Trockenzeit. Am Anfang entscheidet möglicherweise die Grundwassermenge, ob sich ein Wald etabliert oder nicht. So ist z.B. in Flußtälern immer Wald vorhanden, da hier das Grundwasser ganzjährig näher an der Oberfläche und somit verfügbar ist. Wächst einmal Wald, führt dies über vermehrte Humusbildung durch mehr und nährstoffreichere Blätter zu einer Anreicherung von Nährstoffen im Boden.

In Zentralbrasilien kommen zu den oben genannten Faktoren noch zwei weitere hinzu:

1. An flachen Hängen und in Tälern, die in der Regenzeit durch herablaufendes Wasser gut bewässert sind, jedoch in der Trockenzeit sehr großen Wasserschwankungen ausgesetzt sind, bildet sich eine von Gräsern dominierte saisonal überflutete Vegetation ("wet campo") aus.
2. Mehr oder weniger regelmäßig auftretendes Feuer wirkte offensichtlich selektiv in Hinsicht auf eine dicke Borke und unterirdische Speicher- und Überdauerungsorgane (RAWITSCHER und EDWARDS 1956, RIZZINI und HERINGER 1966, COUTINHO 1976, 1980).

Die Artenzusammensetzung des Cerrados schwankt mit der Fertilität des Bodens, wie auch von Region zu Region. Der floristische Unterschied zwischen Cerradão und Wald ist dabei immer deutlich größer als der zwischen Cerradão und Cerrado. Der Cerrado (s.l.) ist also eine floristisch einheitliche Vegetationsformation mit einem Dichtegradienten, der in die fünf beschriebenen physiognomischen Kategorien unterteilt werden kann (EITEN 1963).

## 2.2 Die Bignoniaceen

Die ca. 800 bekannten Arten der Bignoniaceen sind überwiegend in der Neuen Welt beheimatet. Ca. 620 Arten (78 %) stammen aus den Neotropen. Von den acht Triben, in die die Familie unterteilt wird, entfällt der Hauptteil der Arten auf die *Bignoniaceae* und *Tecomeae*. Diese beiden Triben beinhalten 564 Arten. Neben ihnen sind in den Neotropen nur noch die *Crescentieae* von einiger Bedeutung.

Die Bignoniaceen sind in fast allen neotropischen Vegetationsformationen, sowohl die Artenzahl als auch die Dominanz betreffend, von großer ökologischer Bedeutung. In fast jeder Vegetationsform finden sich etwa 20 verschiedene Bignoniaceen. Die *Bignoniaceae* stellen die größte und bedeutendste Gruppe der Lianen. Von wirtschaftlichem Wert sind die neotropischen Baumarten der Gattung *Tabebuia* wie z.B. *T. guyacan*, die ein sehr hartes und widerstandsfähiges Holz liefert, das selbst nach vierhundert Jahren im Wasser noch nicht zerstört wird (GENTRY 1980). Viele Büsche und Bäume werden weltweit als Zierpflanzen kultiviert, z.B. die sogar im Mittelmeerraum zu findende *Jacaranda mimosifolia*. Einige Arten werden, aufgrund verschiedener Inhaltsstoffe vor allem im Holz und in der Rinde, in der Volksmedizin verwendet. Diese Inhaltsstoffe dürften in Zukunft größere Bedeutung gewinnen. So wurden mehrere Bignoniaceen in die Liste der Arten aufgenommen, die für die Bekämpfung von Krebs vielversprechend sind. Namensgebend wurde die Verwendung in der Heilkunde z.B. bei *Cybastax antisiphilitica*.

Der Name *Bignonia* ist auf TOURNEFORT, der ihn 1719 das erste Mal erwähnte, zurückzuführen. LINNÉ kannte nur zwei noch heute bekannte Bignoniaceen-Gattungen, nämlich *Bignonia* und *Crescentia*. Seine Einteilung und die späterer Bearbeiter beruhte vor allem auf floralen Merkmalen (hauptsächlich des Kelches), bis von DE CANDOLLE die Fruchtmorphologie als entscheidendes Kriterium für eine sinnvolle taxonomische Unterteilung der Familie eingeführt wurde.

In neuerer Zeit werden die Bignoniaceen auf breiter Basis von GENTRY bearbeitet. Er schrieb den ersten Teil einer Monographie über die Bignoniaceen (Flora Neotropica, 1980), auf der auch die hier zugrunde gelegte Einteilung der Bignoniaceen basiert.

Das Hauptverbreitungsgebiet und wohl auch das Ursprungszentrum der Bignoniaceen, zumindest aber der Vorläufer der ausschließlich neotropischen *Bignoniaceae*, *Crescentieae*, *Eccremocarpeae*, *Schlegelieae* und *Tourretieae*, ist Brasilien. Von den 338 brasilianischen Arten aus 56 Gattungen entfallen 269 (74 %) auf die überwiegend lianenartigen *Bignoniaceae*, 63 Arten (19 %) gehören zu den *Tecomeae* und nur eine zu den *Crescentieae*.

Die *Tecomeae*, die wohl den Ur-Bignoniaceen am nächsten stehen, sind in der Alten und Neuen Welt vertreten.

## 2.2.1 Morphologie

Der **Habitus** der *Bignoniaceae* (349 Arten in 50 Gattungen) ist überwiegend lianenartig, nur einige Gattungen aus den Cerrados Brasiliens wachsen auch als kleine Büsche oder Sträucher. Dazu gehören z.B. Arten aus den Gattungen *Anemopaegma*, *Arrabidaea* und *Memora*. Die paläo- und neotropischen *Tecomeae* (215 Arten in 20 Gattungen) sind meist Bäume, die bis zu 30 m hoch werden können. Es kommen aber auch einige Sträucher und in der Alten Welt einige Lianen vor. Die Gattungen *Argylia* und *Incarvillea* sind überwiegend krautig. Die neuweltlichen *Crescentieae* und die altweltlichen *Coleeae* sind ebenfalls Bäume und Sträucher und die *Schlegelieae* meist epiphytische Winder oder epiphytische Sträucher. Die *Tourretieae* und *Eccremocarpeae* sind dagegen meist krautige Winder.

Die Wuchsform kann in einigen Fällen sehr flexibel sein, so z.B. bei der Art *Arrabidaea brachypoda*, die normalerweise windend ist, in den Cerrados aber als Strauch ohne Ranken wächst. Charakteristisch für die Bignoniaceen in den Neotropen ist die Aufspaltung in Lianen (*Bignoniaceae*) und Bäume (*Tecomeae*, *Crescentieae*).

Die **Blätter** der Bignoniaceen sind zusammengesetzt, meist gegenständig und sehr variabel. Die Arten der Alten Welt besitzen meist fiedrig zusammengesetzte Blätter, während die Blätter der neotropischen Arten überwiegend palmat zusammengesetzt sind. Ausnahmen sind *Jacaranda* und *Tecoma* mit fiedrigen Blättern. Die *Bignoniaceae* bilden normalerweise Blattranken aus, ausgenommen sind wieder die oben schon erwähnten Arten aus den Cerrados.

Ein weiterer Unterschied zwischen *Bignoniaceae* und *Tecomeae* sind die bei ersteren oft vorhandenen interpetiolaren Nektarien, die ein fortschrittlicheres Merkmal darstellen als die haarartigen Nektarien der *Tecomeae*. Die Behaarung des Calyx bei der Gattung *Tabebuia* ist wie das Vorhandensein von Nektarien an der Corolla-Außenseite bei *Anemopaegma* ein systematisches Kriterium. Die Nektarien, die neben den chemischen Abwehrstoffen bei den Bignoniaceen sehr hoch entwickelt sind, locken Ameisen an. Dieser Mutualismus findet sich sogar im Gattungsnamen *Tabebuia* wieder. Er ist aus zwei Tupi-Worten für Holz und Ameisen zusammengesetzt.

Die **Infloreszenzen** können terminal oder axillar stehen. Auch Kauliflorie und Flagelliflorie (*Kigelia*, fledermausbestäubt) kommen vor. Bei *Anemopaegma* ist die Infloreszenz meist wenig, bei *Tabebuia* dagegen stark verzweigt, schirmförmig und oft mit fehlender Hauptachse.

Der **Calyx** ist becherförmig bis röhrenförmig, fünfzählig bis zweilappig oder spathaartig.

Die **Corolla** (Kap. 2.2.2) kann in ihren Abmessungen sehr unterschiedlich sein, von 0,4 cm (*Thynanthus*) bis 35 cm (*Tanaecium jaroba*). Sie ist meist röhrig mit einem Paar longitudinaler Schienen am Grunde der Röhre. Die Kronröhre endet in zwei oberen und drei unteren Lappen. Farblich lassen sich zwei große Gruppen, die

rötlich-violetten und die gelben, voneinander abgrenzen. Bei fast allen Blüten finden sich an der Corollenbasis drüsige Haare.

**Stamina** sind gewöhnlich vier vorhanden mit jeweils einer Ausnahme bei den *Tecomeae* (*Catalpa* 2) und den *Bignonieae* (*Pseudocatalpa* 2). Einige altweltliche Bignoniaceen besitzen noch fünf Staubgefäße. Die zweite Theke der Antheren fehlt bei der Sektion Monolobos der Gattung *Jacaranda*. Das fünfte Stamen ist zum Staminodium umgebildet, das bei *Jacaranda* und *Digomphia* groß und mit drüsigen Haaren besetzt ist (MORAWETZ 1982).

Das **Pistill** trägt eine zweilappige Narbe, hat meist einen langen Griffel und ist von einheitlichem Bau, während das Ovarium differenzierter ist. Das Ovarium ist aber immer bilocular mit Septum und axillärer Plazentation.

Das Fehlen des normalerweise vorhandenen **Diskus** soll laut GENTRY (1980) mit der "multiple-bang" Phänologie korreliert sein (s. S. 9).

Der großen Überzahl der **Öffnungsfrüchte** bei den *Bignonieae* und *Tecomeae* stehen die wenigen Schließfrüchte der *Crescentieae*, *Schlegelieae* und *Coleeae* gegenüber. Erstere sind zweiteilige Kapseln mit Septum und parallel (*Bignonieae*) oder senkrecht (*Tecomeae*) zum Septum gelegenen Samenanlagen.

Die **Samen** der Öffnungsfrüchte sind geflügelt und anemochor. Meist sind die Samen doppelt geflügelt, seltener sind sie, wie bei *Anemopaegma* und *Jacaranda*, ganz umrandet (MORAWETZ 1982). Variationen innerhalb einer Gattung lassen sich durch den Verbreitungsmodus erklären. So tritt mehrfach der Wechsel von Wind- zur Wasserverbreitung auf. Diese beiden effektiven Verbreitungsmodi sind mit dem großen Verbreitungsareal der jeweiligen Arten gekoppelt, wohingegen die Endozoochorie bei Schließfrüchten zu eng begrenzten Vorkommen, bisweilen sogar zu Endemismen führen soll (GENTRY 1980).

### 2.2.2 Blütentypen und Einteilung der Blühweisen

GENTRY (1974) stellte für die Bignoniaceen 10 morphologische Blütentypen auf, die im folgenden kurz erläutert werden sollen. Anschließend wird GENTRY's (1974) Einteilung der Blühverläufe beschrieben.

**Blütentypen** (die Zahlen in Klammer verweisen auf den Blühverlauf)

**Anemopaegma-Typ:** röhren- bis glockenförmige Blüte mit ovalem Querschnitt der Öffnung; offenmundige Bienenblüte, ursprünglicher Blütentyp (2,3,4)

**Thynanthus-Typ:** kurze, kleine Corolla mit weiter oder zweilippiger Öffnung; kleine Bienen- und Schmetterlingsblüte (3)

**Pithecoctenium-Typ:** dicker Kelch und zumindest basal dicke Corolla mit vielen Sperrhaaren, Knick oder Biegung in der Mitte der Corolla; *Xylocopa*-Blüte (3,[2])

**Amphilobium-Typ:** pseudokleistogame Blüte mit doppeltem Kelch (Nektarproduktion, ameisenanlockend); Blüte für starke Bienen, die die Corolla auseinanderdrücken können (2)

**Cydista-Typ:** dorsiventral zusammengedrückte Bienenblüte (5)

**Tanaecium-Typ:** lange röhrenartige Corolla, weiß, schwerer süßlicher Geruch; Nachtfalterblüte (3)

**Martinella-Typ:** Corolla dick, lang und schmal, rot-orange ohne Geruch; Kolibriblüte (3)

**Spathodea-Typ:** weit glockenförmig nach oben geöffnete Blüte, mit Sitzmöglichkeit für Vögel auf Blütenstiel oder Infloreszenzachse, kein Geruch, rot, viel Nektar; Vogelblüte (3)

**Crescentia-Typ:** dicke, weit glockenförmige Blüte, grünlich weißlich, säuerlicher Geruch, cauliflor oder ramiflor; Fledermausblüte (1)

**Kigelia-Typ:** große, dick-campanulate und exponierte Fledermausblüte (1)

## Blühverlaufstypen

1. **Steady-state:** wenige Blüten pro Individuum und Tag über lange Zeit (das ganze Jahr); Bienen ("Trapliner") oder Fledermäuse als Bestäuber
2. **Modifizierter steady-state:** wenige Blüten während 3 bis 8 Wochen, geringe Saisonalität, Bienen als Bestäuber
3. **Cornucopia-Typ:** definierte Blühperiode mit langsamem Anstieg, ausgeprägter Vollblüte und langsamem Abfall, weniger synchron einige Wochen bis ein paar Monate. Sympatrische Arten mit versetzten Blühperioden; wenige aber konstante Bestäuberarten, streng saisonal
4. **Big-bang:** alle Blüten in wenigen (4 - 6) Tagen, alle Individuen synchron während der Trockenzeit; viele unterschiedliche Bestäuber, Opportunisten
5. **Multiple-bang:** alle Blüten eines Blühabschnittes hochsynchronisiert, mehrere Blühphasen übers Jahr verteilt, viele ohne Nektar; "naive" Bienen, Gelegenheitsbesucher

## 2.3 Standorte und Untersuchungsmethoden

### 2.3.1 Standorte

Alle natürlich vorkommenden Arten bis auf *Cyristax antisiphilitica* wurden auf der Fazenda Agua Limpa (FAL) ca. 20 km südöstlich von Brasilia untersucht. Diese etwa 65 km<sup>2</sup> große Fazenda ist der Universidade de Brasilia (UNB) angegliedert und wird nur in einem kleinen Bereich von der agrarwissenschaftlichen Fakultät genutzt. Der größte Teil der Vegetation auf der Fazenda ist im natürlichen Zustand erhalten. Die FAL beherbergt alle Typen des Cerrado und des Galeriewaldes, wie sie für Zentralbrasilien typisch sind. Die Vegetation wurde von verschiedenen Kur-

sen der UNB untersucht. Die Ergebnisse und Arbeiten von RATTER (1980) bildeten die Grundlage für eine floristische Bewertung und die Auswahl der Standorte. In Abbildung 2 ist eine Karte der FAL wiedergegeben. Die Untersuchungsstandorte sind mit "x" markiert.

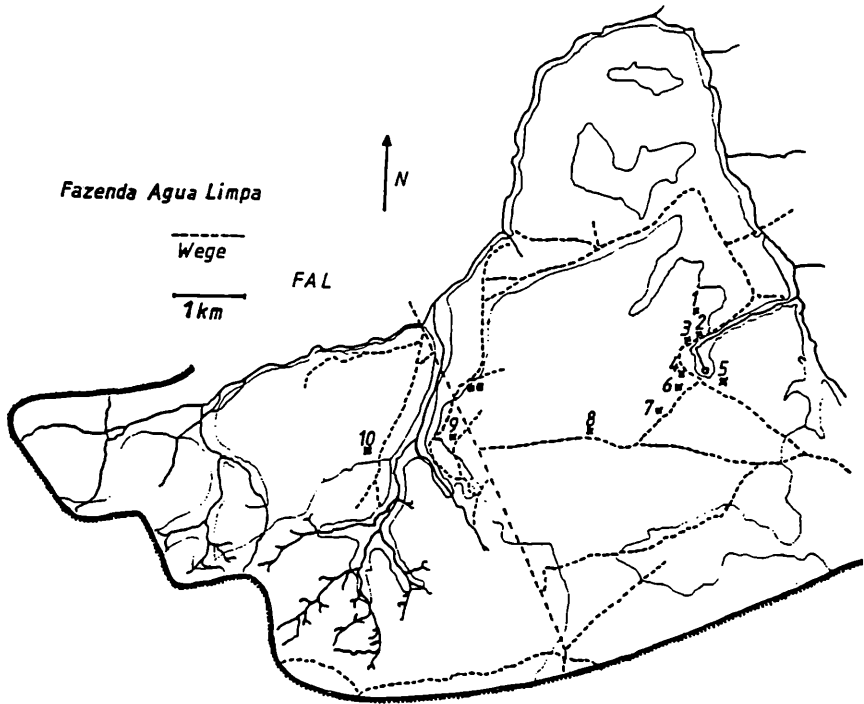


Abb. 2: Fazenda Agua Limpa (FAL) Standorte: 1, 2 *Tabebuia caraiba*, 3 *T. ochracea*, 4, 5, 6 *Zeyhera digitalis*, *Arrabidaea sceptrum*, *Memora pedunculata*, *Anemopaegma glaucum*, *A. arvense*, 7 *Arrabidaea brachypoda*, 8 *Jacaranda simplicifolia*, 9 *J. ulei*, *J. rufa*, 10 *J. caroba*

*Cybistax antisyphilitica* wurde an einem anderen Standort ca. 35 km nordwestlich von Brasilia in der Nähe des Steinbruchs Fer Cal untersucht. Das Gebiet ist im Gegensatz zur FAL sehr hügelig und von tiefen Tälern durchzogen. Das gesamte Areal wird überwiegend nicht oder nur sehr extensiv genutzt. Die Vegetation besteht hauptsächlich aus Campo cerrado und Cerrado s. str. Die untersuchte Population von *Cybistax antisyphilitica* ist in etwa 10 m Entfernung von einem wenig befahrenen Weg lokalisiert. In der näheren Umgebung konnten keine anderen Bignoniaceen außer einem kleinen Strauch von *Arrabidaea sceptrum* gefunden werden.

Der dritte Standort war das Campusgelände der UNB. Das Gelände war ehemals von Cerrado s. str. bedeckt und wurde vom Unterwuchs befreit. Alle größeren Bäume wurden aber verschont. In etwa 1 km Entfernung vom Campusgelände befand sich ein Restbestand des ursprünglichen Cerrado. In der näheren Umgebung der Universitätsgebäude waren die untersuchten nicht heimischen Arten ange-



pflanzt. Die untersuchten Bestände hatten ein Alter zwischen 15 und 20 Jahren, bis auf den Bestand von *Tabebuia roseo-alba*, der zwischen 5 und 10 Jahre alt war. Eine weitere Baumgruppe von *Tabebuia roseo-alba*, die beobachtet, von der aber keine Werte erhoben wurden, war ca. 30 Jahre alt. Diese Bestände zeichneten sich im Gegensatz zu jenen aus dem Cerrado durch eine einheitliche Altersstruktur aus.

Die Standorte liegen alle auf etwa 900 m über NN und sind hinsichtlich der abiotischen Gegebenheiten wie Böden und klimatische Faktoren vergleichbar. Das Campusgelände zeichnet sich aber durch das Fehlen vieler Cerrado-Straucharten und das Vorhandensein einer Reihe von nicht heimischen Arten aus, die Einfluss auf die Bestäuberpopulationen haben können. Die Bestäuberfauna (nur Wespen und Bienen) im Cerrado wird von A. RAW (pers. Mitt.) auf ca. 300 blütenabhängige Arten geschätzt und dürfte im abwechslungsreicheren Stadtrandgebiet noch etwas höher sein.

## 2.3.2 Untersuchungsmethoden

### 2.3.2.1 Biomassedaten

Zur Ermittlung der vegetativen Biomasse wurde das Zylindervolumen bei allen blühenden Pflanzen der Populationen berechnet. Das Zylindervolumen ergibt sich aus der Grundfläche des Stammes bzw. Sprosses mal der Höhe der Pflanze, wobei die Grundfläche bei den Bäumen aus dem in Brusthöhe gemessenen Durchmesser ermittelt wurde. Bei den Sträuchern wurden die Durchmesser sämtlicher Sprosse in 30 cm Höhe über dem Boden zur Grundflächenberechnung addiert, eine Methode, die sich im Cerrado bewährt hat (EITEN pers. Mitt.).

Von den so vermessenen und markierten Pflanzen wurden die Blattfläche und die anderen Biomassedaten ermittelt. Zur Berechnung der mittleren Blattfläche wurde mit einem Raster aus Quadraten (0,5 cm Seitenlänge) von 30 Blättern die Blattfläche ermittelt. Die Gesamtblattfläche einer Pflanze ergab sich aus der Multiplikation der mittleren Blattfläche mit der durchschnittlichen Zahl der Blätter pro Pflanze.

Die Bestimmung des mittleren Blattgewichts jeder Art erfolgte an jeweils 100 Blättern, die zwei Tage lang bei 60 Grad getrocknet worden waren. Das mittlere Gewicht eines Blattes multipliziert mit der Blattzahl pro Pflanze ergab das Blattgewicht pro Pflanze.

Um die Biomassedaten auf eine Fläche beziehen zu können, wurde das Areal der blühenden Pflanzen jeder Population während der Vollblüte bestimmt. Zusätzlich wurden zur gleichen Zeit die Entfernungen zwischen den blühenden Pflanzen gemessen, um Aussagen über die Flugdistanzen der Bestäuber treffen zu können.

Die Zählung der Infloreszenzen für die Berechnungen zum Aufwand für die Bestäubung (ASB) erfolgte während der Vollblüte an den markierten Pflanzen. Die Zahl der Blüten und Knospen ist an jeweils 20 Infloreszenzen bestimmt worden. Durch Multiplikation beider Werte konnte die Zahl der Blüten pro Pflanze berech-

net werden. Die Blüten wurden in ihre Teile zerlegt und nach dem Trocknen gewogen, um so das Blütengewicht pro Pflanze und die Biomasseverteilung auf die einzelnen Blütenorgane zu erhalten.

Die Anzahl der Samenanlagen konnte mit einem Binokular am freipräparierten Septum gezählt werden. Für die Pollenzählungen wurden einzelne in Alkohol konservierte ungeöffnete Antheren in jeweils 1 ml Wasser mit etwas Benetzungsmittel zerdrückt und möglichst vollständig von Pollen befreit. Die Pollenkörner aus 0,1 ml der gut vermischten Lösung wurden in einer Zählkammer ausgezählt.

Die Aufwendungen für Früchte und Samen (ASK) wurden bei allen markierten und fruchtenden Pflanzen ermittelt. Dazu wurden die Früchte pro Pflanze gezählt. Soviel reife und trockene Früchte wie möglich wurden gewogen und die Samen der Früchte gezählt und ebenfalls gewogen. Das Gewicht der Fruchtwandung wurde aus der Differenz zwischen Fruchtgewicht und Samengewicht pro Frucht berechnet.

### 2.3.2.2 Phänologische Daten

Zur Erhebung der phänologischen Daten wurden jeden zweiten Tag während der Blühzeit die Anzahl der offenen Blüten pro Pflanze, die Zahl der blühenden Infloreszenzen pro Pflanze und die Zahl der blühenden Pflanzen in der Population festgehalten. War es nicht möglich die offenen Blüten einer Pflanze zu zählen, mußte aus 20 Infloreszenzen die durchschnittliche Zahl der offenen Blüten pro Infloreszenz berechnet und diese mit der Zahl der blühenden Infloreszenzen multipliziert werden. Da nicht jeden zweiten Tag die Blüten aller Pflanzen gezählt werden konnten, wurde versucht repräsentative Individuen auszuwählen, d.h. es wurden kleine, mittlere und große Pflanzen jeder Art ausgesucht.

Intensive Untersuchungen zur Entwicklung einer Einzelblüte fanden an mindestens 10 markierten Blüten jeder Art statt. Beachtung fanden insbesondere die Dauer der Nektarproduktion, die Zeit der Pollenpräsentation und die Aufblühzeiten.

Die Nektarproduktion wurde an frei zugänglichen und an eingebeutelten Blüten gemessen. Zufällig ausgewählte frei zugängliche Blüten geben die Nektarmengen als "standing crop" wieder. Die Nektarproduktion eines Tages wurde gegen 18.00 Uhr an eingebeutelten Blüten gemessen.

Zur Entnahme der geringen Nektarmengen wurde folgende Methode entwickelt. Die gesamte Corolla ließ sich bei allen Arten leicht vom Blütenboden trennen. Dabei blieb der Nektar vollständig im unteren Bereich der Kronröhre haften und konnte zur Messung des Zuckergehalts auf ein Refraktometer übertragen werden. Mit Hilfe einer durchsichtigen Plastikfolie, in die kleine Quadrate (2,5 mm Seitenlänge) eingezeichnet waren, konnte die Bedeckung der Meßfläche des Refraktometers mit Nektar gemessen werden. Dazu wurde die Plastikfolie über den Deckel der Meßfläche gelegt und die Quadrate ausgezählt. Anhand einer Eichung war es möglich die Nektarmengen zu bestimmen. Gemessen wurden die

Nektarmengen und -konzentrationen für "standing crop" von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr in halbstündigen Etappen. Die Differenz zwischen der Nektartagesproduktion und dem "standing crop" gibt, abgesehen von einer geringen Verdunstungsrate, ungefähr die von den Bestäubern entnommene Nektarmenge wieder.

Aus der durchschnittlichen Nektarproduktionsdauer einer Blüte und der mittleren Zahl der Blüten pro Pflanze wurde die Gesamtnektarproduktion einer Pflanze berechnet.

### 2.3.2.3 Bestäuberuntersuchungen

Die Bestäuberbesuche wurden zu verschiedenen Tageszeiten und an unterschiedlichen Pflanzen gezählt. Dabei wurden drei Phasen der Blühperiode abgedeckt: 1. zu Beginn der Blühphase, 2. etwa bei der Hälfte der maximalen Blütenmengen und 3. zur Vollblüte. Bei den Sträuchern war es möglich, die Bestäuberbesuche der gesamten Pflanze zu zählen. Bei den Bäumen wurden jeweils fünf bis zehn Infloreszenzen beobachtet und die Bestäuberbesuche für die Gesamtpflanze berechnet. Die beobachteten Infloreszenzen waren im Entwicklungszustand uneinheitlich.

### 2.3.2.4 Fortpflanzungssystem und Keimversuche

Das Fortpflanzungssystem wurde mit Hilfe von eingebeutelten Blüten untersucht. Jeweils 20 eingebeutelte und somit vor Fremdbestäubung geschützte Blüten wurden ohne weitere Behandlung belassen, um zu sehen, ob sich die Blüten selbst bestäuben und befruchten können. 20 weitere eingebeutelte Blüten wurden manuell mit Pollen aus der gleichen Blüte bestäubt, um Aussagen über die Kompatibilitätsverhältnisse zu gewinnen.

Mit den Arten, die ausreichend Samen produzierten, wurden im Gewächshaus in Giessen Keimungsversuche (jeweils 50 - 100 Samen) durchgeführt. Es fehlten die beiden Arten *Jacaranda rufa* und *Jacaranda simplicifolia*.

### 2.3.2.5 Statistische Berechnungen und Auswertungen

Da Überprüfungen bei vielen erhobenen Werten keine Normalverteilung ergaben, wurden die Korrelationskoeffizienten nach zwei unterschiedlichen Methoden berechnet. Die Korrelationskoeffizienten sind im Text dementsprechend mit  $r_p$  (Pearson, Korrelation bei normal verteilten Daten) und  $r_s$  (Spearman, Rangkorrelationskoeffizient) gekennzeichnet. An Stelle der üblichen Standardabweichungen sind zum besseren Vergleich bei den teilweise sehr unterschiedlichen Mittelwerten die Variationskoeffizienten (cv %) angegeben. Dieser gibt die Standardabweichung prozentual zum Mittelwert an.

Die Zahl der nektarführenden Blüten wurde folgendermaßen berechnet. Da jeden zweiten Tag die offenen Blüten gezählt wurden, konnte somit die Zahl der neuen Blüten (jünger als zwei Tage) berechnet werden. Die Dauer der Nektarproduktion einer Blüte war bekannt. Aus beiden Werten ergibt sich die Zahl der

nektarproduzierenden Blüten pro Pflanze. Da Pollen wie auch Nektar in den meisten Fällen nicht länger als einen Tag vorhanden waren, entspricht die Zahl der nektarproduzierenden Blüten der der pollenpräsentierenden.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Charakterisierung der untersuchten Arten

##### 3.1.1 Liste der untersuchten Arten

ART	ABKÜRZUNG
<i>Tabebuia caraiba</i> (Mart.) Bur.	Tcar
<i>T. ochracea</i> (Cham.) Standl.	Toch
<i>T. serratifolia</i> * (Vahl) Nichols.	Tser
<i>T. impetiginosa</i> * (Mart. ex D.C.) Standl.	Timp
<i>T. rosea</i> * (Bertol.) DC.	Tros
<i>T. roseo-alba</i> * (Ridley) Sandw.	Tral
<i>Cybistax antisiphilitica</i> (Mart.) Mart.	Cant
<i>Spathodea campanulata</i> * Beauvois	Scam
<i>Tecoma stans</i> * (L.) Juss. ex H.B.K.	Tsta
<i>Jacaranda caroba</i> (Vell.) DC.	Jcar
<i>J. ulei</i> K. Schum.	Jule
<i>J. rufa</i> Manso	Jruf
<i>J. simplicifolia</i> K.Schum.	Jsim
<i>Arrabidaea brachypoda</i> Bur.	Abra
<i>A. sceptrum</i> (Cham.) Sandw	Asce
<i>Anemopaegma glaucum</i> Mart.	Agla
<i>A. arvense</i> (Vell.) Stellf. ex de Souza	Aarv
<i>Zeyhera digitalis</i> (Vell.) Hoehne	Zdig
<i>Memora pedunculata</i> (Vell.) Miers	Mped

Die obige Liste gibt alle untersuchten Arten mit einer Abkürzung wieder, die im weiteren in den Tabellen und Abbildungen benutzt wird. Von den aufgelisteten Arten kommen bis auf *Tabebuia serratifolia*, *T. impetiginosa*, *T. rosea*, *T. roseo-alba*, *Spathodea campanulata* und *Tecoma stans* alle natürlicherweise im Untersuchungsgebiet vor. Alle mit "\*" gekennzeichneten Arten wurden auf dem Campusgelände der UNB, wo sie angepflanzt waren, untersucht.

##### 3.1.2 Wuchsformen

Die untersuchten Arten lassen sich nach der Wuchsform in zwei Gruppen einteilen (Tab. 1). Die ersten neun Arten sind kleinere oder größere Bäume. *Tecoma stans* wurde allerdings nur als Busch angetroffen, obwohl er auch als kleiner Baum wachsen kann. Die anderen zehn Arten sind Sträucher; beide *Anemopaegma*-Arten sind niedrigwüchsig.

Tab. 1: Wuchsformen, maximale Baumhöhe im Cerrado und Infloreszenztypen der untersuchten Arten (T = dekussierter Thyrsus, t = dekussierter, gestauchter T., lt = lockerer T., wt = wirteliger T., rt = reduzierter T.)

ART	WUCHS-FORM	HÖHE [m]	INFLORESZENZ-TYP
<i>Tabebuia caraiba</i>	Baum	7	t
<i>T. ochracea</i>	Baum	7	t
<i>T. serratifolia</i>	Baum	15	t
<i>T. impetiginosa</i>	Baum	10	t
<i>T. rosea</i>	Baum	12	t
<i>T. roseo-alba</i>	Baum	10	t
<i>Cybistax antisyphilitica</i>	Baum	7	lt
<i>Spathodea campanulata</i>	Baum	11	wt
<i>Tecoma stans</i>	Baum	3	T
<i>Jacaranda caroba</i>	Strauch	1,8	T
<i>J. ulei</i>	Strauch	1,5	T
<i>J. nifa</i>	Strauch	1	T
<i>J. simplicifolia</i>	Strauch	1,5	T
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	Strauch	1,8	T
<i>A. sceptrum</i>	Strauch	2	T
<i>Anemopaegma glaucum</i>	Strauch	0,5	rt
<i>A. arvense</i>	Strauch	0,5	rt
<i>Zeyhera digitalis</i>	Strauch	2,5	T
<i>Memora pedunculata</i>	Strauch	3	T

Abbildung 3 gibt die maximale Wuchshöhe der Arten im Cerrado wieder und zeigt die Darbietungshöhe der Blüten (Früchte, Samen). Die größte Höhe, die von den Bäumen laut Literatur erreicht werden kann, wurde im Cerrado bei keiner Art vorgefunden.

Die drei Cerradobaumarten (*Tabebuia caraiba*, *Tabebuia ochracea*, *Cybistax antisyphilitica*) erreichen mit einer Höhe von sieben Metern die oberste Kronenschicht des Cerrado. Die Krone von *Cybistax antisyphilitica* ist gut ausgebildet und regelmäßig verzweigt. *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea* wachsen im Cerrado mit unregelmäßiger Krone und vielen in der Ausbildung unterdrückten Trieben. Verglichen mit diesen Arten wiesen die Individuen der angepflanzten Arten (Campus der UNB) stark verzweigte und regelmäßige Kronen auf.

Alle Sträucher sind durch ein Xylopodium gekennzeichnet, und die meisten zeigen nur eine geringe Verzweigungstendenz des oberirdischen Sproßsystems. Ausnahmen hiervon sind *Arrabidaea brachypoda* und die beiden *Anemopaegma*-Arten, deren Sprosse knapp über dem Boden mehrfach verzweigen.

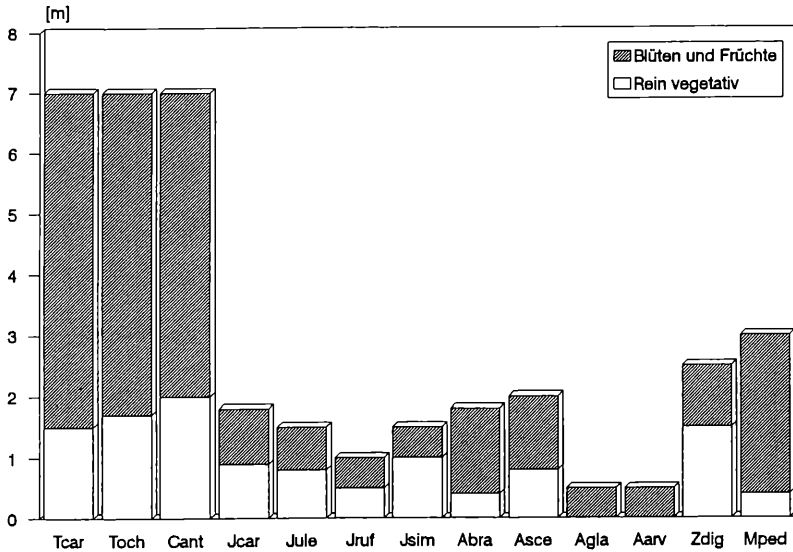


Abb. 3: Maximale Wuchshöhe im Cerrado

Der Sproß der *Jacaranda*-Arten weist ab einer Höhe von etwa 0,5 m ein bis drei kurze Seitentriebe auf. *J. rufa* hat überhaupt keine Seitentriebe. Auch *Memora pedunculata* und *Zeyhera digitalis* bilden nur einen Hauptsproß aus, allerdings wachsen nach der ersten Blühphase bei *M. pedunculata* manchmal ein bis zwei basale Nebensprosse (Bereicherungssprosse) aus. Auch *Z. digitalis* weist als älteres Exemplar manchmal ein oder zwei Nebensprosse auf, aber der reproduktive Abschnitt der Pflanze ist regelmäßig und oft verzweigt.

Die Baumarten des Cerrado (*Tabebuia caraiba*, *T. ochracea* und *Cydistax anti-syphilitica*) beginnen zu blühen, wenn sie eine Höhe von etwa 1,5 m - 1,8 m erreicht haben. Bis zu einer Höhe von ca. 7 m werden Blüten ausgebildet. Die *Anemopaegma*-Arten beginnen bereits sehr früh, ab einem Alter von 2 Jahren, zu blühen. Zweige mit Blüten (Früchten) liegen bei ihnen manchmal am Boden. Die anderen Sträucher blühen in einer Höhe zwischen etwa einem halben Meter und drei Metern. Aufgrund der verschiedenen Wuchsformen ergibt sich eine Verteilung gleichartiger Blüten vom Boden bis in eine Höhe von 7 m. Dabei decken die Bäume naturgemäß mit etwa fünf Metern den größten Bereich ab, konkurrieren aber in der Schicht von ca. 1,5 m bis 3 m mit den Sträuchern (s. Kap. 3.4).

Die Bäume beginnen erst mit dem Blühen, wenn sie die untere dichte Strauch- und Grasschicht überwachsen haben. Die Sträucher blühen meist oberhalb der Grasschicht. Die niedrigsten Arten (Individuen) wachsen oft an Orten, wo die Grasschicht spärlich ausgebildet ist. Eine Ausnahme stellt *Jacaranda rufa* dar, die zum größten Teil von Gräsern überwuchert war (s. Kap. 3.6). Die Blüten von *Zeyhera digitalis* (kolibribestäubt) und *Memora pedunculata* werden mit zunehmender Blühdauer aufgrund des Infloreszenzwachstums immer höher exponiert. So können die Infloreszenzen von *Memora pedunculata* nach und nach bis zu 3,5 m Länge auswachsen.

### 3.1.3 Infloreszenzen

#### 3.1.3.1 Infloreszenzaufbau und -verzweigung

Bei allen untersuchten Arten sind die Blüten in wenigen lockeren oder zahlreichen dichten Infloreszenzen angeordnet. Die Infloreszenz stellt einen dichasialen (doppelten) Thyrsus dar. Die Stellung der Seitentriebe ist immer dekusiert, wird aber zusammen mit der Verzweigung apikal unregelmäßiger.

Die Infloreszenzachse der *Tabebuia*-Arten ist gestaucht. Durch apikal abnehmendes Längenwachstum der Seitentriebe entsteht dadurch am Anfang des Blühens der Eindruck einer Dolde, die sich bei voller Blüte einer Infloreszenz über eine halbkugelartige Gestalt bis zur fast vollkommenen Kugel weiterentwickeln kann.

Wie in Abbildung 4 zu sehen, läßt sich die Gattung *Tabebuia* anhand der Infloreszenzverzweigung in zwei Gruppen untergliedern. Stark verzweigt sind die Infloreszenzen von *Tabebuia caraiba*, *T. impetiginosa* und *T. rosea*. Die Infloreszenzhauptachse ist bei diesen Arten gestaucht, während die Seitentriebe länger gestreckt aber mehrfach verzweigt sind.

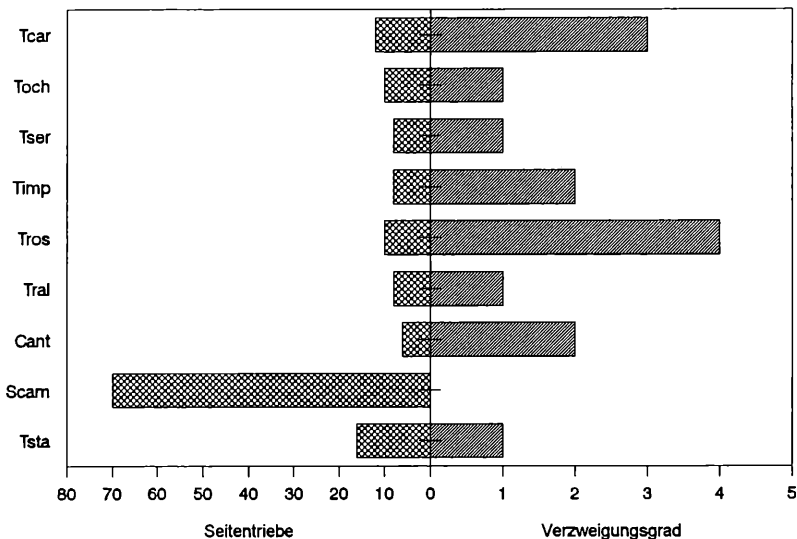


Abb. 4: Infloreszenzverzweigung - Bäume

Im Gegensatz dazu sind bei *Tabebuia ochracea*, *T. serratifolia* und bei *T. roseo-alba* auch die Seitentriebe im Wachstum reduziert. Desweiteren sind die Seitentriebe nur noch einmal verzweigt. Daraus resultiert eine geringere Blütenzahl pro Infloreszenz (Abb. 6) und eine eher kegelartige Gestalt der voll aufgeblühten Infloreszenz.

Auch bei *Cybistax antisiphilitica* ist die Hauptachse der Infloreszenz etwas gestaucht, doch entsteht durch die geringere Anzahl der Seitentriebe eine aufgelockerte Infloreszenz.

Die Infloreszenz von *Spathodea campanulata* läßt zwar noch den ursprünglich dichasialen Bau erkennen, bildet jedoch pro Seitentrieb nur noch eine Blüte aus. Außerdem rücken die dekussierten Seitentriebe zusammen, so daß der Eindruck eines Wirtels entsteht. Die nicht geöffneten Blüten sind an der Spitze der Infloreszenz, die über lange Zeit weiter wächst, kegelartig angeordnet und von einem festen Kelch geschützt. So entsteht für die Bestäuber (Vögel) ein zentraler Sitzplatz, von dem aus die tieferliegenden, nach und nach aufblühenden Blüten bequem erreicht werden können. Im Ausgleich zum geringen Verzweigungsgrad werden die meisten (70) Seitentriebe ausgebildet. Bei den anderen Bäumen beträgt die Anzahl der Seitentriebe zwischen 6 (*Cybistax antisiphilitica*) und 12 (*Tabebuia caraiba*).

Die Infloreszenz von *Tecoma stans* wirkt im späteren Blühstadium durch mehrere basal angelegte Bereicherungssprosse wie eine aus Trauben zusammengesetzte Gesamtinfloreszenz, da die Seitentriebe nur noch einmal verzweigen. Die Anzahl der Seitentriebe (16) ist gegenüber den anderen Bäumen etwas erhöht.

Für die Straucharten (Abb. 5) ist eine allgemein stärker aufgelockerte Struktur der Infloreszenzen typisch. Insgesamt läßt sich eine weniger klare Gliederung der Attraktionseinheiten bei den Sträuchern feststellen. Die Zahl der Seitentriebe pro Infloreszenz beträgt zwischen 4 (*Anemopaegma arvense*) und 26 (*Memora pedunculata*), der maximale Verzweigungsgrad liegt zwischen 0 (*Anemopaegma arvense*) und 3 (*Jacaranda ulei*, *Arrabidaea sceptrum*).

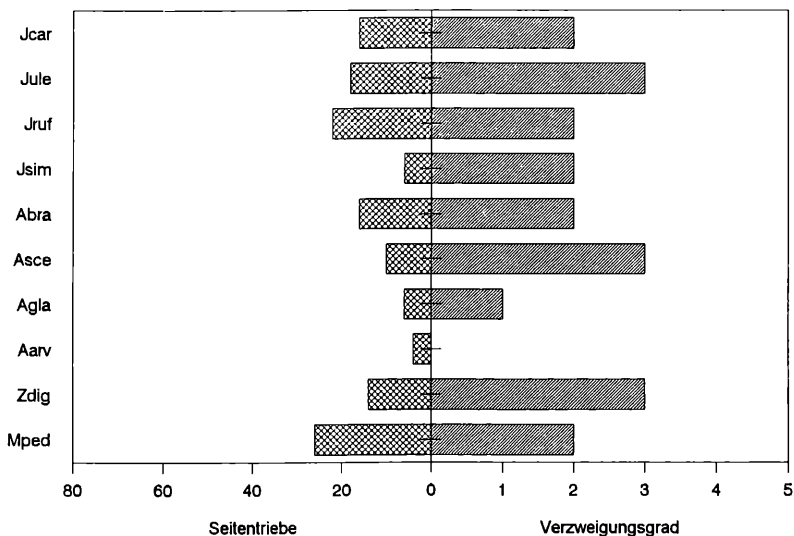


Abb. 5: Infloreszenzverzweigung - Sträucher



Eine deutlichere Strukturierung der Infloreszenzen läßt sich bei *Jacaranda* erkennen. So bildet *J. ulei* eine stark verzweigte Infloreszenz aus und nur wenige Infloreszenzen pro Pflanze. Bei *Jacaranda caroba* finden sich dagegen mehr Infloreszenzen pro Pflanze, die Infloreszenz selbst ist aber weniger verzweigt. *Jacaranda rufa* bildet nur noch eine Infloreszenz pro Pflanze aus. Durch die erhöhte Anzahl der Seitentriebe wird die Blütenzahl pro Infloreszenz und damit pro Pflanze ausgeglichen. Ähnlich wie *Tecoma stans* bildet auch *Jacaranda simplicifolia* Bereicherungssprosse der Infloreszenz aus. Dieser Infloreszenzbau ist bei beiden Arten mit einer recht langen und kontinuierlichen Weiterentwicklung der Infloreszenzen und damit auch mit einer langen Blühphase verbunden (s. Kap. 3.4).

Auch in der Gattung *Arrabidaea* lassen sich zwei verschiedene Bauprinzipien erkennen. *Arrabidaea brachypoda* zeigt weniger verzweigte Infloreszenzen, die mehr Seitentriebe erster Ordnung entwickeln. Bei *Arrabidaea sceptrum* ist es umgekehrt.

Beide *Anemopaegma*-Arten bilden wenige Seitentriebe pro Infloreszenz aus, und der Verzweigungsgrad ist ebenfalls klein. *A. arvense* blüht zumeist nur mit ein oder zwei Blüten. *Zeyhera digitalis* hat dagegen sehr viele Seitentriebe pro Infloreszenz, und auch der Verzweigungsgrad ist höher. Dies gilt auch für *Memora pedunculata*, obwohl ihre Infloreszenzen nur bei den untersten zwei bis vier Seitentrieben öfter verzweigen. *Memora pedunculata* hat die meisten Seitentriebe pro Infloreszenz (26) der untersuchten Sträuchern.

### 3.1.3.2 Anzahl der Blüten und Infloreszenzen

Die mittlere Zahl der Blüten pro Infloreszenz liegt bei den Bäumen (Abb. 6) zwischen 5,6 (*Tabebuia roseo-alba*) und 981,8 (*Tecoma stans*, ohne Bereicherungssprosse ca. 400). *T. stans* hat mit großem Abstand die meisten Blüten. Die Bäume aus dem Cerrado, *Tabebuia caraiba* (42,4), *T. ochracea* (31,6), *Cydistax antisiphilitica* (20,1) sowie *T. roseo-alba* und *T. serratifolia* (10,9) haben am wenigsten Blüten pro Infloreszenz. *Tabebuia rosea* (68,7) sowie *T. impetiginosa* (108,8) haben nach *T. stans* die meisten.

Die niedrigsten Werte finden sich bei den Cerrado-Arten (*T. caraiba* 1.641, *T. ochracea* 1.008, *Cydistax antisiphilitica* 1.783). *T. serratifolia* und *T. roseo-alba* erreichen durch die vielen Infloreszenzen pro Pflanze (561,5 und 883,8) entsprechend höhere Werte (6.120, 4.949). Mit jeweils 292,3 und 568 Infloreszenzen pro Pflanze produzieren *T. impetiginosa* und *T. rosea* insgesamt 31.802 und 39.022 Blüten pro Pflanze. Diese Werte werden nur noch von *Tecoma stans* mit 98,2 Infloreszenzen pro Pflanze und 96.413 Blüten pro Pflanze übertroffen. Bei dieser Art ist zu berücksichtigen, daß sie fast ununterbrochen das ganze Jahr blüht (s. Kap. 3.2.4). Die Blüten und Infloreszenzen pro Pflanze beziehen sich bei *T. stans* daher auf ein ganzes Jahr, während die Blühphasen der anderen Arten alle kürzer sind.

Unter den Bäumen haben die drei Cerrado-Arten die wenigsten Blüten pro Pflanze. Selbst der Strauch *Arrabidaea brachypoda* erreicht mit 4.383 Blüten/Pflan-

ze bei durchschnittlich 12,2 Infloreszenzen höhere Werte. *A. brachypoda* hat bei den Sträuchern die meisten Blüten pro Infloreszenz (359,3).

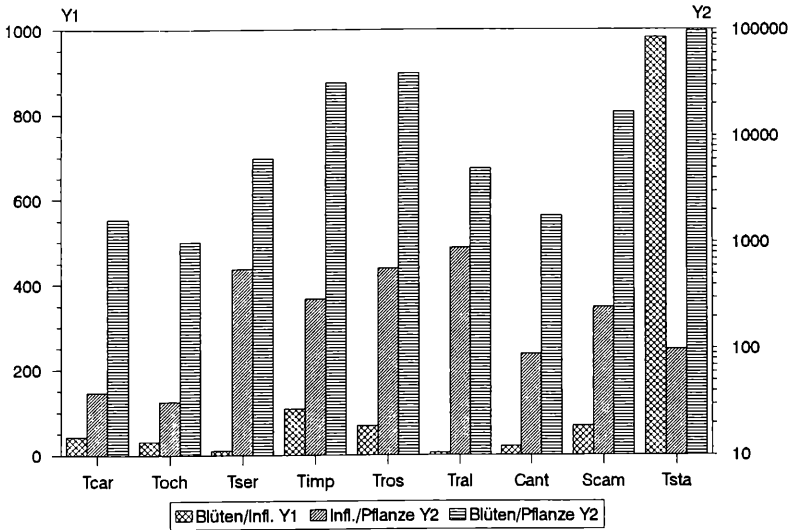


Abb. 6: Blüten und Infloreszenzen - pro Baum

Die wenigsten Blüten pro Infloreszenz stellt bei den Sträuchern (Abb. 7) *Anemopaegma arvense* (3,8), gefolgt von *A. glaucum* (7,6). Die Blütenzahlen pro Infloreszenz sind bei den übrigen Sträuchern unterschiedlich, aber meist höher als bei den Bäumen. Der Mittelwert für die Bäume (ohne *Tecoma stans*) beträgt 44,8 und für die Sträucher 127,2 Blüten pro Infloreszenz. Dagegen haben die Sträucher durchschnittlich weniger Infloreszenzen (4,2) als die Bäume (338,4 ohne *T. stans*). Als Attraktionseinheit besitzen die Infloreszenzen bei den Sträuchern zahlenmäßig ein größeres Gewicht als bei den Bäumen. Über die Bedeutung für den Blühverlauf siehe auch Kap. 3.4.

### 3.1.4 Blüten

#### 3.1.4.1 Blütenmorphologie und -funktion

Die Blüten aller untersuchten Bignoniaceen sind in ihrem Bau bis auf zwei Ausnahmen recht einheitlich. Nach GENTRY (1974) gehören sie zum *Anemopaegma*- und *Cydista*-Typ.

Der aus fünf verwachsenen Kelchblättern bestehende Kelch bildet eine mehr oder weniger kurze, feste Röhre, die zwei- oder dreifach gekerbt ist. Die ebenfalls fünfzählige, sympetale Corolla ist ein nach außen mit fünf Kronlappen mehr oder weniger weit geöffneter Tubus. Die Kronlappen sind bei *Tabebuia* im Knospenstadium typischerweise ineinander gefaltet und bilden eine Tasche, in der die Narbe

liegt. Bei den anderen Arten sind die Kronlappen im Knospenstadium spitzkegelartig übereinander gelegt.

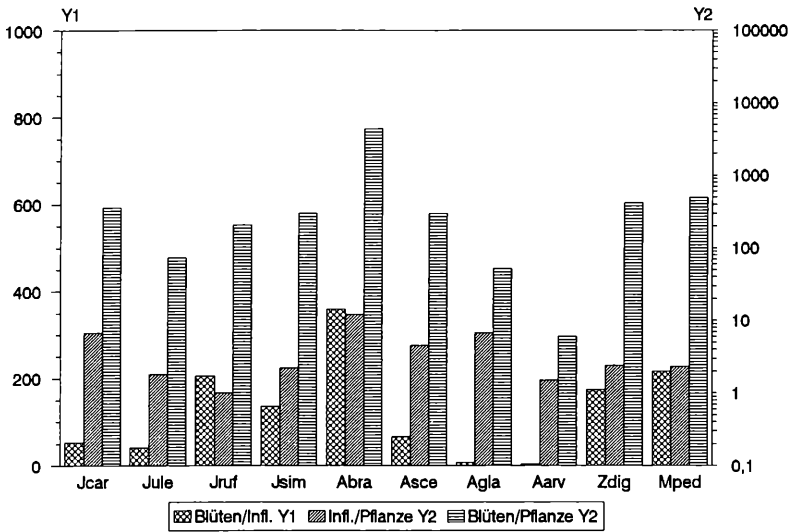
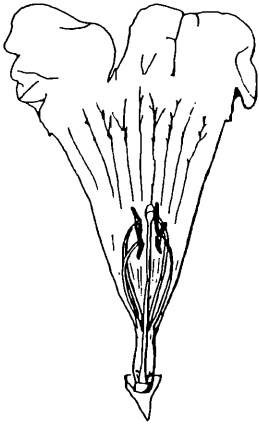


Abb. 7: Blüten und Infloreszenzen - pro Strauch

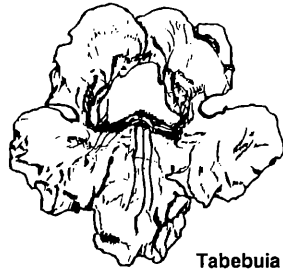
Die Kronröhre ist auf ihrer Unterseite einwärts gewölbt. Diese Einwölbung verläuft schienenartig in Längsrichtung und verengt den Querschnitt der Blüte zu einem mehr oder weniger flachen Oval. Etwas oberhalb des oberständigen Fruchtknotens und des ringwulstartigen Diskus sind die vier Stamina mit der Corolla verwachsen. An ihrer Basis trennen mehrzellige Sperrhaare die enge Kronröhre zum Nektar hin ab. Die Filamente wölben sich zur Oberseite der Kronröhre, so daß die Antheren kurz unterhalb der Narbe dem Griffel und der Krone anliegen. Im unreifen Stadium sind die Antheren zurückgeklappt, während sie reif zu zwei Paaren parallel rechts und links des Griffels liegen und noch vor dem Öffnen der Corolla aufreißen. Die zweilappige Narbe ist zu diesem Zeitpunkt noch geschlossen, öffnet jedoch zugleich mit der Krone. Sie reagiert auf Berührungsreize mit einem Schließen der Narbenlappen innerhalb von etwa 10 - 15 Sekunden. Dieses Phänomen konnte bei allen untersuchten Arten festgestellt werden.

Der Nektar wird vom ringförmigen Diskus, der den oberständigen Fruchtknoten umgibt, abgesondert. Als Sonderfall ist hier *Zeyhera digitalis* zu notieren, deren Blüten keinen Diskus aufweisen. Der Nektar wird statt dessen von der Ovarwandung abgesondert. Durch die Verengung der Corolla am Insertionsort der Stamina entsteht außer bei *Z. digitalis* und *Spathodea campanulata* eine nur für dünne Rüssel zugängliche Nektarkammer.

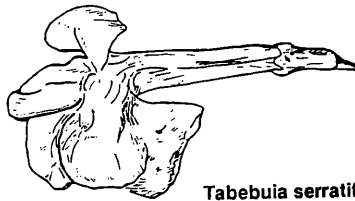
Die Blüten von *Spathodea campanulata* und *Zeyhera digitalis* sind anders gestaltet. Die Krone von *S. campanulata* bildet einen weiten nach oben geöffneten



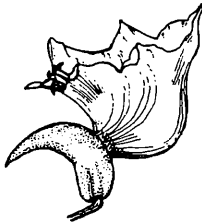
*Tabebuia ochracea*



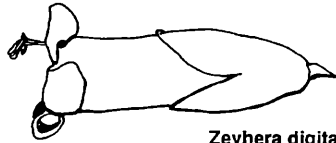
*Tabebuia caraiba*



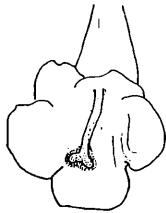
*Tabebuia serratifolia*



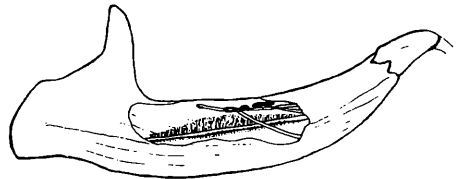
*Spathodea campanulata*



*Zeyhera digitalis*



*Jacaranda caroba*



*Arrabidaea brachypoda*

**Abb. 8:** Blüten der untersuchten Arten

Trichter, dessen Basis zur Infloreszenzachse gekrümmt ist. Die Kronlappen sind aufrecht, und der Trichter verschmälert sich von außen in Richtung Infloreszenzachse. Die Corolla weist daher einen leicht dreieckigen Querschnitt auf, dessen Spitze auf die Infloreszenzachse gerichtet ist. An dieser schmalen Seite befinden sich die Antheren und das Stigma etwas außerhalb der Corolla.

Der Diskus ist gut entwickelt. Zwischen ihm und dem Ovarium befinden sich zahlreiche einfache Haare. Der Kelch ist spathaartig, fest und dick ausgebildet und öffnet sich auf der von der Infloreszenzachse weggerichteten Seite mit einem Längsspalt. Er enthält im Knospenstadium und zur Blütezeit eine gelartige Substanz.

Die Corolla von *Zeyhera digitalis* bildet eine Röhre, die sich zur Mitte etwas erweitert. Die Antheren und das Stigma ragen leicht aus der Röhre heraus. Der Kelch ist zweifach tief eingeschnitten und lang.

Das fünfte Stamen ist bei fast allen Gattungen zu einem unscheinbaren Staminodium reduziert. Bei den *Jacaranda*-Arten ist dieses Staminodium allerdings etwa so lang wie die Kronröhre und mit drüsigen Köpfchenhaaren besetzt. Diese Haare sind am Ende des Staminodiums (Büschel) und auf der Höhe der Antheren und der Narbe besonders dicht und lang. Das Büschel befindet sich von außen sichtbar am Blüteneingang.

Das Staminodium von *Jacaranda* liegt zwischen den beiden Schienen und bewirkt eine Verengung der Blüte. Die Blüte wird durch sie funktionell in zwei unterschiedliche Räume aufgeteilt. Besucher, die zentral in die Blüte vordringen, sind gezwungen, auf dem Staminodium entlangzulaufen. Dies trifft vor allem für größere Besucher zu, während kleinere Besucher auch seitlich neben den Schienen und auf dem Staminodium vordringen können. Alle *Jacaranda*-Blüten sind zudem leicht aufwärts gebogen.

### 3.1.4.2 Blütenfarben und Lockmittel

Nach der Blütenfarbe (Tab. 2) lassen sich die Arten in vier Gruppen zusammenfassen. Neben gelben, rosafarbenen und mehr oder weniger violetten Blüten gibt es noch die grünen Blüten von *Cybistax antisiphilitica*, die roten von *Spathodea campanulata* und die cremefarbenen von *Zeyhera digitalis*.

Nur bei drei Arten treten keine Farbmale auf. *Zeyhera digitalis* und *Memora pendunculata* weisen überhaupt keine Male auf und *Cybistax antisiphilitica* erschien nur bei Gegenlicht im oberen Bereich der Corollainnenseite etwas heller. Leider konnten keine UV-Untersuchungen durchgeführt werden, so daß unklar bleibt, ob die untersuchten Blüten im UV-Bereich Male haben. *Tabebuia caraiba* bekommt nach etwa zwei bis drei Tagen mit Ende der Nektarproduktion der Blüte braune bis schwarze Streifen neben den Schienen. Diese scheinen durch einen unterschiedlich schnellen Alterungsprozeß des Blütengewebes hervorgerufen zu werden.

Bei den Arten mit Farbmalen ist in den meisten Fällen die Oberseite des Kronentubus heller als die Unterseite. Nur bei beiden *Arrabidaea*-Arten sind die

Farben unten heller als oben. *A. brachypoda* besitzt einen weißen Fleck im Schienbereich etwa auf Höhe der Narbe. *A. sceptrum* ist dagegen auf der inneren Oberseite der Röhre insgesamt dunkler gefärbt.

Strichmale, die parallel zu den Schienen verlaufen, finden sich bei *Tabebuia ochracea*, *T. serratifolia*, *T. roseo-alba* und *Tecoma stans*. Sie sind zumeist rötlich bis bräunlich. *Jacaranda simplicifolia* ist parallel zu den Schienen abwechselnd violett und weiß gestreift.

Fleckmale haben *Jacaranda caroba*, *J. ulei* und *J. rufa*. Sie befinden sich auf der inneren Oberseite der Corolla in Höhe der Narbe und verändern ihre Farbe von tiefviolett nach weiß. Auch bei *Tabebuia impetiginosa* und *T. rosea* können Farbänderungen im Verlauf des Blühens beobachtet werden. Die Schienen und der Eingang der Röhre (Fleckmal) sind gelb gefärbt. Dieser Fleck wird bei *T. impetiginosa* nach einem Tag blaßweiß. Die gelblichen Schienen der *Anemopaegma*-Arten verblassen ebenfalls nach einem Tag. Alle Farbänderungen, die festgestellt werden konnten, sind mit der Nektarproduktion und der Pollenpräsentation (s. Kap. 3.4.1) zeitlich verknüpft.

Tab. 2: Blütenfarben und Lockmittel

(S = Strichmale, F = Fleckenmale, W = Schienen andersfarbig)

ART	BLÜTENFARBE	MALE	DUFT	NEKTAR
<i>Tabebuia caraiba</i>	gelb	S	+	+
<i>T. ochracea</i>	knallgelb	S	+	+
<i>T. serratifolia</i>	zitronengelb	S	+	+
<i>T. impetiginosa</i>	tiefmagenta	WF	+	+
<i>T. rosea</i>	graumagenta	W	+	+
<i>T. roseo-alba</i>	rosa,weiß	S	+	+
<i>Cybistax antisiphilitica</i>	grün		+	+
<i>Spathodea campanulata</i>	rot	S		+
<i>Tecoma stans</i>	dunkelgelb	S	+	+
<i>Jacaranda caroba</i>	tiefviolett	S	+	+
<i>J. ulei</i>	dunkelviolett	S	+	+
<i>J. rufa</i>	dunkelpurpur	F	+	+
<i>J. simplicifolia</i>	blaßviolett	S	+	+
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	rotlila	F	+	+
<i>A. sceptrum</i>	rosa	F	+	+
<i>Anemopaegma glaucum</i>	knallgelb,weiß	W	+	+
<i>A. arvense</i>	knallgelb,weiß	W	+	+
<i>Zeyheria digitalis</i>	creme			+
<i>Memora pedunculata</i>	dunkelgelb		+	+

Nektar ließ sich bei allen Arten feststellen (s. Kap. 3.3.1.2), und auch Duftproduktion konnte bei 17 von den 19 untersuchten Arten nachgewiesen werden (Tab. 2). In den meisten Fällen sind die duftproduzierenden "Organe" keulen- oder köpfchenartige Haare (s. unten), die sich an der Basis der Filamente, am Ovarium oder am Griffel befinden. Oft finden sich diese Haare auch in großer Menge auf den Schienen und auf den Kronlappen. Der Duft der Blüten ist in allen Fällen angenehm, leicht und anregend. Besonders intensiv ist der Duft der *Jacaranda*-Arten und von *Cydistax antisiphilitica*. Weniger stark duften *Memora pedunculata*, *Arrabidaea brachypoda* und die *Anemopaegma*-Arten. *Zeyhera digitalis* und *Spathodea campanulata* duften nicht.

### 3.1.4.3 Haare und extraflorale Nektarien

Neben einfachen Haaren, die bei allen Arten zu finden waren, besitzen viele Arten auch die typischen duftproduzierenden Keulen oder Köpfchenhaare (Tab. 3). Außer auf dem Staminodium der *Jacaranda*-Arten finden sie sich bei *Jacaranda rufa* und bei *J. simplicifolia* auch auf dem Kelch. Die Gattungen ohne ausgeprägtes Staminodium bilden Keulenhaare auf Blütenstielen, Calyx, Früchten, Blättern und Zweigen aus. Besonders gehäuft finden sich Keulenhaare bei den *Tabebuia*-Arten.

Sternhaare, die wohl vor allem einen Fraß- oder UV-Schutz darstellen, sind weniger häufig, treten aber in großer Zahl, bei *Tabebuia ochracea*, *T. serratifolia* und *Zeyhera digitalis*, auf. Die Sternhaare von *Arrabidaea brachypoda*, *Tabebuia roseoalba* und *Cydistax antisiphilitica* sind einfacher gebaut und kommen in geringerer Dichte vor.

Ein weiterer Typ von Haaren sind die Schildhaare, die in extremer Ausprägung zu Nektarien umgebildet sind. Ihr Stiel ist in der Epidermis versenkt, und die kreisrunde schildartige Platte sezerniert in den meisten Fällen Nektar. Sie treten in unterschiedlicher Größe auf, und die größten sind zusätzlich in einer von der Epidermis gebildeten Grube versenkt, in die hinein der Nektar abgeschieden wird. Diese letztere Form ist deshalb in der Tabelle auch mit N für Nektarien bezeichnet worden (s. Abb. 8). Sie finden sich besonders häufig bei den Baumarten an den Früchten, Blättern und Zweigen, aber auch auf dem Kelch (*Tabebuia ochracea*, *T. serratifolia* und *Tecoma stans*). Auch die beiden *Anemopaegma*-Arten, *Memora pedunculata* und *Jacaranda simplicifolia* weisen Nektarien am Kelch auf. Bei beiden *Anemopaegma*-Arten sind auch die Corolla und die Früchte stark mit Nektarien besetzt. An Früchten und Blättern finden sie sich bei *Zeyhera digitalis* und *Memora pedunculata*, und an jungen Früchten auch bei *Jacaranda caroba* und *J. ulei*. Kleinere Schildhaare, von denen nicht sicher gesagt werden kann, ob sie Nektar produzieren, sind besonders häufig an der Basis der Filamente, an der Corolla und am Kelch.

Tab. 3: Behaarung und Nektarien, außer Diskus

(\* = Sternhaare, K = Keulenhaare, T = Schildhaare, N = Nektarien)

ART	BLÜTEN- STIEL	CALYX	COROLLA		STAMEN	FRUCHT	BLATT ZWEIG
			außen	innen			
<i>Tabebuia caraiba</i>	K	T				K,N	K,N
<i>T.ochracea</i>	*	*,N				*	*,K,N
<i>T.serratifolia</i>	(*)	*,K,N		T		K,N	K,N
<i>T.impetiginosa</i>	*	K			T	K,N	K,N
<i>T.rosea</i>	K	K			T	K,N	K
<i>T.roseo-alba</i>	K	*			T	K	K
<i>Cybistax antisiphilitica</i>	K		N		T	K,N	*,K,N
<i>Spathodea campanulata</i>							
<i>Tecoma stans</i>	K	N		T	T		K
<i>Jacaranda caroba</i>			T	T	T	N	
<i>J.ulei</i>		T			T	N	
<i>J.rufa</i>		K,T			T		K
<i>J.simplicifolia</i>		K,N			T		
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	*	*			T		
<i>A.scepttrum</i>	T		T	T	T		
<i>Anemopaegma glaucum</i>		N	K,N	N	T	N	K
<i>A.arvense</i>		N	N			K,N	
<i>Zeyhera digitalis</i>		*	*				*,N
<i>Memora pedunculata</i>		K,N			T	K,N	K,N

Insbesondere an den Früchten der Arten mit großen schildförmigen Haaren und Nektarien (*Tabebuia*, *Memora pedunculata*, *Anemopaegma*) wurden sehr viele Ameisen, die den Nektar entnahmen, beobachtet. *Tabebuia serratifolia* und *T. impetiginosa* lockten mit den Nektarien ihrer unreifen Früchte sehr viele kleine Bienen und Wespen an. Bei den *Anemopaegma*-Arten waren immer Ameisen auf den Blüten, die den Nektar, der in großen Mengen von Calyx und Corolla produziert wurde, sammelten. Einige Beobachtungen zum Verhalten der Besucher untereinander werden in Kap. 3.5.1.1 beschrieben.

### 3.1.4.4 Blütenmaße

In Abbildung 9 und 10 sind der Durchmesser der Corolla auf Höhe der Narbe (bei *Spathodea campanulata* in halber Höhe der Corolla) und der Abstand der Narbe und der Antheren vom Blütenboden wiedergegeben. Die Werte sind aus Messungen an 10 Blüten gemittelt.



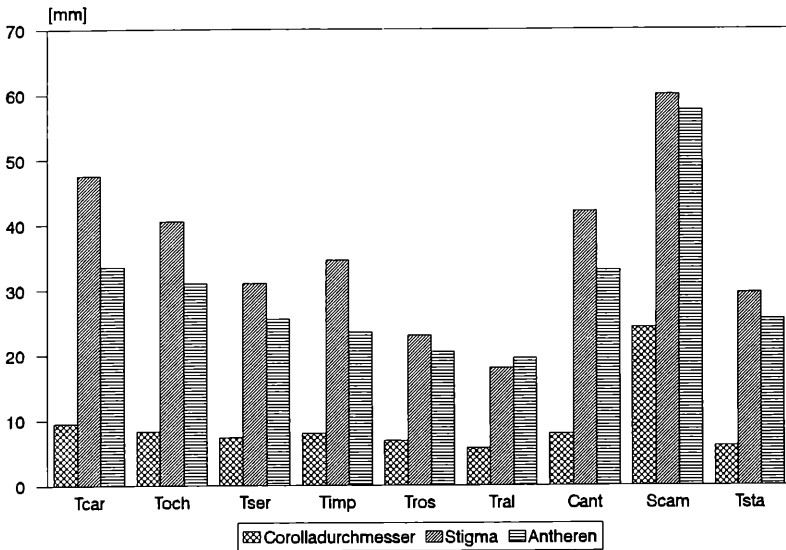


Abb. 9: Blütenmaße der Bäume

Bei den Bäumen nimmt die Griffellänge innerhalb der Gattung *Tabebuia* stufenweise ab. Den längsten Griffel hat *T. caraiba* (47,5 mm) und den kleinsten *T. roseo-alba* (18 mm). Entsprechend sind auch die Abstände der Antheren vom Blütenboden jeweils etwas geringer (*T. caraiba* 33,5 mm; *T. roseo-alba* 19,5 mm). Der mittlere Durchmesser der Corolla auf Höhe der Narbe weist weniger Unterschiede auf. *T. caraiba* hat den größten Durchmesser (9,5 mm) und *T. roseo-alba* den kleinsten mit 5,7 mm. Die Antheren von *T. impetiginosa* haben im Mittel einen etwas geringeren Abstand vom Blütenboden (23,5 mm) als die von *T. serratifolia* (25,5 mm), obwohl der Durchmesser der Corolla bei *T. impetiginosa* (8 mm) etwas größer ist als bei *T. serratifolia* (7,3 mm). Ebenso verhält es sich mit der Griffellänge (*T. impetiginosa* 34,5 mm; *T. serratifolia* 31 mm). Auffällig ist, daß alle drei Größen, insbesondere aber die Griffellänge und die Abstände der Antheren vom Blütenboden, bei jeder Art innerhalb der Gattung voneinander zu unterscheiden sind (s. Kap. 3.5.3 und 4.2.1).

*Cybistax antisiphilitica* (Corolla 7,9 mm, Stigma 42 mm, Antheren 33 mm) weist ähnliche Blütenmaße auf wie die beiden anderen Cerrado-Arten *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea*. Dagegen sind die Blütenmaße von *Tecoma stans* eher mit denen von *T. serratifolia* und *T. rosea* zu vergleichen. Mit ganz anders gebauten Blüten weist *Spathodea campanulata* (Corolla 24,2 mm, Stigma 60 mm, Antheren 57,5 mm) auch andere Blütenmaße auf.

Ebenso wie bei den Baumarten finden sich ähnliche Größenabstufungen innerhalb der Gattungen auch bei den Blüten der Sträucher. Bei *Jacaranda* hat *J. rufa*

mit 32 mm (Corolla 8,3 mm, Antheren 28 mm) die größte Griffellänge. Allerdings wird sie hinsichtlich der Antherenlänge und auch beim Kronendurchmesser von *J. caroba* (Corolla 9,5 mm, Stigma 28,5 mm, Antheren 30,5 mm) übertroffen. *J. simplicifolia* und *J. ulei* sind einheitlich in allen drei Maßen kleiner als die vorherigen Arten.

*Arrabidaea sceptrum* hat sowohl einen größeren Corolladurchmesser (7,3 mm) als auch einen größeren Abstand der Narbe und der Antheren vom Blütenboden (Stigma 29,5 mm, Antheren 19,5 mm) als *A. brachypoda* (Corolladurchmesser 7 mm, Stigma 24,5 mm, Antheren 16,5 mm). Bei *Anemopaegma* sind zwar die Griffellänge und der Corolladurchmesser von *A. arvense* größer (Corolla 8,3 mm, Stigma 34, mm), aber die Antheren (25,5 mm) haben bei ihr einen geringeren Abstand vom Blütenboden als bei *A. glaucum* (Corolla 7,3 mm, Stigma 31 mm, Antheren 32 mm).

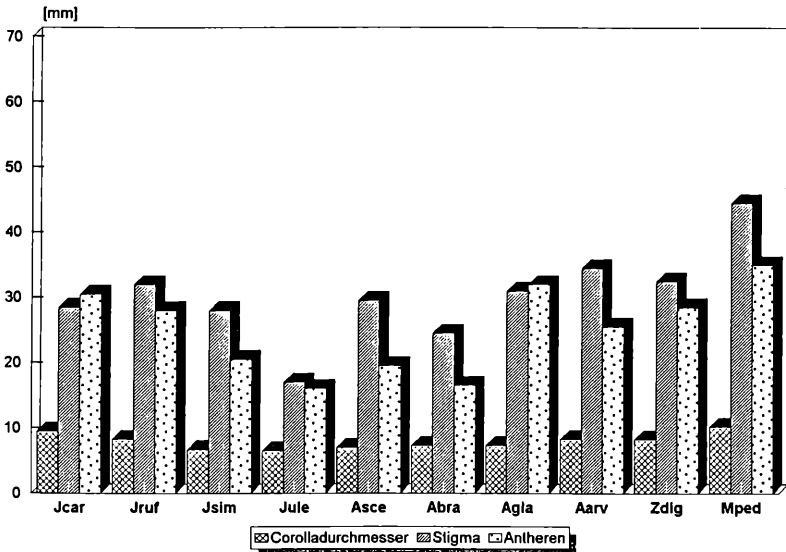


Abb. 10: Blütenmaße der Sträucher

Vergleicht man die Corollalängen, so weist *Zeyhera digitalis* eine wesentlich kürzere Corolla als alle anderen Arten (Länge = 26 mm, mittlere Länge aller anderen Arten = 58,7 mm). Die übrigen Blütenmaße sind aber ähnlich wie die der anderen Sträucher.

*Memora pedunculata* schließlich hat die größten Blüten aller Arten (Corolla 10,2 mm, Stigma 44,5 mm, Antheren 35 mm).

Die für den Bestäubungsvorgang wichtigen Blütenmaße lassen innerhalb der Gattungen bei jeder Art jeweils deutliche Unterschiede zu den anderen Arten erkennen. Darüber hinaus haben die Bäume aus dem Cerrado ähnliche Griffellängen

und Antherenabstände, die etwas größer sind als die der Sträucher (außer *Memora pedunculata*). Die vogelbestäubten Blüten von *Spathodea campanulata* und *Zeyhera digitalis* haben deutlich andere Blütenmaße als die insektenbestäubten Arten. Diese Blütenmaße sind entscheidende Parameter für die Pollenübertragung. Die für den Bestäubungsvorgang wichtigen Größen der Bestäuber werden in Kapitel 3.5.3 beschrieben.

### 3.1.5 Fortpflanzungssystem

Die Versuche zur Aufklärung des Fortpflanzungssystems, also die Frage nach den Kompatibilitätsverhältnissen und den Möglichkeiten zur Selbstbestäubung, zeigten eindeutige Ergebnisse. Von den 20 Blüten, die bei allen untersuchten Arten vor Fremdbestäubung geschützt und am ersten Tag der funktionellen Phase mit eigenem Pollen bestäubt wurden, reiften nur bei den beiden *Anemopaegma*-Arten Früchte. Bei allen 19 untersuchten Arten konnte kein Fruchtsatz festgestellt werden, wenn die Blüten nur vor Fremdbestäubung geschützt wurden. Es kann daher als sicher angenommen werden, daß keine der untersuchten Arten in der Lage ist, sich selbst zu bestäuben und dann mit Pollen derselben Blüte Samen hervorzubringen. Außer den *Anemopaegma*-Arten sind zudem alle selbstinkompatibel.

Tab. 4: Ergebnisse der Bestäubungsversuche: Samen/Frucht, (S/O-Rate),  
s<sub>x</sub> = Standardabweichung

ART	FREIE BESTÄUBUNG	MIT EIGENEM POLLEN
<i>Anemopaegma glaucum</i>	18,4 (51,7%) s <sub>x</sub> =5,1	21,3 (59,8%) s <sub>x</sub> =5
<i>Anemopaegma arvense</i>	13,9 (58,9%) s <sub>x</sub> =2,3	19,5 (82,6%) s <sub>x</sub> =0,7

Die Früchte aus manueller Bestäubung bringen mehr Samen hervor als die aus freier (unmanipulierter) Bestäubung. Es scheint, als ob die Blüten bei freier Bestäubung nicht optimal mit Pollen versorgt werden, da bei künstlicher Bestäubung mit ausreichenden Pollenmengen eine höhere Samenproduktion pro Frucht festgestellt wurde. Ein T-Test auf unterschiedliche Mittelwerte ergibt allerdings nur bei *Anemopaegma arvense* eine abgesicherte Differenz ( $t = 3,34$ ,  $\alpha = 0,05$ ).

Allerdings reifen nicht alle künstlich bestäubten Blüten zu Früchten aus. Bei *Anemopaegma glaucum* sind es 54 % und bei *Anemopaegma arvense* 40 %. Doch zeigen alle selbstbestäubten Blüten bei beiden Arten Fruchtsatz. Es ist unklar, weshalb die jungen Früchte von so vielen mit eigenem Pollen bestäubten Blüten abortiert werden (s. Kap. 4.3).

## 3.2 Charakterisierung der Populationen

### 3.2.1 Habitat und Vorkommen der Populationen

In Tabelle 5 sind die Habitate, in denen die untersuchten Arten angetroffen, und die Vegetation, in der die Untersuchungen durchgeführt wurden, wiedergegeben.

Tab. 5: Habitat und Vorkommen der untersuchten Arten  
(+ = Vorkommen der Arten, \* = Untersuchungsstandorte)

ART	CAMPO			CERRADO S. STR.	CAMPUS UNB
	LIMPO	SUJO	CERRADO		
<i>Tabebuia caraiba</i>		+	*	+	+
<i>T. ochracea</i>		+	*	+	+
<i>T. serratifolia</i>			+		*
<i>T. impetiginosa</i>					*
<i>T. rosea</i>					*
<i>T. roseo-alba</i>					*
<i>Cybistax antisyphilitica</i>		+		+	
<i>Spathodea campanulata</i>					
<i>Tecoma stans</i>					
<i>Jacaranda caroba</i>					
<i>J. ulei</i>	+		+		
<i>J. rufa</i>					
<i>J. simplicifolia</i>					
<i>Arrabidaea brachypoda</i>			+	+	
<i>A. sceptrum</i>			+		
<i>Anemopaegma glaucum</i>	+				+
<i>A. arvense</i>	+				+
<i>Zeyheria digitalis</i>				+	
<i>Memora pedunculata</i>	+		+		

Die meisten der untersuchten Bignoniaceen haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im Campo sujo oder im Campo cerrado. Läßt man die angepflanzten Bestände (*Tabebuia serratifolia*, *T. impetiginosa*, *T. rosea*, *T. roseo-alba*, *Spathodea campanulata*, *Tecoma stans*), die nur auf dem Campus der Universität untersucht wurden, außer Betracht, bleibt nur *Jacaranda simplicifolia* mit einem Verbreitungsschwerpunkt in der dichteren Vegetation des Cerrado s.str.

Die drei Baumarten des Cerrado, *Tabebuia caraiba*, *T. ochracea* und *Cybistax antisyphilitica*, haben alle ihren Verbreitungsschwerpunkt im Campo cerrado und kommen nur in Resten im Cerrado s. str. vor. Als junge meist nichtblühende und die Grasschicht kaum überragende Individuen treten sie auch im Campo sujo auf. Von den im Cerrado nicht heimischen Arten wurde nur von *Tabebuia serratifolia* ein "Restbestand" von drei sehr großen Bäumen (ca. 15 m) im Campo cerrado gefunden.

Bei den Sträuchern treten *Jacaranda caroba* und *J. rufa* nur im Campo sujo und *J. simplicifolia* nur im Cerrado s. str. auf. *J. ulei* sowie *Arrabidaea sceptrum* kann man bezüglich ihres Auftretens wohl als Opportunisten bezeichnen. Sie fanden sich in geringer Individuenzahl überall, wo sich offene Stellen in der Vegetation anboten, oder an Wegrändern und in Saumbereichen.

Beide *Arrabidaea*-Arten haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im Campo sujo. *A. brachypoda* findet sich aber auch im Saumbereich des Cerrado s. str.

*Anemopaegma glaucum* und *A. arvense* kann man als Pioniere bezeichnen, da sie gehäuft nur in großflächig gestörten Bereichen auftreten. Insbesondere an Stellen, wo die Bodenstruktur geschädigt wurde, fanden sich *A. glaucum*, *A. arvense* (Campus) aber auch *Memora pedunculata* und etwas seltener auch *Jacaranda ulei* und *Arrabidaea sceptrum*. Die *Anemopaegma*-Arten traten im Campo limpo und Campo sujo nur vereinzelt an Stellen mit geringer Bodenbedeckung auf.

*Zeyhera digitalis* tritt am häufigsten in offener Vegetation auf, kann aber auch im Cerrado s. str. in größerer Zahl vorkommen.

### 3.2.2 Populationsdichte und Verteilung der Pflanzen

Als Maßzahl für das Verteilungsmuster der Arten in der Vegetation wurde zunächst die Fläche bestimmt, auf der die blühenden Pflanzen der untersuchten Populationen wuchsen. Das ergab ein Dichtemaß, welches auf Individuen pro Hektar umgerechnet wurde. Als weiterer Parameter wurde die mittlere Entfernung zwischen den blühenden Pflanzen einer Population bestimmt, um einen Wert für die Flugdistanzen der Bestäuber zu erhalten.

Abbildung 11 und 12 geben die Dichte der blühenden Pflanzen der Populationen, bezogen auf einen Hektar, sowie den mittleren Abstand zwischen den blühenden Pflanzen wieder.

Die Dichte der auf dem Campus angepflanzten Bäume gibt keine natürlichen Verhältnisse wieder. Die mittlere Entfernung zwischen den blühenden Pflanzen hat aber möglicherweise einen Einfluß auf das Bestäuberverhalten. *Tecoma stans* erreicht mit 250 blühenden Pflanzen pro Hektar die größte Dichte aller Bäume und zusammen mit *Cydistax antisiphilitica* (72 blühende Pflanzen/ha) mit 4 m den geringsten mittleren Abstand zwischen zwei blühenden Individuen. Von *Tabebuia serratifolia* blühten nur 5 Pflanzen/ha und der mittlere Abstand zwischen ihnen betrug 34 m. Bei *Tabebuia impetiginosa* blühten 29 Pflanzen/ha, bei *Tabebuia rosea* 24 und bei *Tabebuia roseo-alba* 40. Die mittlere Entfernung betrug jeweils 9 m, 7 m und 6 m. Mit 125 blühenden Pflanzen/ha ist sowohl die Dichte als auch die mittlere Entfernung (14 m) bei *Spathodea campanulata* größer.

*Tabebuia caraiba* (Abstand 24 m) und *T. ochracea* (Abstand 73 m) blühten im Campo cerrado mit jeweils 18 und 8 Pflanzen pro Hektar unterschiedlich dicht. Für die Bäume des Cerrado ergibt sich eine Dichte von 33 blühenden Pflanzen pro Hektar in natürlicher Umgebung und ein Abstand zwischen den blühenden Pflanzen von durchschnittlich 34 m. Für die Sträucher beträgt die mittlere Entfernung 36 m und die Dichte blühender Pflanzen 123/ha.

Die Sträucher lassen sich in zwei Gruppen mit jeweils fünf Arten aufteilen, wovon die erste von 113 (*Jacaranda ulei*) bis 316 (*Arrabidaea brachypoda*) blühende Individuen pro Hektar reicht und die zweite nur 6 (*Arrabidaea sceptrum*) bis 49 (*Zeyhera digitalis*) blühende Pflanzen aufweist. Die zugehörigen mittleren Entfernungen zwischen den blühenden Pflanzen sind 2 m (*Jacaranda simplicifolia*) und

85 m (*Jacaranda ulei*) für die erste Gruppe und 9 m (*Anemopaegma glaucum*) sowie 113 m (*Arrabidaea sceptrum*) für die zweite.

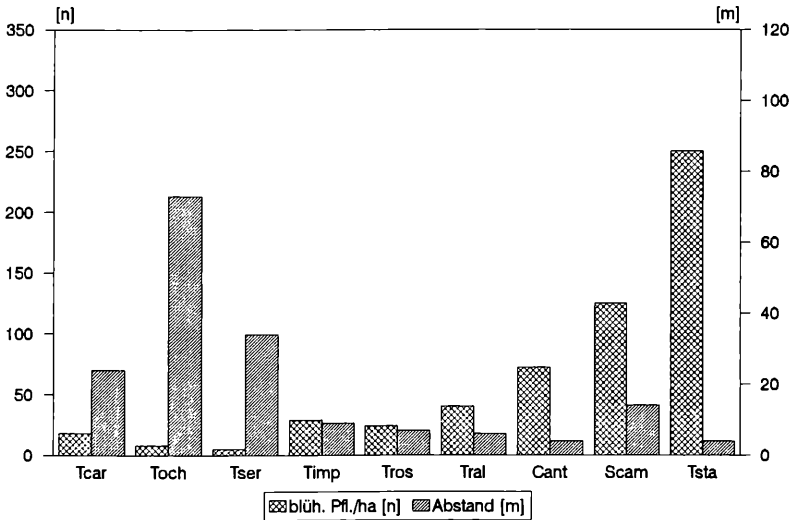


Abb. 11: Bestandsdichten und Abstände blühender Bäume

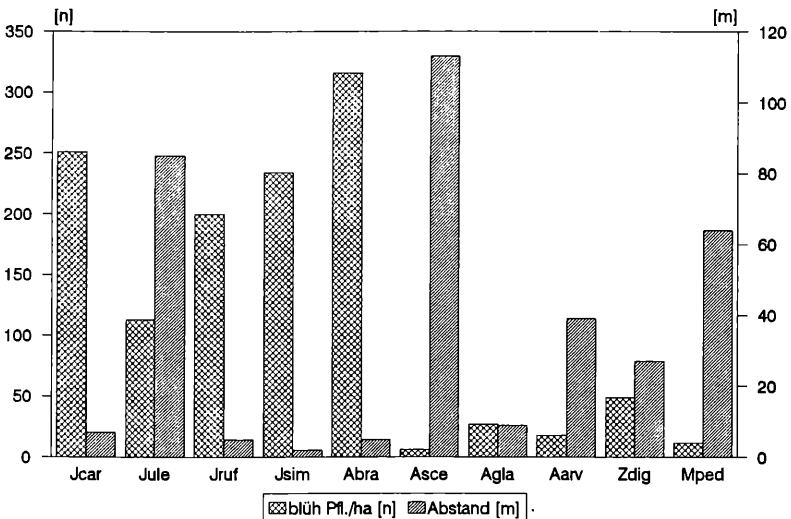


Abb. 12: Bestandsdichten und Abstände blühender Sträucher

Die größten Abstände zwischen blühenden Pflanzen innerhalb einer Population erreichten nicht die Bäume, sondern *Jacaranda ulei* und *Arrabidaea sceptrum*, zwei Sträucher, die im vorigen Kapitel als Opportunisten eingestuft wurden. Auch die mittlere Entfernung zwischen zwei blühenden Pflanzen von *Memora pedunculata*

war relativ groß (64 m). Die anderen Sträucher blühten allgemein in dichten Beständen, das gilt auch für den "Pionier" *Anemopaegma glaucum* (Abstand 9 m), bei der in größeren Gruppen alle Pflanzen gleichzeitig blühten. Anders verhielt sich *A. arvense* (Abstand 39 m), die auch in größeren Bestände nur selten und vereinzelt blühte.

### 3.2.3 Anteil der blühenden und fruchtenden Pflanzen

Abbildung 13 und 14 geben den prozentualen Anteil der blühenden und fruchtenden Pflanzen jeder Art, bezogen auf die Population, wieder. Bei den Cerradobäumen blühten die jüngeren Individuen noch nicht. Dabei fällt der große Anteil junger Pflanzen bei *Cybistax antisiphilitica* (36 % blühende Pflanzen) auf. Alle blühenden Individuen dieser Art zeigten auch einen Fruchtansatz.

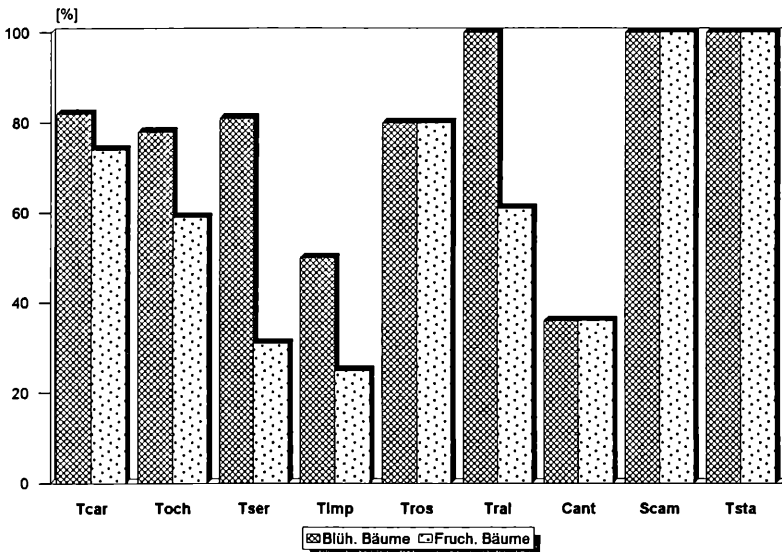


Abb. 13: Blühende und fruchtende Bäume

Die Populationen von *Tabebuia caraiba* (82 % blüh. Pfl.) und *T. ochracea* (78 % blüh. Pfl.) waren von der Altersstruktur in etwa gleichartig. Im Unterschied zu *C. antisiphilitica* hatten sie aber einen geringeren Anteil an Jungpflanzen. Bei *T. caraiba* fruchteten 10 % der blühenden Pflanzen nicht und bei *T. ochracea* waren es 25 %.

Durch die vorgegebene Altersstruktur der Bäume auf dem Campusgelände ist bei diesen Arten der Anteil fruchtender Individuen interessanter als der Anteil blühender. Es blühten aber zumindest bei *T. impetiginosa* (50 % blüh. Pfl.) nicht alle Pflanzen, die eigentlich im blühfähigen Alter waren. Bei *T. serratifolia* (81 % blüh. Pfl.) läßt sich nicht sicher entscheiden, aus welchen Gründen einige Individuen

nicht blühten. *T. roseo-alba* (die Population bestand aus überwiegend jungen Pflanzen), *Spathodea campanulata* und *Tecoma stans* blühten zu 100 % und hatten auch eine sehr einheitliche Altersstruktur.

Der Fruchtansatz von *Tabebuia rosea*, *Spathodea campanulata* und *Tecoma stans* lag bei 100 % der blühenden Individuen. Ansonsten war der Fruchtansatz der Arten auf dem Campus niedriger als bei den Cerradoarten. 43 % der blühenden Pflanzen von *T. serratifolia* zeigten keinen Fruchtansatz, und bei *T. impetiginosa* und *T. roseo-alba* waren es 50 % und 33 %.

Die drei Baumarten aus dem Cerrado blühten im Mittel zu 65 % und erzielten durchschnittlich bei 80 % der blühenden Pflanzen einen Fruchtansatz. Demgegenüber blühten von den Sträuchern durchschnittlich nur 46 %, und davon fruchteten nur 51 %.

Den höchsten Anteil blühender Pflanzen erreichte *Jacaranda simplicifolia* (80 %), allerdings produzierte keine einzige Pflanze eine Frucht. Als nächste folgt *Arrabidaea brachypoda* mit 77 % blühender Individuen, die alle fruchteten. *Jacaranda caroba* (70 % blüh. Pfl.) erreichte ebenfalls einen sehr hohen Fruchtansatz (95 %). Darauf folgt *Zeyhera digitalis* mit 63 % (blühend) und 12 % (fruchtend). Nicht mehr als die Hälfte der Population blühte bei *Jacaranda rufa* (50 %), *J. ulei* (40 %), *Anemopaegma glaucum* (31 %), *Memora pedunculata* (30 %), *Arrabidaea scepterum* (13 %) und *Anemopaegma arvense* (5 %).

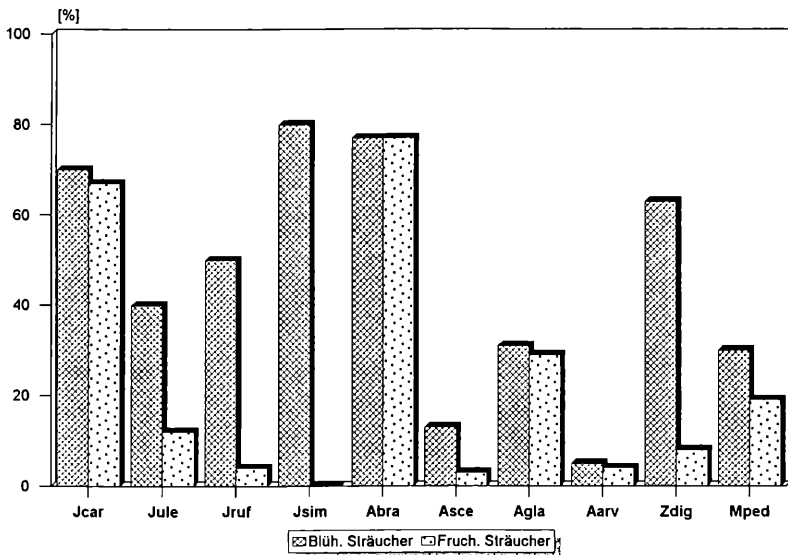


Abb: 14: Blühende und fruchtende Sträucher

An den Vertretern dieser Arten, die nur wenige blühende Pflanzen aufwiesen, konnte eine unterschiedliche Anzahl von fruchtenden Individuen beobachtet werden. Bei *Anemopaegma glaucum* und *A. arvense*, beide selbstkompatible Pionier-



arten, und *Memora pedunculata* bildeten fast alle blühenden Pflanzen Früchte aus. Dagegen fruchteten bei *Arrabidaea sceptrum*, *Zeyhera digitalis* und *Jacaranda rufa* nur wenige Individuen.

Es läßt sich feststellen, daß bei den Bäumen, entsprechend der längeren Lebensspanne, mehr Pflanzen je Population blühten als bei den Sträuchern. Der Anteil der blühenden Pflanzen, der fruchtete, ist bei den einzelnen Arten, sowohl bei den Bäumen als auch bei den Sträuchern, sehr unterschiedlich.

### 3.2.4 Blüh-, Frucht- und Austriebzeiten

In Abbildung 15 und 16 sind die Blühzeiten sowie die Zeiten, in denen die Samen freigegeben wurden, wiedergegeben. Bei den Bäumen sind anhand dieser Abbildung drei verschiedene Blühweisen zu erkennen. Bis auf *Tabebuia roseo-alba* blühen alle *Tabebuia*-Arten und *Cybistax antisyphilitica* etwa zwei bis zweieinhalb Monate am Ende der Trockenperiode (von Juli bis Oktober). Auffällig ist weiter, daß der Anfang der Blühphase der natürlicherweise im Cerrado auftretenden Bäume etwas gegeneinander versetzt ist.

*Tecoma stans* und *Spathodea campanulata* blühten während einer langen Periode des Jahres, *Tecoma stans* sogar das ganze Jahr. Dagegen blühte *Tabebuia roseo-alba* in einigen Etappen von ein bis zwei Wochen. Kleinere Bäume dieser Art blühten dabei nur einmal, größere zwei- oder dreimal.

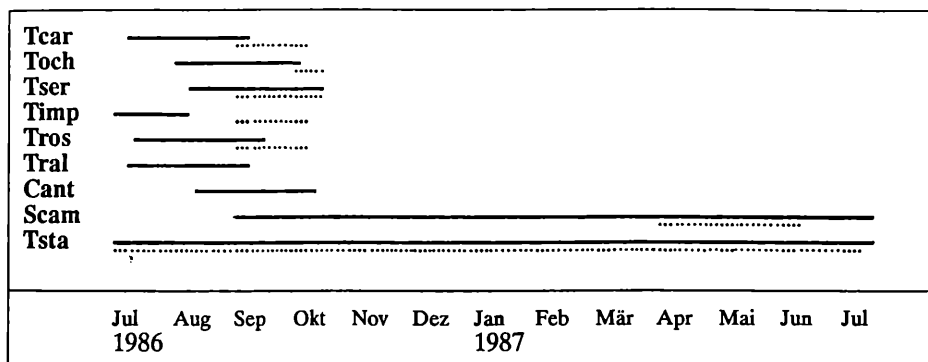


Abb. 15: Zeiten des Blühens und der Samenfreigabe bei den Bäumen (— Blüten, --- Samen)

Vergleichbar mit den Blühphasen von *Tabebuia* und *Cybistax* sind die Blühphasen der Straucharten *Jacaranda caroba* und *J. rufa*, die beide etwa zweieinhalb bis drei Monate blühten. Dabei liegt die Blühzeit von *J. caroba* am Anfang oder etwas vor Beginn der Regenzeit, während *J. rufa* am Anfang der zweiten Hälfte der Regenzeit blühte. Alle anderen Straucharten blühten wesentlich länger. *Memora pedunculata* blühte während des ganzen Jahres und auch *Anemopaegma glaucum* und *Jacaranda ulei* blühten fast das ganze Jahr. Letztere blühten nur während einer kurzen Periode am Ende der Regenzeit nicht. Die Blühphase von *Anemopaegma*

*arvense* ließ sich schwer bestimmen, da immer nur einzelne Pflanzen mit wenigen Blüten gefunden wurden. Vereinzelt Pflanzen dieser Art blühen zu jeder Jahreszeit, vielleicht eine kurze Periode der Trockenzeit ausgenommen.

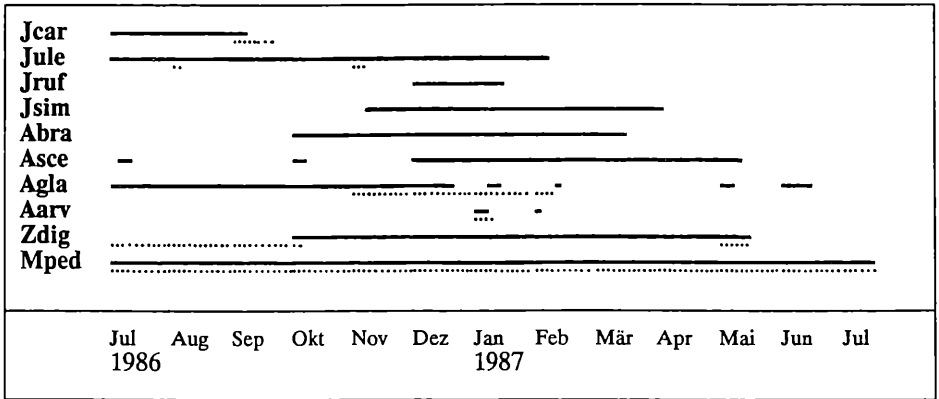


Abb. 16: Zeiten des Blühens und der Samenfreigabe bei den Sträuchern (– Blüten, .... Samen)

Mit Einschränkungen kann dies auch von *Arrabidaea sceptrum* gesagt werden, obwohl hier eine deutlichere Hauptblühphase erkennbar ist. Sie liegt zwischen dem Ende der Regenzeit und dem Beginn der nächsten. Zur selben Jahreszeit blühten auch *Arrabidaea brachypoda*, *Zeyhera digitalis* und *Jacaranda simplicifolia*. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Blühzeiten der Sträucher im Vergleich mit den im Cerrado heimischen Bäumen wesentlich weniger festgelegt erscheinen, insgesamt länger andauern und mehr über das Jahr verteilt sind. Ausnahmen hiervon sind nur *Jacaranda caroba* und *J. rufa*.

Bezüglich der Zeiten, in denen die Samen freigegeben werden, läßt sich eine ähnliche Einteilung wie bei den Blühzeiten vornehmen. Die *Tabebuia*-Arten geben ihre Samen alle mehr oder weniger gegen Ende der Blühperiode frei, d.h. sie gelangen noch vor oder während des Beginns der Regenperiode an ihren neuen Standort und finden auf diese Weise schneller die günstigsten Bedingungen für die Keimung.

Zwei andere Bäume, *Cybistax antisyphilitica* und *Spathodea campanulata* verlängern dagegen die Reifezeit der Samen und geben sie erst gegen Ende der folgenden Trockenperiode frei, so daß auch sie wieder rechtzeitig zur Regenzeit auskeimen können. Anders verhält sich *Tecoma stans*, die ihre Samen über das ganze Jahr hin verteilt. Auch die Samen von *Memora pedunculata* werden das ganze Jahr über austreut. Die anderen Sträucher setzen ihre Samen bis auf zwei Ausnahmen alle gegen Ende der Trockenperiode frei, wenn die Bedingungen für Verbreitung (Wind) und anschließende Keimung am günstigsten sind.

Die Ausnahmen sind die beiden *Anemopaegma*-Arten, deren Früchte oft auf dem Boden liegen und deren Samen nur wenig verbreitet werden. Sie sind groß und werden während der Regenzeit freigegeben. In der offeneren Vegetation, in der

diese Arten leben, sind die Bedingungen zur Samenausbreitung auch zu dieser Zeit günstig. Die Zeitspanne der Samenfreigabe ist bei allen Arten mehr oder weniger von der Länge der Blühzeit abhängig. Eine Ausnahme stellt *Spathodea campanulata* dar. Ihre Blühzeit ist lang, die Samen werden aber nur während einer kurzen Zeitspanne vor dem Einsetzen der Regenperiode verbreitet.

### 3.2.5 Oberirdische Biomasse: Sproß und Blätter

Um den Aufwand zur Sicherung der Bestäubung (ASB) und der Keimung (ASK) bei den untersuchten Arten miteinander zu vergleichen, und um Aussagen über mögliche Veränderungen der ASB (ASK) in Abhängigkeit vom Alter zu erkennen, wurden Daten zur Biomasseverteilung erhoben. Die Reserven im Holz und die photosynthetisch aktive Gesamtfläche der Blätter sind gleichzeitig begrenzende Parameter für die möglichen Investitionen in Blüten und Früchte.

Für die untersuchten Populationen wurden bei allen blühenden Individuen das Zylindervolumen, die Blattfläche und das Blattgewicht ermittelt. In Abbildung 17, 18 und 19 sind die Mittelwerte für die blühenden Pflanzen jeder untersuchten Population wiedergegeben.

Bei den Bäumen reicht die Blattfläche von 4,08 m<sup>2</sup> (*Tabebuia caraiba*) bis 83,66 m<sup>2</sup> (*Spathodea campanulata*). Neben *T. caraiba* haben die beiden anderen Cerradobäume *T. ochracea* (6,46 m<sup>2</sup>) und *Cybistax antisyphilitica* (10,99 m<sup>2</sup>), sowie *Tabebuia roseo-alba* (4,40 m<sup>2</sup>) und *Tecoma stans* (9,18 m<sup>2</sup>) die geringste Blattfläche.

Allerdings behalten *Tecoma stans* und *Tabebuia roseo-alba* ihre Blätter mehr oder weniger das ganze Jahr über, wogegen die Cerradobäume sie während der Trockenzeit verlieren. Mit 15,08 m<sup>2</sup>, 34,47 m<sup>2</sup> und 39,00 m<sup>2</sup> haben *Tabebuia impetiginosa*, *T. serratifolia* und *T. rosea* größere Blattflächen und werden nur noch von *Spathodea campanulata* übertroffen.

Die Blattflächen der Sträucher sind sehr viel kleiner als die der Bäume. Sie reichen von durchschnittlich 0,063 m<sup>2</sup> (*Anemopaegma glaucum*) bis 0,740 m<sup>2</sup> (*Jacaranda caroba*). In der Gattung *Jacaranda* findet sich eine Abstufung, bei der nach *Jacaranda caroba*, *Jacaranda ulei* (0,490 m<sup>2</sup>) sowie *Jacaranda rufa* (0,230 m<sup>2</sup>) und *Jacaranda simplicifolia* (0,076 m<sup>2</sup>) folgen. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß *Jacaranda caroba* ebenso wie die Bäume aus dem Cerrado während der Trockenzeit blattlos ist. Auch bei *Arrabidaea* sind die Blattflächen unterschiedlich groß. *Arrabidaea brachypoda* (0,520 m<sup>2</sup>) hat die zweitgrößte Blattfläche der Sträucher und *Arrabidaea sceptrum* (0,240 m<sup>2</sup>) etwas weniger als die Hälfte.

Bei *Anemopaegma* ist die Blattfläche kleiner, *Anemopaegma glaucum* (0,063 m<sup>2</sup>) weist ebenfalls etwa die Hälfte der Blattfläche von *A. arvense* (0,140 m<sup>2</sup>) auf. Mehr Blattfläche produzieren die beiden größeren Sträucher *Zeyhera digitalis* (0,330 m<sup>2</sup>) und *Memora pedunculata* (0,340 m<sup>2</sup>).

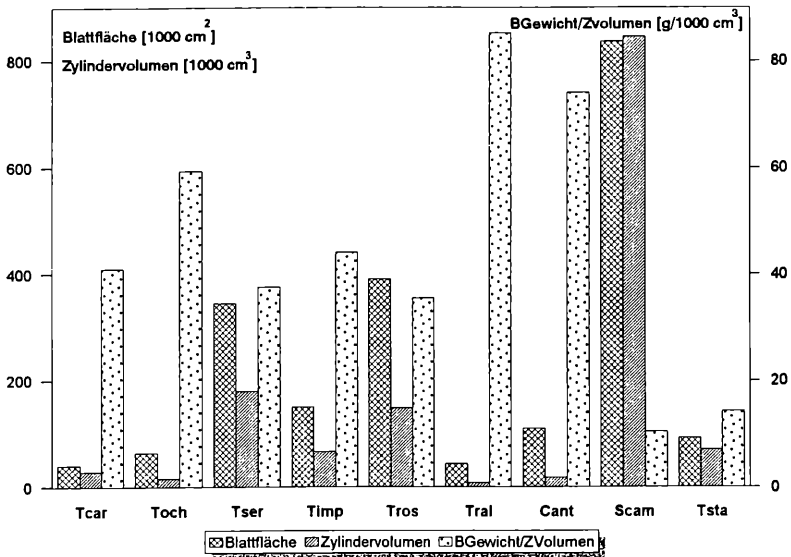


Abb. 17: Biomassedaten der Bäume

Das Zylindervolumen reicht bei den Bäumen von 8.300 cm<sup>3</sup> (*Tabebuia roseo-alba*) bis 845.200 cm<sup>3</sup> (*Spathodea campanulata*). Insgesamt verhalten sich die Werte des Zylindervolumens der Populationen fast genau so wie die Werte der Blattfläche und des Blattgewichts. Die niedrigsten Werte finden sich neben *Tabebuia roseo-alba* bei den Cerradobäumen *T. caraiba* (28.600 cm<sup>3</sup>), *T. ochracea* (16.600 cm<sup>3</sup>) und *Cybistax antisiphilitica* (18.600 cm<sup>3</sup>). Aber auch *Tabebuia impetiginosa* (69.000 cm<sup>3</sup>) und *Tecoma stans* (70.000 cm<sup>3</sup>) haben ein geringes Zylindervolumen. *Tabebuia seratifolia* (180.400 cm<sup>3</sup>) und *T. rosea* (148.900 cm<sup>3</sup>) werden nur noch von *Spathodea campanulata*, die allerdings fast fünfmal soviel Zylindervolumen aufweist, übertroffen.

Mit 2.960 cm<sup>3</sup> hat *Zeyhera digitalis* das größte Zylindervolumen bei den Sträuchern. Das ist etwas mehr als ein Drittel des Zylindervolumens von *Tabebuia roseo-alba*, dem kleinsten nicht heimischen Baum. Als nächste Art folgt *Arrabidaea brachypoda* (2.650 cm<sup>3</sup>). Alle anderen Sträucher haben weniger als 1.000 cm<sup>3</sup> Zylindervolumen, allerdings ist bei den Sträuchern das Volumen des Xylopodiums nicht berücksichtigt worden. Dieses hat sicherlich einen verhältnismäßig größeren Anteil am Holz der Gesamtpflanze, als es bei den Wurzeln der Bäume der Fall ist. In der Gattung *Jacaranda* hat *J. ulei* (970 cm<sup>3</sup>) das größte Zylindervolumen, darauf folgen *J. caroba* (284 cm<sup>3</sup>), *J. rufa* (223 cm<sup>3</sup>) und schließlich *J. simplicifolia* (120 cm<sup>3</sup>).

*Arrabidaea sceptrum* (214 cm<sup>3</sup>) hat weniger als ein Zehntel des Volumens von *A. brachypoda*. *Anemopaegma arvense* (690 cm<sup>3</sup>) hat mehr Zylindervolumen als *A. glaucum* (95 cm<sup>3</sup>). Bei *Memora pedunculata* (940 cm<sup>3</sup>) besteht der größte Teil des Zylindervolumens aus der Infloreszenzhauptachse.

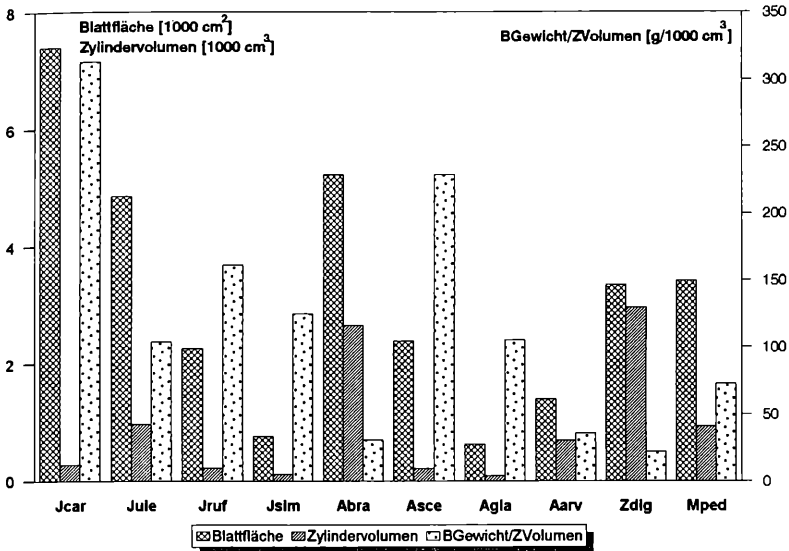


Abb. 18: Biomassedaten der Sträucher

Das Verhältnis vom Blattgewicht zum Zylindervolumen (jeweils auf der zweiten Abzisse abgebildet) spiegelt zum Teil die Altersstruktur der untersuchten Populationen wider. *Tabebuia roseo-alba* (85,2 g/1.000 cm<sup>3</sup>) investiert auf das Zylindervolumen bezogen sehr viel in die Blätter. Die durchschnittlich sehr jungen Pflanzen dieser Population haben noch nicht so viel Holz akkumuliert wie z.B. die großen Bäume von *Spathodea campanulata* (10,4 g/1.000 cm<sup>3</sup>). Abgesehen von artspezifischen Unterschieden in der Dichte des Holzes ist auch die Population von *Tecoma stans* (14,3 g/1.000 cm<sup>3</sup>) sicher in einem älteren Stadium als z.B. *Cybistax antisyphilitica* (74,1 g/1.000 cm<sup>3</sup>) und die beiden anderen Cerradobäume *Tabebuia caraiba* (41 g/1.000 cm<sup>3</sup>) und *T. ochracea* (59,4 g/1.000 cm<sup>3</sup>). Neben *T. roseo-alba* investieren diese Arten am meisten in die Blätter. Auch die relativ junge Population von *T. impetiginosa* erreicht mit 45,8 g/1.000 cm<sup>3</sup> einen recht hohen Wert.

Weniger Blattgewicht als die Bäume *Tabebuia serratifolia* (37,5 g/1.000 cm<sup>3</sup>) und *T. rosea* (35,4 g/1.000 cm<sup>3</sup>) produzieren nur noch die Sträucher *Zeyhera digitalis* (22,1 g/1.000 cm<sup>3</sup>), *Anemopaegma arvense* (36 g/1.000 cm<sup>3</sup>) und *Arrabidaea brachypoda* (31 g/1.000 cm<sup>3</sup>). Die höchsten Werte aller untersuchten Arten weisen die Sträucher *Jacaranda caroba* (314 g/1.000 cm<sup>3</sup>), *Arrabidaea sceptrum* (228,5 g/1.000 cm<sup>3</sup>) und *Jacaranda rufa* (161 g/1.000 cm<sup>3</sup>) auf. Nach diesen Arten mit einer Biomasseverteilung zugunsten der Blätter folgen *Jacaranda simplicifolia* (128,3 g/1.000 cm<sup>3</sup>), *Anemopaegma glaucum* (107,4 g/1.000 cm<sup>3</sup>) und *Jacaranda ulei* (104,4 g/1.000 cm<sup>3</sup>) und *Memora pedunculata* (72,6 g/1.000 cm<sup>3</sup>), die ebenfalls relativ viel in das Blattgewicht investieren.

Die Biomasseverteilung der Sträucher ist durchaus mit der der Bäume vergleichbar, auch wenn diese sehr viel größere absolute Werte erreichen. Zudem läßt sich

zwischen den drei erhobenen Werten Blattfläche, Blattgewicht und Zylindervolumen eine strenge Korrelation innerhalb der Familie feststellen. In Abbildung 19 sind die durchschnittliche Blattfläche und das durchschnittliche Blattgewicht, bezogen auf das mittlere Zylindervolumen der Populationen, dargestellt (man beachte die doppelt logarithmische Einteilung der Achsen). Zwischen allen drei Parametern besteht eine logarithmische Beziehung. Die Korrelationen sind in Tabelle 6 angegeben. Aufgrund dieser guten Korrelation lassen sich im folgenden ASB (ASK) auf das Blattgewicht beziehen und so miteinander vergleichen.

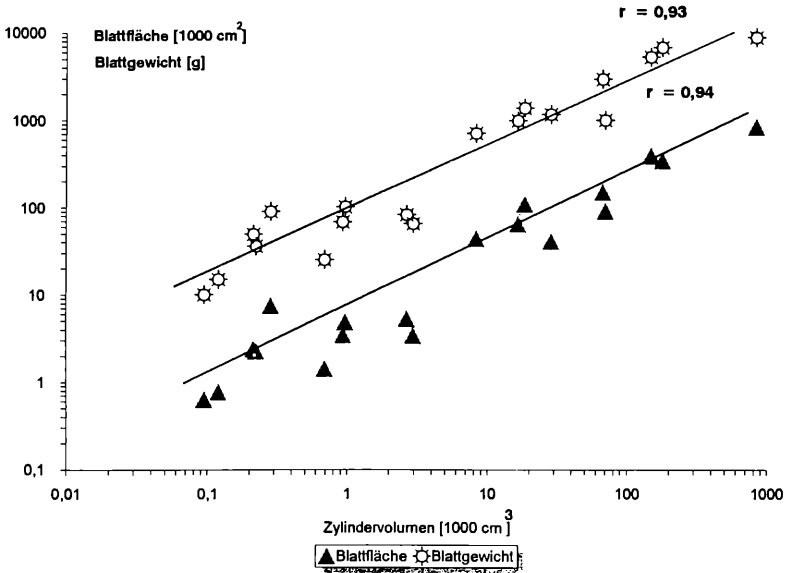


Abb. 19: Korrelation mit Zylindervolumen

Tab. 6: Korrelationen zwischen den Biomassedaten (n jeweils 19) und KS-Test auf Verteilung der Daten (\* =  $\alpha \leq 0,1$ ; \*\* =  $\alpha \leq 0,5$ ; \*\*\* =  $\alpha \leq 0,01$ ; DN = Maß für die Abweichung von der Verteilung)

KORRELIERENDE MERKMALE	RANGKORRELATIONS-KOEFFIZIENT SPEARMAN	KORRELATIONS-KOEFFIZIENT PEARSON
Blattfläche/Zylindervolumen	0,93 ***	0,95 ***
Blattfläche/Blattgewicht	0,98 ***	0,96 ***
Blattgewicht/Zylindervolumen	0,94 ***	0,85 ***
<b>KOLMOGOROV/SMIRNOFF-TEST AUF NORMALVERTEILUNG</b>		
Blattfläche Zylindervolumen Blattgewicht	DN = 0,299* DN = 0,353** DN = 0,317*	
<b>KOLMOGOROV/SMIRNOFF-TEST AUF LOGARITHMISCHE VERTEILUNG</b>		
Blattfläche Zylindervolumen Blattgewicht	DN = 0,169*** DN = 0,136*** DN = 0,204	

### 3.3 Aufwand zur Sicherstellung der Befruchtung (ASB)

#### 3.3.1 Biomasse der Blüten

Betrachtet man das mittlere Blütengewicht pro Pflanze (Abb. 20 und 21), so läßt sich zwischen Bäumen und Sträuchern ein deutlicher Unterschied erkennen. Die Werte reichen bei den Bäumen von 99,6 g (*Tabebuia ochracea*) bis 9.361 g (*Spathodea campanulata*). Bei den Sträuchern liegen die Werte zwischen 1,4 g (*Anemopaegma arvense*) und 106,5 g (*Arrabidaea brachypoda*).

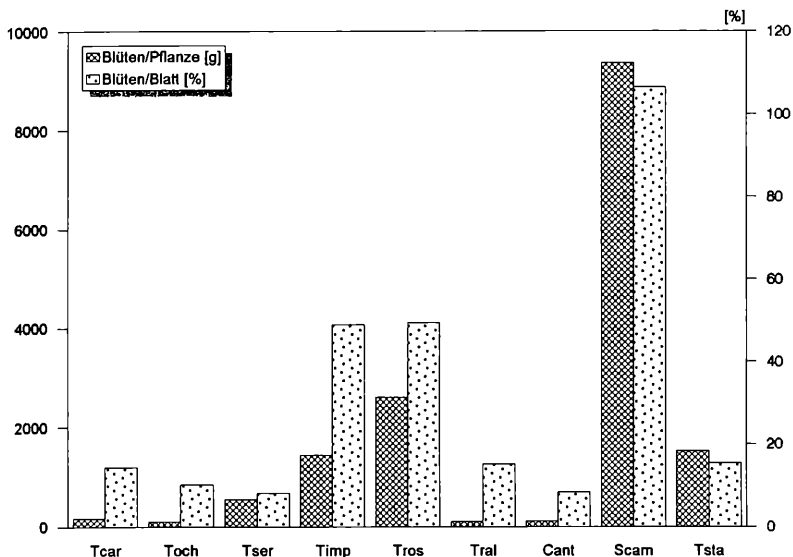


Abb. 20: Blütengewicht pro Baum

Neben *Tabebuia ochracea* haben *Tabebuia caraiba* (168 g), *Cybistax antisiphilitica* (114 g) sowie *Tabebuia roseo-alba* (107 g) die niedrigsten Blütentrockengewichte aller Bäume. Bei *Tabebuia roseo-alba* ist das geringe Blütengewicht wohl auf die Altersstruktur und die damit verknüpfte Biomasseverteilung zurückzuführen.

Das mittlere Gesamtblütengewicht der auf dem Campus angepflanzten Bäume wie *Tabebuia serratifolia* (546 g), *T. impetiginosa* (1.445 g), *T. rosea* (2.610 g) und *Spathodea campanulata* (9.361 g) ist wesentlich größer. *Tecoma stans* bildet je Blühphase 153 g Blüten aus, so daß im Jahr bei ca. 10 Blühperioden insgesamt mehr als 1.530 g Blüten produziert werden. Von den Cerrado-Arten hat nur *Arrabidaea brachypoda* (106,4 g) ein den Bäumen vergleichbares Blütengewicht. Alle anderen Straucharten produzieren sehr viel weniger. Nach *Anemopaegma arvense* (1,4 g) mit dem geringsten Trockengewicht, folgen *Anemopaegma glaucum* mit 2,9 g und *Jacaranda ulei* mit 3,4 g. Im mittleren Bereich finden sich *Arrabidaea scepstrum* (8 g), *Jacaranda simplicifolia* (8,1 g), *Jacaranda caroba* (12,1 g) und *Jacaranda rufa* (12,2 g). Es schließen sich mit 29,1 g *Zeyhera digitalis* und mit 67,9 g *Memora pedunculata* an.

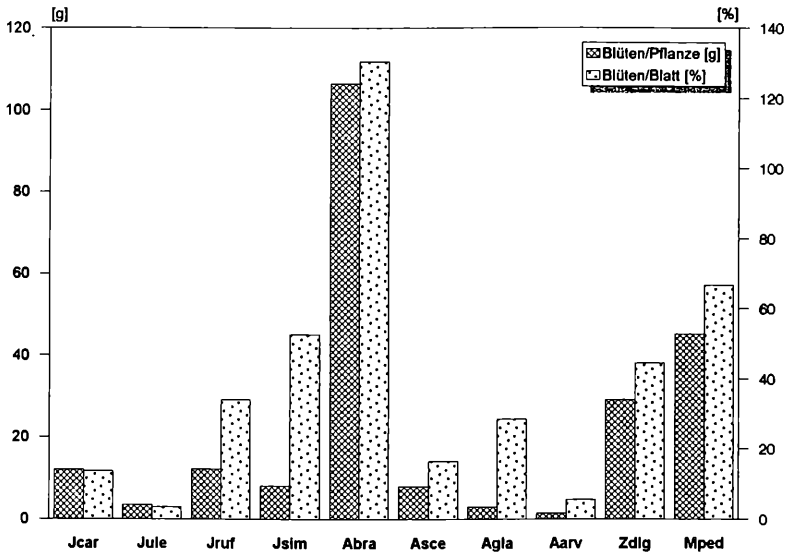


Abb. 21: Blütengewicht pro Strauch

Bezieht man das Blütentrockengewicht auf das Blattrockengewicht, ergibt sich ein einheitlicheres Bild. Die Verteilung reicht von 3,4 g Blüten pro 100 g Blatt (*Jacaranda ulei*) bis 130,4 g Blüten/100 g Blatt (*Arrabidaea brachypoda*) und läßt sich nicht mehr nach Wuchsform oder Herkunft der Arten differenzieren.

Im unteren Bereich der Werte finden sich die Sträucher (*Anemopaegma arvense* 5,6 g/100 g; *Jacaranda caroba* 13,6 g/100 g; *Arrabidaea sceptrum* 16,4 g/100 g) aber auch die Bäume aus dem Cerrado (*Cydistax antisiphilitica* 8,3 g/100 g; *Tabebuia ochracea* 10,1 g/100 g; *Tabebuia caraiba* 14,3 g/100 g). Einen hohen Aufwand betreibt *Spathodea campanulata* (106,5 g/100 g). Die Blüten aller anderen Bäume wiegen weniger als 50 % des Trockengewichts der Blätter. Nur bei den Sträuchern *Memora pedunculata* (66,6 g/100 g) und *Jacaranda simplicifolia* (52,6 g/100 g) sind sie schwerer als die Hälfte der Blattrockenmasse. Man kann sagen, daß zwischen dem absoluten und dem relativen Trockengewicht der Blüten, also dem Biomasseverteilungsmuster bei den untersuchten Arten, keine Korrelation besteht. Nur die Arten im unteren und oberen Bereich der jeweiligen Meßwerte sind bei beiden Betrachtungsweisen an gleicher Stelle wiederzufinden. So bleiben *Anemopaegma arvense* und *Jacaranda ulei* beide Male im unteren Bereich und *Spathodea campanulata* und *Arrabidaea brachypoda* beide Male im oberen.

In Abbildung 22 ist die Beziehung zwischen dem Aufwand für Blüten, dargestellt in Trockengewicht der Blüten pro Pflanze (y-Achse), zum Trockengewicht der Blätter pro Pflanze (x-Achse) dargestellt. Erkennbar wird der hohe interspezifische Zusammenhang zwischen den beiden Parametern. Die Korrelation zwischen ihnen beträgt  $r_s = 0,8965$  ( $n = 19$ ,  $P = 0,0001$ ).



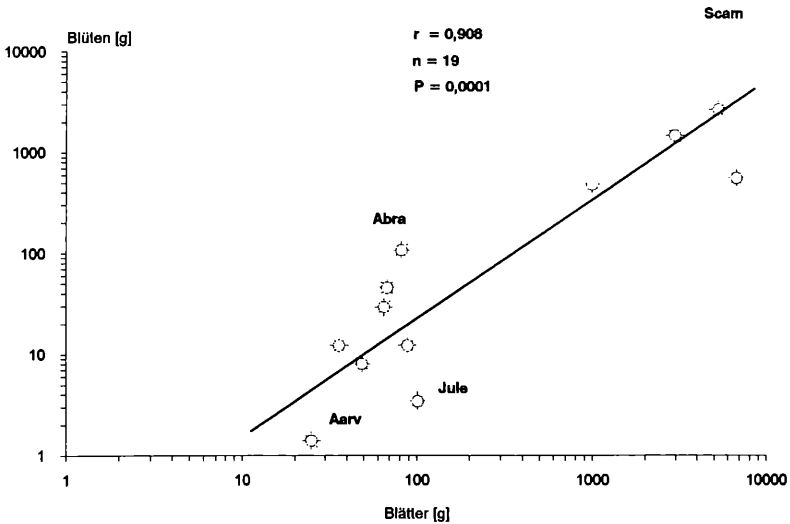


Abb. 22: Blütengewicht pro Blattgewicht - Bäume und Sträucher

### 3.3.2 Biomasseverteilung auf die Blütenorgane

Die Verteilung der Trockenmasse der Blüten auf die einzelnen Blütenorgane ist in Abbildung 23 dargestellt. Die leichteste Blüte hat *Tecoma stans* (17,2 mg), während die schwerste von *Spathodea campanulata* (558,3 mg) gestellt wird. Innerhalb der Gattungen, aber auch bezogen auf die Wuchsformtypen, variieren die Blütengewichte sehr stark. So finden sich in der Gattung *Tabebuia* Blüten mit 20,2 mg (*T. roseo-alba*) bis 102,4 mg (*T. caraiba*). Dazwischen liegen die Blüten von *T. ochracea* (97,3 mg), *T. serratifolia* (88,3 mg), *T. rosea* (66,6 mg) und *T. impetiginosa* (45,5 mg). Die Blüten von *Cybistax antisiphilitica* wiegen durchschnittlich 64,1 mg.

Betrachtet man die prozentualen Anteile der Gynoeceen und Androeceen am Blütengewicht, fällt auf, daß sie fast immer gleich groß sind und zwischen 6 % und 11 % des Blütengewichts ausmachen. Nur die Androeceen von *Tabebuia roseo-alba* (14 %) und *Tecoma stans* (16 %) sind etwas schwerer als die Gynoeceen (11 %, 10 %). Das Gynoeceum von *Cybistax antisiphilitica* (10 %) ist dagegen etwas schwerer als das Androeceum (7 %).

Den größten Anteil am Blütengewicht hat fast immer die Corolla. Ihr Anteil schwankt von 53 % (*Tabebuia caraiba*) bis 67 % (*Tabebuia impetiginosa*). Nur der Kelch von *Spathodea campanulata* (43 %) ist schwerer als die Corolla (39 %). Dies dürfte auf die spezielle Konstruktion der Infloreszenz beruhen, die den ungeöffneten Blüten, also dem Kelch, die Funktion eines Sitzplatzes für die Bestäuber zuordnet. Dabei ist ein stark ausgebildeter Kelch, der die innenliegenden Organe vor den Krallen der Vögel schützt, Voraussetzung.

Der Kelch könnte bei den anderen Arten als Schutz vor illegitimen Nektarräubern dienen, die die Corolla an der Basis durchstechen, um so an den Nektar zu gelangen (CAMARGO et al. 1984). Bei *Tabebuia caraiba* (32 %), *T. ochracea* (23 %), *T. serratifolia* (27 %) und *T. rosea* (25 %) ist der Anteil des Kelches am Blütengewicht groß. Bei der Blüte von *Jacaranda rufa* beträgt der Kelchanteil 20 % und bei der vogelbestäubten Blüte von *Zeyhera digitalis* 31 %. Alle anderen Straucharten haben einen geringeren Kelchanteil.

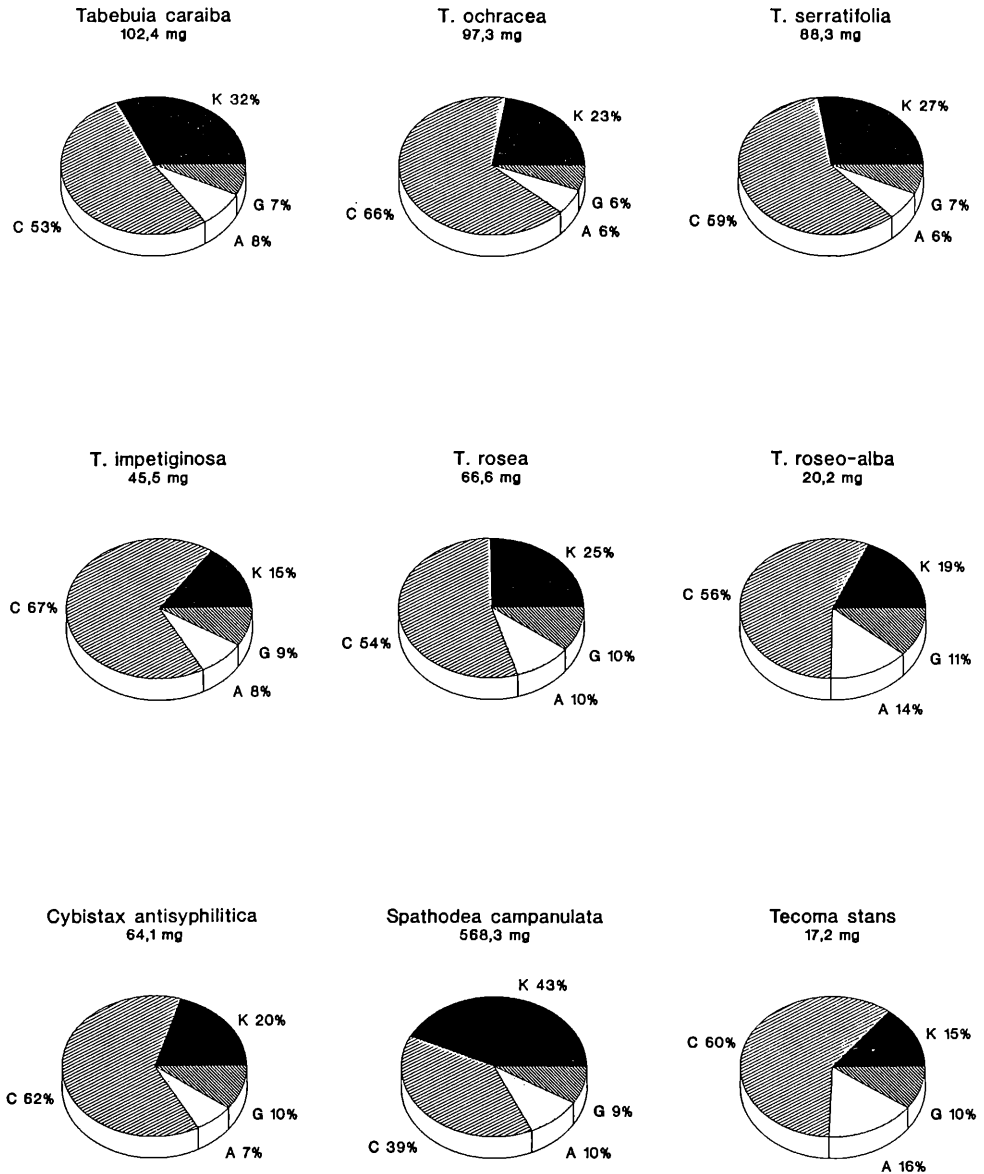
Bei den weiter oben als Pioniere und Opportunisten eingestuften Arten wie *Arrabidaea sceptrum* (Corolla = 84 %), *Anemopaegma arvense* (C = 70 %), *A. glaucum* (C = 66 %) und *Memora pedunculata* (C = 71 %) finden sich die höchsten Anteile der Corolla und entsprechend geringe des Kelches (s. Kap. 3.5.1.1 und Kap. 3.2.2).

Die Gewichtsanteile der Gynoeceen und Androeceen sind bei den Sträuchern wie bei den Bäumen recht einheitlich und etwa gleich groß. Sie schwanken zwischen 5 % (*Arrabidaea sceptrum*) und 12 % (*Anemopaegma glaucum*, *Jacaranda simplicifolia*) für die Gynoeceen und zwischen 5 % (*Arrabidaea sceptrum*) und 13 % (*Arrabidaea brachypoda*, *Jacaranda simplicifolia*) für die Androeceen. Nur bei *Zeyhera digitalis* (A = 6 %, G = 13 %) ist das Gynoeceum, angepaßt an die speziellen Bedingungen bei der Bestäubung (s. Kap. 3.5.2), mehr als doppelt so schwer wie das Androeceum. Die Ovarienwandung übernimmt bei dieser Art zusätzlich die Funktion des Diskus.

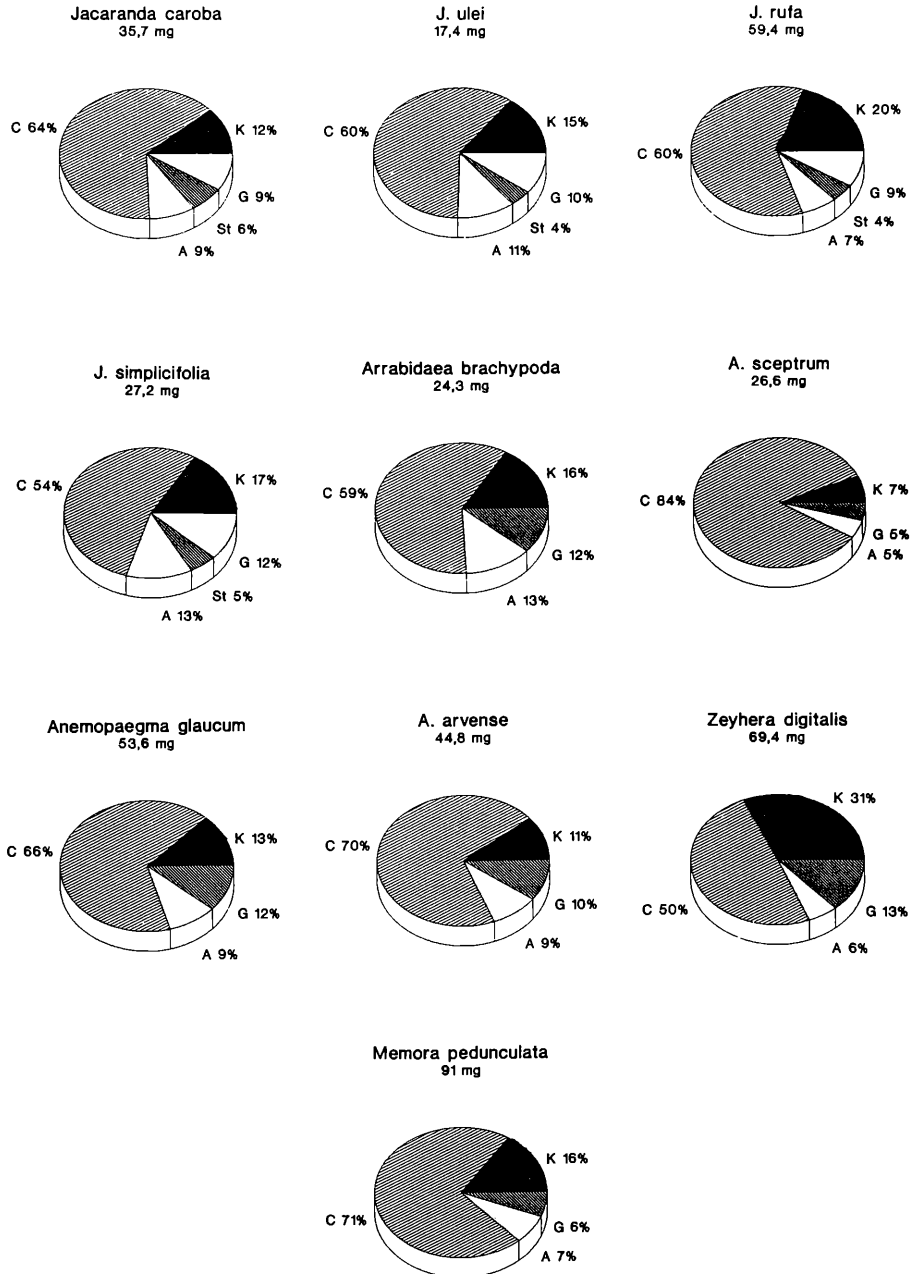
Das Staminodium (St) der Gattung *Jacaranda* macht außer bei *J. ulei* (A = 11 %, St = 4 %) jeweils fast noch einmal die Hälfte des Androeceumgewichts aus. Es ist von seiner Funktion her der Corolla zuzurechnen, da es neben der Anlockung auch noch der Führung der Bestäuber in der Blüte dient. So gesehen, verwenden fast alle Straucharten bis auf *Arrabidaea brachypoda* und *Zeyhera digitalis* mehr Biomasse für die Funktion der Anlockung und der "Orientierung" der Bestäuber als die Bäume, die wiederum mehr in den Kelch investieren. Der Aufwand für die eigentlichen reproduktiven Organe ist bei beiden Gruppen etwa gleich groß.

Tab. 7: Gewichtsanteile der Blütenorgane am Blütengewicht in Prozent (cv % = Variationskoeffizient). Das Staminodium der Gattung *Jacaranda* wurde der Corolla zugerechnet

	BÄUME		STRÄUCHER	
	[%]	cv%	[%]	cv%
<b>Kelch</b>	24,3	37	15,8	41
<b>Corolla</b>	57,3	15	65,7	14
<b>Androeceum</b>	9,4	37	8,9	31
<b>Gynoeceum</b>	8,7	20	9,8	27



**Abb. 23:** Trockengewichtsanteile der Blütenelemente am Gesamtgewicht  
(K = Kelch, C = Corolla, A = Androeceum, G = Gynoeceum)



**Abb. 24:** Trockengewichtsanteile der Blütenelemente am Gesamtgewicht der Blüte  
 (K = Kelch, C = Corolla, A = Androeceum, G = Gynoeceum, St = Staminodium)

Eine Varianzanalyse ergab für den Kelchanteil am Blütengewicht signifikante Unterschiede zwischen Bäumen und Sträuchern ( $F = 10,89$ ,  $P = 0,004$ ). Ein Vergleich der Mittelwerte des Corollagewichts bestätigt ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen Bäumen und Sträuchern ( $t = 2,84$ ,  $\alpha = 0,05$ ). Bei beiden Berechnungen wurden die vogelbestäubten Arten aufgrund des anderen Blütenbaus nicht berücksichtigt.

### 3.3.3 Nektar

#### 3.3.3.1 Nektartagesproduktion und Nektarangebot ("Standing Crop")

Die Menge Nektar, die von den Pflanzen pro Tag bei den gegebenen Standortbedingungen gebildet wird, gibt einen Hinweis auf ihre physiologischen Möglichkeiten, Assimilationsprodukte zur Belohnung der Bestäuber freizusetzen. Der Nektar muß bei allen Cerradobäumen und *Jacaranda caroba* vollständig aus den Reserven der letzten Assimilationsperiode gebildet werden, da zur Zeit der Blüte keine Blätter vorhanden sind. Bei allen Sträuchern außer *Jacaranda caroba* können frisch gebildete Photosyntheseprodukte in den Nektar einfließen, da zur Blühzeit Blätter ausgebildet sind. Zum Teil gilt dies auch für die nicht heimischen Bäume, die unregelmäßig Laub werfen.

In Abbildung 25 und 26 ist in Mikroliter die Nektarproduktion eines Tages (einbeutelte Blüten) für alle Arten angegeben. Als "standing crop" ist das durchschnittliche Nektarangebot einer Blüte, nach Messungen zu verschiedenen Tageszeiten und bei unterschiedlichem Wetter, wiedergegeben. Abgesehen von einer geringen Verdunstungsrate, entspricht die Differenz zwischen den beiden Werten dem Anteil, der von den Bestäubern durchschnittlich entnommen wurde. Die Blüten der meisten Arten produzieren nur einen Tag lang Nektar (s. Kap. 3.4.1). Nur die Blüten von *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea* können länger Nektar bereitstellen.

Die Bäume produzieren pro Tag und Blüte zwischen 6 Mikroliter (*Tabebuia roseo-alba*) und mehr als 70 Mikroliter (*Spathodea campanulata*). Auffällig ist die abweichend hohe Tagesproduktion bei *Spathodea campanulata*, die verständlich wird, wenn man die Bestäuber (Vogel, bei den untersuchten Pflanzen *Mimus saturninus*) berücksichtigt. Alle drei Cerrado-Arten (*Tabebuia caraiba* 12,7  $\mu\text{l}$ ; *T. ochracea* 12,4  $\mu\text{l}$ ; *Cybistax antisiphilitica* 12,2  $\mu\text{l}$ ) produzieren mehr Nektar pro Blüte als die nicht heimischen Arten. Auch die Differenz zum "standing crop" ist bei diesen Arten am höchsten (*Tabebuia caraiba* 11,1  $\mu\text{l}$ ; *T. ochracea* 11  $\mu\text{l}$ ; *Cybistax antisiphilitica* 11,4  $\mu\text{l}$ ).

Die Tagesproduktion der kultivierten Arten beträgt bei *Tabebuia serratifolia* 8  $\mu\text{l}$ , bei *T. impetiginosa* 9  $\mu\text{l}$ , bei *T. rosea* 11  $\mu\text{l}$  und bei *Tecoma stans* 11  $\mu\text{l}$ . Die Differenz bewegt sich zwischen 5,2  $\mu\text{l}$  (*Tabebuia roseo-alba*) und 10,3  $\mu\text{l}$  (*T. rosea*), also entsprechend weniger als bei den heimischen Arten.

Die Nektartagesproduktion einer Blüte liegt bei den Sträuchern in der gleichen Größenordnung wie bei den Bäumen. Mit  $6 \mu\text{l}$  sezernieren die Blüten von *Arrabidaea sceptrum* relativ wenig Nektar. Nach den vogelbestäubten Blüten von *Zeyhera digitalis* ( $23 \mu\text{l}$ ) produzieren die Blüten von *Anemopaegma glaucum* am meisten Nektar ( $13,1 \mu\text{l}$ ).

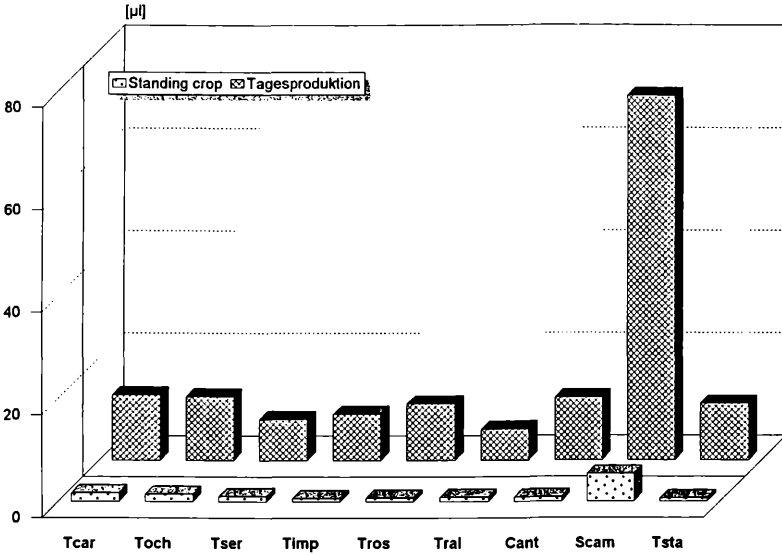


Abb. 25: Nektarproduktion - Bäume

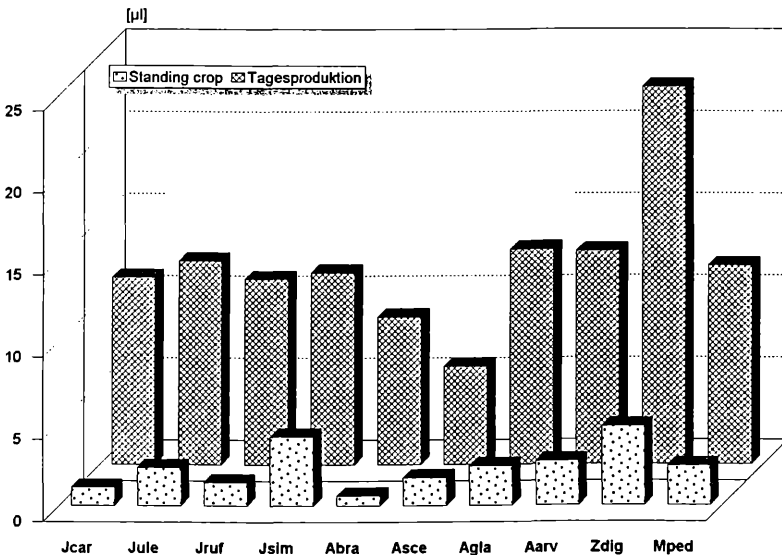


Abb. 26: Nektarproduktion - Sträucher

Die Differenz zwischen Tagesproduktion und "standing crop" beträgt für *Anemopaegma glaucum* 10,7  $\mu\text{l}$ , für *A. arvense* 10,3  $\mu\text{l}$ , und für *Memora pedunculata* 9,7  $\mu\text{l}$ . Obwohl die Tagesproduktion bei diesen Sträuchern gleich groß ist wie bei den Bäumen des Cerrado, ist die Differenz geringer. Für alle anderen Sträucher errechnen sich Differenzen zum "standing crop" von 4,3  $\mu\text{l}$  (*Arrabidaea sceptrum*) bis 10,1  $\mu\text{l}$  (*Jacaranda ulei*). Es ist auffällig, daß Arten mit hoher Nektarproduktion auch eine größere Differenz zum "standing crop" aufweisen. Die Bestäuber entnehmen demnach um so mehr Nektar, je mehr gebildet wird. Der Korrelationskoeffizient zwischen der Tagesproduktion und der Differenz beträgt  $r_s = 0,77$  ( $P = 0,0015$ ) bei 18 Werten (ohne *Spathodea campanulata*).

### 3.3.3.2 Nektarproduktion je Blühperiode und Pflanze

Bezieht man die Nektarproduktion auf eine Pflanze oder auf das Blattgewicht (Abb. 27 und 28), werden die Wechselbeziehungen mit den Bestäubern nicht mehr berücksichtigt. Dafür erhält man einen besseren Eindruck vom Aufwand, den die Arten für die Belohnung der Bestäuber betreiben.

Den höchsten Wert bei den Bäumen erreicht *Spathodea campanulata* mit durchschnittlich mehr als 1.170 ml Nektar pro Pflanze und Blühperiode. Die Bäume aus dem Cerrado (*Tabebuia caraiba* 23 ml; *T. ochracea* 14 ml; *Cydistax antisyphilitica* 22 ml) liegen an letzter Stelle zusammen mit *Tabebuia serratifolia* (49 ml) und *T. roseo-alba* (30 ml). Die anderen Bäume erreichen Werte von 286 ml (*T. impetiginosa*), 429 ml (*T. rosea*) und 106 ml (*Tecoma stans* je Blühphase).

Bis auf *Arrabidaea brachypoda* (39 ml) produzieren alle Sträucher weniger Nektar als die Bäume. Auch die kolibribestäubte *Zeyhera digitalis* bietet mit 10 ml wesentlich weniger an. Darauf folgen *Memora pedunculata* (6 ml) und die Arten aus der Gattung *Jacaranda* mit Werten zwischen 1 ml (*J. rufa*) und 3,5 ml (*J. simplicifolia*), während *Arrabidaea sceptrum* 1,8 ml, *Anemopaegma glaucum* 0,7 ml und *A. arvense* 0,1 ml Nektar produzieren.

Der Einfluß der Blüten/Pflanze überdeckt die Unterschiede, die sich in der Nektarproduktion einzelner Blüten zeigten. Bezieht man die Nektarmengen und die Zuckerkonzentration im Nektar jedoch auf das durchschnittliche Blattgewicht der Pflanzen (Abb. 27 und 28), findet man eine ganz andere Reihenfolge der Arten.

*Arrabidaea brachypoda* (107  $\mu\text{g}$  Zucker/g Blatt) betreibt bei den Sträuchern den größten Aufwand, um die Bestäuber mit Energie zu versorgen. *Spathodea campanulata* (mehr als 24  $\mu\text{g/g}$ ) findet sich bei den Bäumen nach *Tecoma stans* (26  $\mu\text{g/g}$ ) an zweiter Stelle, gefolgt von *Tabebuia rosea* (20  $\mu\text{g/g}$ ) und *T. roseo-alba* (11  $\mu\text{g/g}$ ).

Bei den Sträuchern produziert *Jacaranda simplicifolia* 50  $\mu\text{g/g}$ , *Memora pedunculata* 25  $\mu\text{g/g}$  und *Zeyhera digitalis* 23  $\mu\text{g/g}$ . Die niedrigsten Werte bei den Bäumen haben *Tabebuia impetiginosa* (1,6  $\mu\text{g/g}$ ), *T. serratifolia* (2  $\mu\text{g/g}$ ), *Cydistax antisyphilitica* (4,2  $\mu\text{g/g}$ ), *T. ochracea* (5,1  $\mu\text{g/g}$ ) und *T. caraiba* (5,7  $\mu\text{g/g}$ ). Bei den Sträuchern sind es *Anemopaegma arvense* (0,7  $\mu\text{g/g}$ ), *Jacaranda ulei* (2  $\mu\text{g/g}$ ), *Arrabidaea scep-*

trum (5,7 µg/g), *Jacaranda caroba* (10,3 µg/g), *J. rufa* (11,3 µg/g) und *Anemopaegma glaucum* (15,3 µg/g).

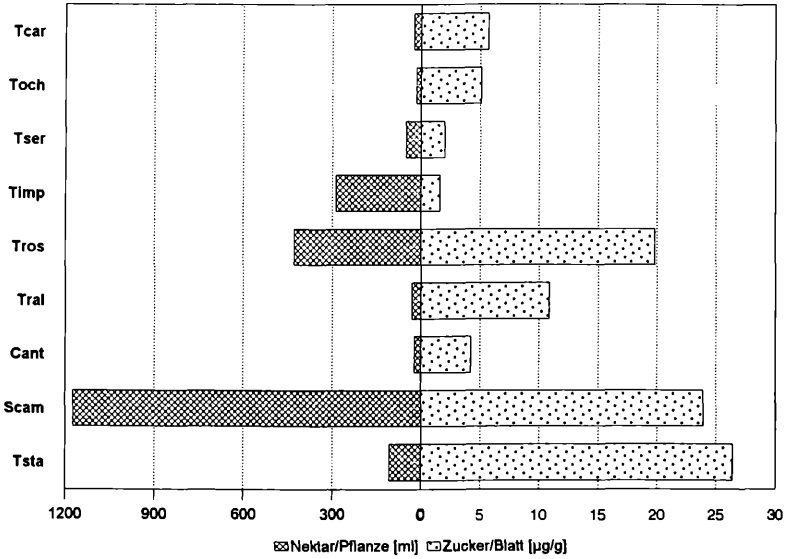


Abb. 27: Nektarproduktion pro Pflanze - Bäume

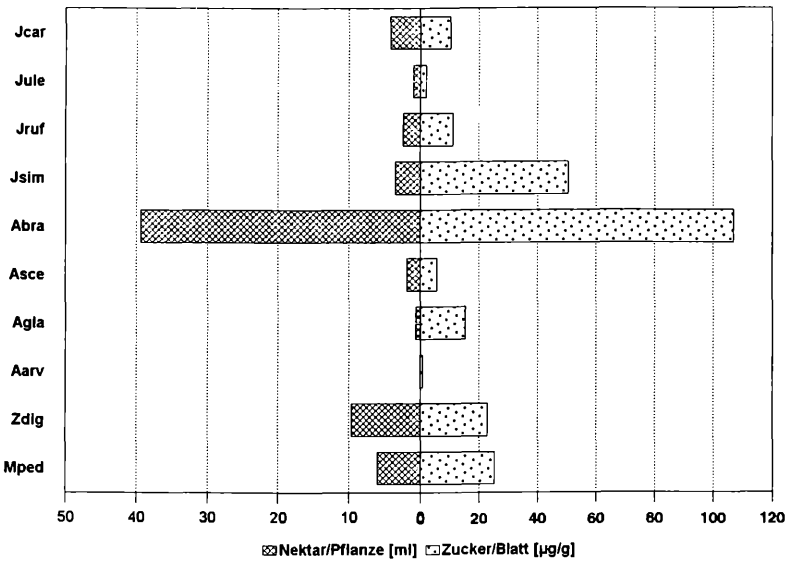


Abb. 28: Nektarproduktion pro Pflanze - Sträucher

Es lassen sich keine statistisch absicherbaren Unterschiede in der relativen Nektarproduktion (bezogen auf das Blattgewicht) zwischen den verschiedenen Gruppen nachweisen.



### 3.3.4 Pollen und Samenanlagen

Die Pollen- und Ovulimengen pro Blüte sollen unter anderem ein Maß für die Genauigkeit der Pollenübertragung darstellen (CRUDEN und MILLER-WARD 1981).

Nur zwei Sträucher (Abb. 29) haben mehr Pollen pro Blüte als die Bäume, die am wenigsten Pollen pro Blüte aufweisen (*Tabebuia impetiginosa* 46.000, *Tecoma stans* 51.300). Es sind dies die vogelbestäubte *Zeyhera digitalis* (48.500) und *Memora pedunculata* (57.170), die sehr große Blüten hat. Die zweite vogelbestäubte Art *Spathodea campanulata* hat bei weitem die größte Zahl Pollen und Ovuli pro Blüte (P = 538.500, O = 1.024). Zur effizienten Bestäubung der großen Blüten und Bestäuber dieser Art scheinen sowohl große Pollen- als auch Ovulimengen nötig zu sein. Die P/O-Rate beträgt 526 und liegt im Vergleich mit den anderen Arten im mittleren Bereich. Anders ist das Verhältnis bei *Zeyhera digitalis*, die von Kolibris bestäubt wird und kleine Blüten besitzt. Das P/O Verhältnis ist mit 1.092 sehr hoch. Neben der höchsten Pollenzahl bei den Sträuchern bildet *Zeyhera digitalis* (O = 44) nur recht wenige Ovuli je Blüte aus.

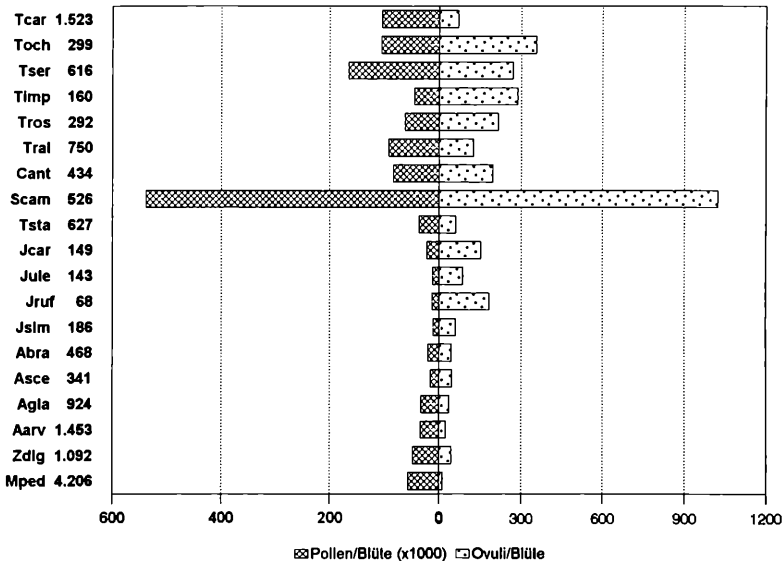


Abb. 29: Pollen und Samenanlagen - P/O-Ratio

Die P/O-Werte bei den großen Blüten von *Tabebuia caraiba* (P/O = 1.523, P = 105.450, O = 69) und *Memora pedunculata* (P/O = 4.206, P = 57.170, O = 14) sind hoch. Auch bei den größeren Blüten der selbstkompatiblen Arten mit kleinen Bestäubern finden sich hohe P/O-Werte (*Anemopaegma glaucum*: P/O = 924, P = 32.850, O = 36 und *A. arvense*: P/O = 1.435, P = 34.250, O = 24).

Die drei Cerrado-Bäume (*Tabebuia caraiba* 105.450; *T. ochracea* 106.250; *Cybistax antisyphilitica* 84.500) haben im Vergleich mit den anderen Bäumen durchschnittlich viel Pollen pro Blüte. *Tabebuia caraiba* (69) hat aber die wenigsten Samenanlagen von allen Bäumen, *T. ochracea* (355) am meisten und *Cybistax antisyphilitica* (195) durchschnittlich viele.

Die Gattung *Jacaranda*, deren Blüte durch das Staminodium eine zusätzliche funktionelle Einheit besitzt, hat mit durchschnittlich 14.470 Pollen/Blüte deutlich weniger als die anderen Sträucher. Der Mittelwert der Ovuli/Blüte (119) liegt dagegen deutlich über dem der übrigen Sträucher. Daher sind bei dieser Gattung auch die niedrigsten P/O-Werte zu finden. Nur *Tabebuia impetiginosa* (160) hat einen ähnlich geringen Wert wie *Jacaranda caroba* (149), *J. ulei* (143), *J. rufa* (68) und *J. simplicifolia* (186).

Insgesamt sind die Mittelwerte sowohl für Pollen als auch für Ovuli bei den Bäumen (P = 136.490, O = 294) höher als bei den Sträuchern (P = 26.670, O = 68).

### 3.4 Phänologie des Blühens

#### 3.4.1 Blühdauer der Blüten, Pflanzen und Populationen

In Abbildung 30 sind für alle Arten die mittlere Blühdauer einer Blüte und die Blühdauer der untersuchten Populationen dargestellt. Als Abschnitt der Gesamtblühzeit einer Blüte ist die Phase, in der sie Nektar produziert, dargestellt (links). Entsprechend ist die mittlere Blühdauer einer Pflanze als Abschnitt der Blühdauer der Population abgebildet (rechts).

Die Phase der Nektarproduktion beträgt bei 17 Arten jeweils einen Tag. Nur die Blüten von *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea* produzieren zwei Tage lang Nektar. Die Blüten von *Tecoma stans* zeichnen sich wie in Kapitel 3.4.1.1 beschrieben durch unregelmäßige Aufblühzeiten und Blühdauer aus. Die Dauer der Nektarproduktion wurde deshalb mit 1,5 Tagen angegeben, obwohl einzelne Blüten durchaus auch zwei Tage lang Nektar anbieten können. Die Mehrzahl der Blüten produziert aber nur einen Tag lang Nektar.

Die längste Blühdauer einzelner Blüten findet sich bei der Gattung *Tabebuia* (*T. caraiba* 5,5 Tage; *T. ochracea* 4,5 T.; *T. rosea* 5 T.) und bei *Zeyhera digitalis* (5 T.). Bei den Sträuchern sind nur in der Gattung *Jacaranda* (*J. caroba* 3,5 T.; *J. ulei* 2 T.; *J. rufa* 2,5 T.) Blühzeiten von mehr als zwei Tagen zu finden. Die Blüten aller anderen Sträucher fallen kurz nach dem Einstellen der Nektarproduktion (spätestens bis zum nächsten Tag) ab. Die Blüten der Sträucher *Jacaranda simplicifolia* und *Arrabidaea brachypoda* und von *Tabebuia roseo-alba* fallen noch am Abend des Aufblühtages ab. Alle übrigen Bäume erhalten ihre Blüten mindestens zwei Tage (*Tabebuia serratifolia* 3 T.; *T. impetiginosa* 3 T.; *Cybistax antisyphilitica* 2,5 T.; *Spathodea campanulata* 2 T.). So beträgt die durchschnittliche Blühdauer einer Blüte bei den Bäumen 3,3 Tage und bei den Sträuchern 2,1 Tage. Ohne die

vogelbestäubten Arten *Spathodea campanulata* und *Zeyhera digitalis* betragen die Werte jeweils 3,4 Tage (Bäume) und 1,8 Tage (Sträucher).

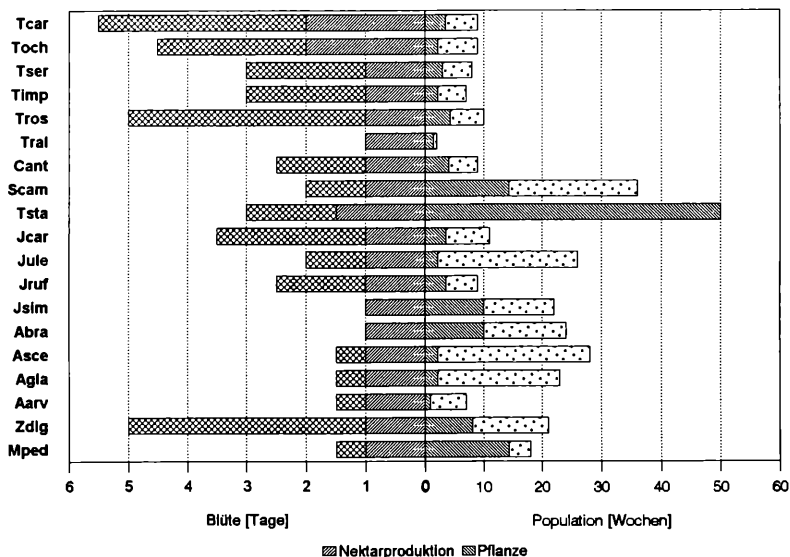


Abb. 30: Blühdauer - Bäume und Sträucher

Die mittlere Blühdauer einzelner Pflanzen ist bei den Bäumen (9,4 Wochen), bedingt durch die beiden Arten *Spathodea campanulata* (14,3 W.) und *Tecoma stans* (50 W.), länger als bei den Sträuchern (5,7 W.). Ohne diese Arten liegt der Mittelwert bei 2,9 Wochen, also deutlich niedriger als die Blühdauer der Sträucher. *Cydistax antisiphilitica* (4 W.) blüht nur unwesentlich länger als die Arten der Gattung *Tabebuia* (von 1,4 W. *T. roseo-alba* bis 3,4 W. *T. caraiba*).

*Memora pedunculata* blüht 14,3 Wochen und damit am längsten von allen Sträuchern, die sehr unterschiedlich lange Blühzeiten aufweisen (von 0,9 W. *Anemopaegma arvense* bis 10 W. *Jacaranda simplicifolia*, *Arrabidaea brachypoda*). Die meisten Arten blühen allerdings von 2,1 (*Jacaranda ulei*, *Arrabidaea sceptrum*, *Anemopaegma glaucum*) bis 3,6 Wochen (*Jacaranda caroba*, *J. rufa*). Die vogelbestäubte *Zeyhera digitalis* blüht 8,1 Wochen.

Die Blühzeiten der Populationen sind bei den Sträuchern länger (18,9 W.) als bei den Bäumen (15,6 W.). Dabei sind allerdings die längsten Blühzeiten einzelner Populationen bei den Bäumen zu finden (*Spathodea campanulata* 36 W., *Tecoma stans* 50 W.). Die Populationen aller anderen Bäume blühen weniger als 10 Wochen im Jahr (*Tabebuia caraiba* 9 W., *T. ochracea* 9 W., *T. serratifolia* 8 W., *T. impetiginosa* 7 W., *T. rosea* 10 W., *T. roseo-alba* 4 W., *Cydistax antisiphilitica* 9 W.).

Die Populationen der Sträucher blühen meist länger als 10 Wochen (*Jacaranda caroba* 11 W., *J. ulei* 26 W., *J. simplicifolia* 22 W., *Arrabidaea brachypoda* 24 W.,

*A. sceptrum* 28 W., *Anemopaegma glaucum* 23 W., *Zeyhera digitalis* 21 W., *Memora pedunculata* 18 W.). Nur *Jacaranda rufa* (9 W.) und *Anemopaegma arvense* blühen weniger als 10 Wochen, obwohl bei letzterer die Blühdauer aus den beschriebenen Gründen schwer zu erfassen ist (s. Kap. 3.2.4).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Blüten der Bäume länger blühen. Die Individuen und dementsprechend auch die Populationen blühen weniger lang als bei den Sträuchern. Die Sträucher zeigen im Zusammenhang mit ihrer flexibleren Wuchsform (s. Kap. 3.1.2) größere Unterschiede bei den Blühzeiten und in der Blühdauer als die Bäume.

### 3.4.2 Aufblühzeiten der Blüten

ART	TAGESZEIT					
	5 <sup>00</sup>	6 <sup>00</sup>	7 <sup>00</sup>	8 <sup>00</sup>	9 <sup>00</sup>	10 <sup>00</sup>
<i>Tabebuia caraiba</i>		-----	-----			
<i>Tabebuia ochracea</i>		-----	-----			
<i>Tabebuia serratifolia</i>		-----	-----			
<i>Tabebuia impetiginosa</i>			-----	-----		
<i>Tabebuia rosea</i>		-----	-----			
<i>Tabebuia roseo-alba</i>		-----	-----			
<i>Cyristax antisiphilitica</i>		-----	-----			
<i>Spathodea campanulata</i>	-----					
<i>Tecoma stans</i>	-/-	-----	-----	-----	-----	-/-
<i>Jacaranda caroba</i>			-----	-----		
<i>Jacaranda ulei</i>		-----	-----	-----		
<i>Jacaranda rufa</i>		-----	-----	-----		
<i>Jacaranda simplicifolia</i>		-----	-----	-----		
<i>Arrabidaea brachypoda</i>					-----	
<i>Arrabidaea sceptrum</i>			-----	-----		
<i>Anemopaegma glaucum</i>			-----	-----		
<i>Anemopaegma arvense</i>			-----	-----		
<i>Zeyheria digitalis</i>		-----	-----			
<i>Memora pedunculata</i>		-----	-----			

Abb. 31: Aufblühzeiten der Blüten

Die Sonne geht das ganze Jahr um ca. 6.00 Uhr auf und kurze Zeit später zwischen 7.00 Uhr und 9.00 Uhr öffnen sich die Blüten der meisten Arten (Abb. 31). Bei den Bäumen und auch bei den Sträuchern gibt es jeweils eine Ausnahme. Die Blüten von *Spathodea campanulata*, die von *Mimus saturninus* bestäubt werden, öffnen sich schon um 5.00 Uhr. Um 6.00 Uhr sind alle für den selben Tag vorge-

sehenen Blüten schon geöffnet. Bei den Sträuchern ist *Arrabidaea brachypoda* die Ausnahme. Ihre ersten Blüten öffnen sich um 9.00 Uhr und die letzten um 11.00 Uhr. Eine weitere Ausnahme stellt *Tecoma stans* dar, deren Blüten sich während des ganzen Tages und zum Teil auch während der Nacht öffnen können. Das Schwergewicht liegt dabei auf dem späten Nachmittag und dem Morgen, so daß die meisten Blüten bis zum Mittag hin mit Nektar aufwarten können.

Die Cerradobäume öffnen ihre Blüten ungefähr zur gleichen Zeit, während sie bei den Sträuchern gestaffelt aufblühen. Bei *Jacaranda* haben *J. caroba*, *J. rufa* und *J. simplicifolia* deutlich versetzte Aufblühzeiten. Bei der Pionierart *J. ulei*, die vereinzelt vorkommt, ist die Aufblühphase innerhalb der Gattung am längsten. Die anderen Sträucher haben ebenfalls gegeneinander versetzte Aufblühzeiten.

### 3.4.3 Charakteristischer Blühverlauf der Arten

In diesem Kapitel wird der Blühverlauf typischer, d.h. ungefähr mittelgroßer Individuen beschrieben. Kleinere oder größere Pflanzen derselben Art weichen zwar unter Umständen stark von den hier (Abb. 32) wiedergegebenen ab, was die Anzahl der Blüten betrifft; der Blühverlauf als solcher bleibt davon jedoch unberührt. Es sind deshalb zum besseren Vergleich der Arten untereinander und wegen des hier interessierenden Blühverlaufstypus die Blüten jeweils in Prozent der Gesamtblütenzahl, die von der Pflanze während der gesamten Blühperiode gebildet wurden, wiedergegeben. Auf der x-Achse beginnt der Blühverlauf deshalb auch immer mit Tag 1.

Betrachtet man zunächst die Arten der Gattung *Tabebuia*, fällt der gleichartige Blühverlauf auf. Als Höchstwert blühen bis zu 37 % (*Tabebuia ochracea*) der Gesamtblütenzahl an einem Tag. Die Blühdauer beträgt zwei bis drei Wochen. Einen ähnlichen Blühverlauf hat *Cyristax antisiphilitica*, die ebenfalls nur etwa drei Wochen blüht, und zum Zeitpunkt des höchsten Blühstandes etwas mehr als ein Viertel aller Blüten geöffnet hat. Die Länge der Blühphase schwankt bei diesen 7 Arten zwischen zwei und vier Wochen und die maximale Blütenmenge zwischen 1/4 und 1/3 der Gesamtblütenmenge. Da die Mehrzahl der Blüten innerhalb einer Woche auftritt, könnte man diesen Blühverlauf nach GENTRY (1980) dem "big-bang" Typ zuordnen. Andererseits scheint aufgrund der langen Blühdauer eher eine Zuordnung zum "cornucopia"-Typ angebracht.

Bei *Spathodea campanulata* werden an einem Tag maximal ca. 5 % - 10 % der Gesamtblütenmenge geöffnet. Die Blühdauer beträgt über 7 Wochen.

Eine Pflanze von *Tecoma stans* blüht bis auf wenige Tage das ganze Jahr über mit einem wellenartigen Auf und Ab der Blütenmengen, die im Hochstand etwa 5 % (bezogen auf die Blütenmenge eines halben Jahres) erreichen können.

Der Blühverlauf bei *Jacaranda* ähnelt dem "big-bang"-Typ oder dem "cornucopia"-Typ. *J. ulei* investiert zur Vollblüte etwa 20 % - 25 % aller Blüten, wobei die Blühdauer etwa drei Wochen beträgt. *J. rufa* dagegen blüht länger (6 Wochen) und öffnet maximal 10 % - 15 % der Blüten gleichzeitig. Noch weniger Blüten (10 %)

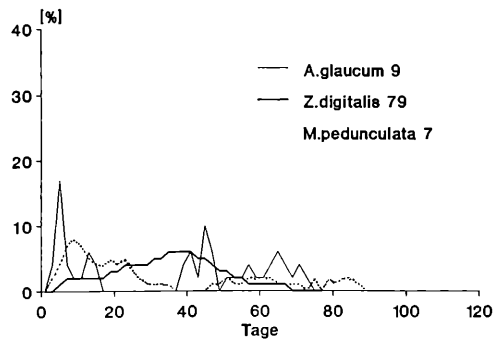
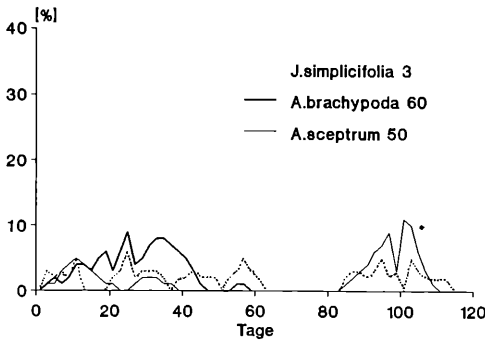
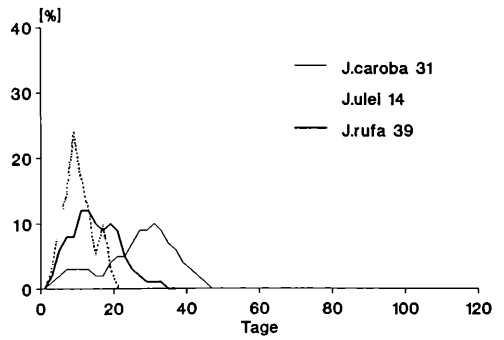
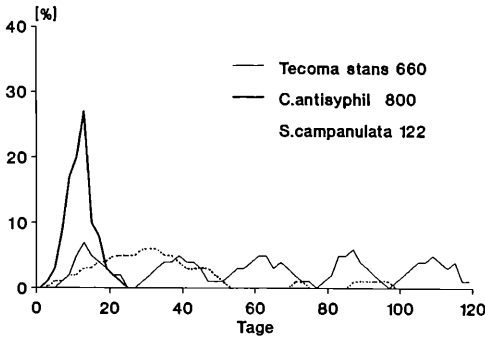
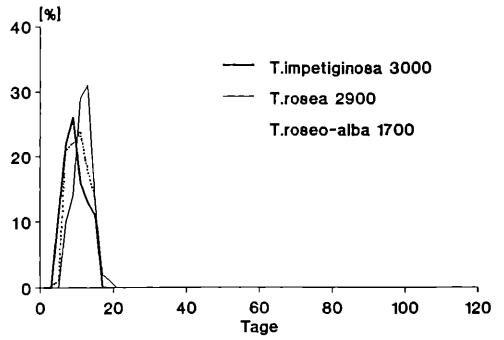
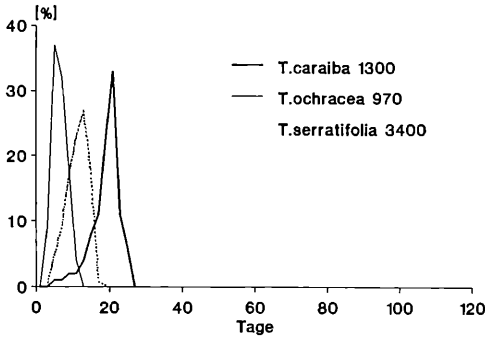


Abb. 32: Typischer Blütenverlauf der Pflanzen (offene Blüten bezogen auf die Gesamtblütenzahl; maximale Blütenzahl neben dem Artenamen)

sind zur Vollblüte bei *J. caroba* geöffnet, dafür blüht eine typische Pflanze aber 6 bis 7 Wochen. Die absoluten Blütenmengen sind bei diesen Sträuchern und den Bäumen sehr unterschiedlich (s. Kap. 3.1.3.2). Die Blühweise kann deshalb auch nicht zum "big-bang"- oder "cornucopia"-Typ gerechnet werden. Der Blühverlauf beider Gruppen ist aber gleichartig. Die für die Phänologie maßgebliche Organisationseinheit ist bei den Bäumen die Krone mit den Infloreszenzen und bei *Jacaranda* die Infloreszenz mit den Blüten. Die Verzweigungsart der Krone und der Infloreszenz gleicht sich insbesondere bei *J. ulei* und den Bäumen.

*Arrabidaea brachypoda* weist, ebenso wie *A. sceptrum* und *Jacaranda simplicifolia*, einen anderen Blühverlauf auf. Etwa 5 % bis 10 % der Blüten werden bei *Arrabidaea brachypoda* maximal gleichzeitig geöffnet. Die Blühphase kann bis zu 7 (9) Wochen andauern. Die Zahl der gleichzeitig geöffneten Blüten ist bei dieser Art starken Schwankungen unterworfen.

*Jacaranda simplicifolia* blüht mit weniger Blüten (5 %) über eine längere Zeit (16 Wochen). Dabei ist anzumerken, daß die meisten der untersuchten Pflanzen stark von Raupen und Heuschrecken befallen waren, die zahlreiche Knospen zerstörten. Es kann also nicht von einem ungestörten Blühverlauf ausgegangen werden, obwohl sicher sein dürfte, daß eine längere Blühphase mit zahlreichen Hoch- und Tiefständen typisch ist.

*Arrabidaea sceptrum* blüht mit einer längeren Blühpause zweimal im Jahr etwa 4 - 6 Wochen mit 5 % - 12 % der Gesamtblütenmenge zur Vollblüte. Einzelne Pflanzen von *Anemopaegma glaucum* können ebenfalls eine längere Blühpause einlegen. Obwohl nur sehr wenig Blüten gebildet werden (mit *Anemopaegma arvense* zusammen am wenigsten von allen untersuchten Arten, s. Kap. 3.1.3.2), können zwischen 15 % und 20 % auf einmal geöffnet sein. Der durchschnittliche Wert liegt allerdings bei 5 % - 10 %. Die Blühdauer beträgt davon abhängig zwei bis drei oder vier bis sechs Wochen. *Anemopaegma arvense* ist nicht dargestellt, da das Blühen typischerweise "keinen Verlauf" hat. Nur selten blühen zwei oder drei Blüten gleichzeitig; zumeist werden nur einzelne Blüten in unregelmäßigen Abständen angeboten.

*Zeyhera digitalis*, die einen sehr "flachen" Blühverlauf aufweist, maximal blühen 5 % - 7 % der Blüten gleichzeitig, exponiert ihre Blüten ca. 11 bis 12 Wochen.

*Memora pedunculata* weist einen Blühverlauf auf, den man als Abwandlung vom "steady-state"-Typ bezeichnen kann. Zu Beginn der Blühphase werden relativ viele Blüten gleichzeitig geöffnet (8 %), während danach für lange Zeit konstant zwischen 2 % und 4 % der Gesamtblütenmenge angeboten werden.

Es bereitet bis auf einige Ausnahmen Schwierigkeiten, den Blühverlauf insbesondere der Sträucher den Blühtypen GENTRY's (1980) zuzuordnen.

### 3.4.4 Blühverlauf und Variabilität in der Population

In Abbildung 33 wird der Blühverlauf der Populationen dargestellt. Wiedergegeben sind die prozentualen Anteile der gleichzeitig blühenden Pflanzen an der Gesamtzahl der blühenden Pflanzen.

Die Populationen von *Tabebuia serratifolia*, *T. impetiginosa*, *T. rosea* blühen zeitlich versetzt jeweils nur 1,5 - 2 Monate mit bis zu 65 % - 85 % aller Pflanzen. Weniger deutlich versetzt blühen die drei Cerrado-Baumarten *Tabebuia caraiba*, *T. ochracea* und *Cyristax antisiphilitica*. Zwar steigt auch bei diesen Arten die Zahl der blühenden Pflanzen recht steil an, aber insgesamt blühen bei Vollblüte nur etwa 40 % - 50 % aller Pflanzen. Auffallend ist bei den bisher genannten Arten ein erster kleiner Blühhöhepunkt, nach dem ein Rückgang des Blühens festzustellen ist. Erst danach erfolgt der Anstieg zur Vollblüte. Dieser kleine Blühhöhepunkt ist bei *T. serratifolia* nur schwach ausgeprägt.

Der Blühverlauf von *T. roseo-alba* ist dem "multiple-bang"-Typ zuzuordnen. Mehrmals, jeweils nur für kurze Zeit (2 - 3 Wochen), blühen über 90 % der Pflanzen. Eine Gruppe jüngerer Pflanzen nahm 1986 nur an einer Blühphase teil, während ältere Bäume mehrmals blühten. Erstaunlich ist der Gleichschritt des Blühens. Innerhalb von ein bis zwei Tagen beginnen alle Pflanzen einer Gruppe zu blühen.

Bei *Spathodea campanulata* ist die Länge des Plateaus, bei dem etwa 90 % der Population blüht, abhängig von der Zahl der Pflanzen. Berücksichtigt man mehrere Standorte, d.h. mehr Individuen, ist das Plateau langgezogen.

Der Blühverlauf der Populationen von *Tecoma stans* gleicht dem Blühverlauf einer einzelnen Pflanze. Die Blühphasen der Individuen sind aufeinander abgestimmt, so daß sich ein gleichzeitiges Auf und Ab in der Zahl der blühenden Pflanzen ergibt.

Einen anderen Blühverlauf zeigen die Populationen von *Tabebuia serratifolia*, *T. impetiginosa*, *T. rosea*, *T. caraiba*, *T. ochracea* und *Cyristax antisiphilitica*. Die großen Blütenmengen einzelner Bäume werden nach kurzer Zeit von einem anderen Baum der gleichen Art ersetzt. Nach längerer Zeit treten andere Arten auf. Das Blütenangebot dieser Arten bleibt über lange Zeit konstant, ändert sich aber von Standort zu Standort.

Beginnend mit *Arrabidaea sceptrum* im Juni, blühen die Populationen der Sträucher unregelmäßig mit zumeist kleineren aber auch größeren Einbrüchen. Ausnahmen sind *Jacaranda caroba* und *J. ulei*, die stetig und nur kurz blühen.

Der lange und stetige Blühverlauf von *Zeyhera digitalis* bedeutet für die Bestäuber über lange Zeit ein verlässliches Blütenangebot. *Z. digitalis* wächst zudem in größeren Gruppen, so daß mehrere Pflanzen gemeinsam ein größeres Angebot für die Bestäuber bieten.

Berücksichtigt man die Bestandsdichten der Arten, lassen sich bei den Sträuchern zwei Gruppen erkennen. *Jacaranda caroba*, *J. rufa*, *J. simplicifolia* und



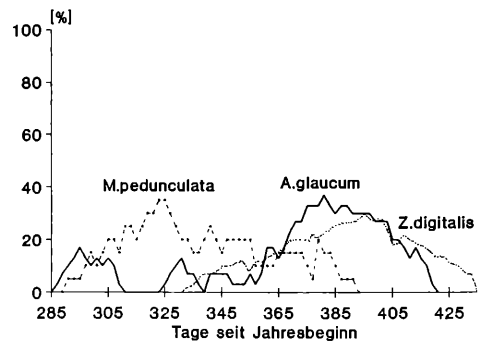
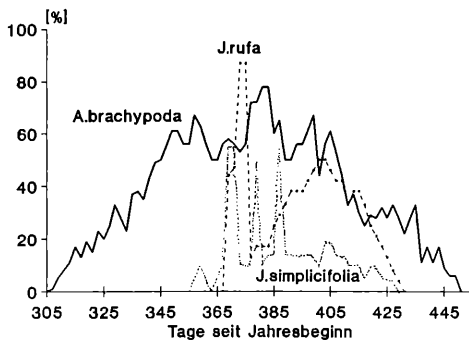
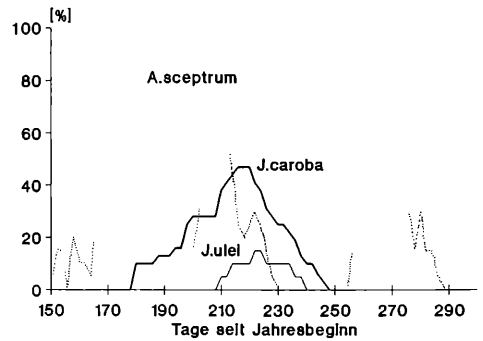
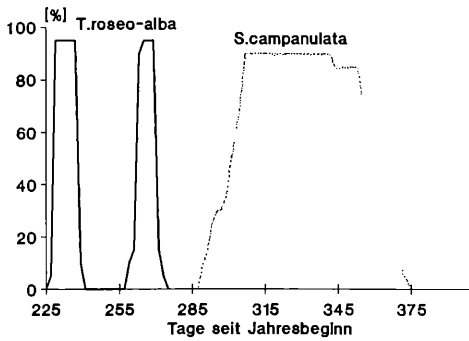
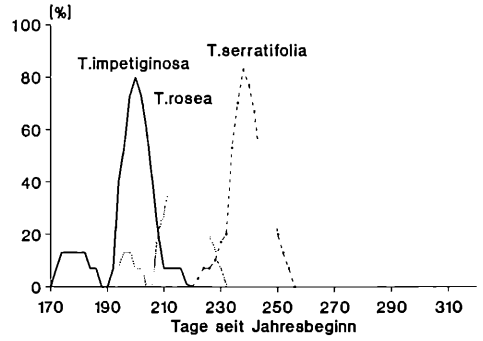
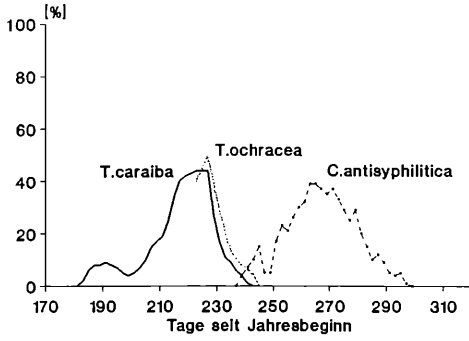


Abb. 33: Blühverlauf der Populationen (jeweils bezogen auf die Gesamtzahl blühender Individuen)

*Arrabidaea brachypoda* wachsen in größeren Gruppen und blühen dabei synchron über längere Zeit. Die übrigen Sträucher treten vereinzelt auf, blühen also mit großen Abständen jeweils mit geringem Blütenangebot und weniger synchron.

Die Variabilität der Blümmuster und der Anteil einzelner Pflanzen an der Gesamtblütenmenge der Population ist in Abbildung 34 dargestellt. Die Darstellung ist kumulativ, so daß die unterschiedlich schraffierten Flächen den Anteil einzelner Pflanzen an der Gesamtmenge der Blüten kenntlich machen.

Die einzelnen Individuen von *Tabebuia caraiba* blühen alle leicht versetzt, d.h. ihr Blühhöhepunkt, der nur wenige Tage andauert, ist ein auffälliges Ereignis in der Population. Das gilt insbesondere dann, wenn es sich um einen großen Baum handelt wie etwa bei Baum Nr. 5. Die Konzentration großer Blütenmengen springt in der Population sozusagen von einer Pflanze zur nächsten. Im Verlauf des Blühens konzentriert sich das Nahrungsangebot für die Bestäuber einmal bei einer Pflanze und ein anderes Mal bei einer anderen. Es verteilt sich auf diese Weise sprunghaft über das ganze Bestandsareal. Dabei ist jedoch die größere Zahl der Pflanzen in Abhängigkeit von der Alterstruktur der Population nur zu einer geringeren Blütenproduktion in der Lage (s.a. Kap. 3.4.5). Dieses Blühverhalten trifft für alle Cerradobäume sowie *T. serratifolia* und *T. rosea* zu.

*Jacaranda caroba* zeigt, betrachtet man die Verteilung der Blütenmengen auf einzelne Pflanzen, ein ähnliches Muster wie *Tabebuia caraiba*. Der Unterschied besteht in den absolut erreichten Blütenmengen. Die weitaus meisten Blüten werden aber auch bei *Jacaranda caroba* von nur einer Pflanze (Pfl. 4) gestellt. Der hier dargestellte Blühverlauf gibt nur einen Teil der Population wieder. Der Blühverlauf in der Population setzt sich mosaikartig aus mehreren solchen Blümmustern zusammen. Das Mosaik des Blütenangebotes ändert sich dabei ständig in Abständen von mehreren Tagen.

*Jacaranda caroba* hat ein ähnliches Verzweigungsmuster wie die Bäume. *Arrabidaea brachypoda* weist eine andere Verzweigung auf und auch das Blühverhalten ist unterschiedlich. Die Individuen dieser Art blühen fast alle gleichzeitig. Allerdings ändern sich die Blütenmengen jeder Pflanze fortlaufend. Wie schon beim Blühverhalten einzelner Pflanzen, fällt der unregelmäßige Verlauf des Blühens auf. Einzelne Individuen und die ganze Population zeigen ein un stetiges, von Tag zu Tag schwankendes Blütenangebot. Die dicht zusammenstehenden Pflanzen bieten ein chaotisches Muster mit Zeiten hohen und geringen Blütenangebotes an wechselnden Pflanzen (Orten). Ein konstantes Angebot ist nur durch eine große Zahl von Pflanzen gegeben.

Die Blühphasen der Pflanzen von *Arrabidaea sceptrum* überschneiden sich gleichfalls längere Zeit. Der Blühverlauf ist aber stetiger und mehrphasig. Dabei bleibt der Anteil der Pflanzen gleichmäßig verteilt. Die mittlere Entfernung zwischen zwei blühenden Pflanzen war bei dieser Art am höchsten, aber sie wachsen oft in kleineren Gruppen. Mehrere Pflanzen können den Bestäubern derart gemeinsam mehr Blüten anbieten. Ein ähnliches Blümmuster zeigen auch die Pflanzen von *Anemopaegma glaucum*.

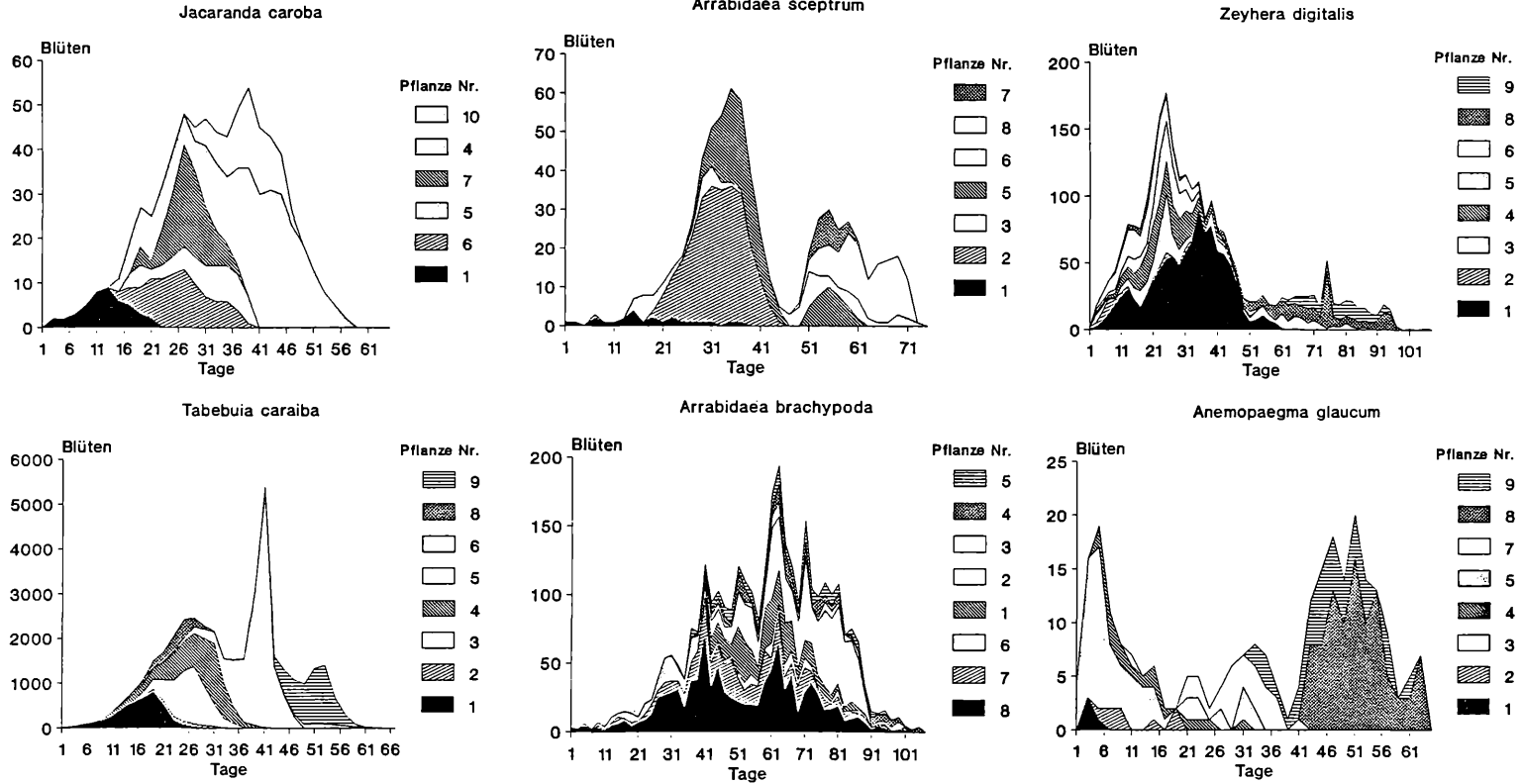


Abb. 34: Anteile einzelner Pflanzen an der Gesamtblütenzahl der Population

Vergleichbar mit den letztgenannten Sträuchern, verläuft auch das Blühen in der Population von *Zeyhera digitalis* synchron. Über einen langen Zeitraum sich verändernde Beiträge mehrerer Pflanzen bewirken eine "Bewegung der Blütenkonzentration" über das Bestandsareal. Diese örtliche Änderung der Blütenkonzentration ist jedoch langsamer und wesentlich besser abzusehen als z.B. die von *Jacaranda* oder der Bäume aus der Gattung *Tabebuia*.

Zusammenfassend lassen sich mehrere Gruppen feststellen. Bei den Bäumen verteilen sich große und kleinere Blütenmengen (abhängig von der Altersstruktur der Population) über das Bestandsareal. Gleichzeitig wechseln sich die Blühhöhepunkte der einzelnen Pflanzen ab. Die Sträucher bieten ihre insgesamt kleineren Blütenmengen in größeren oder kleineren Gruppen an. Dabei ändert sich das Angebot mosaikartig räumlich und zeitlich (*Jacaranda*), oder es verläuft stetig und wirkt ergänzend (*Arrabidaea sceptrum*, *Anemopaegma glaucum*). Es kann aber auch sehr unstetig und chaotisch sein (*Arrabidaea brachypoda*). Eine weitere Möglichkeit tritt bei *Jacaranda ulei* und *Memora pedunculata* auf, die als einzelne Pflanzen mit kleinem Blütenangebot Bestäuber anlocken.

### 3.4.5 Reproduktives Wachstum

In den nächsten zwei Kapiteln werden Maßzahlen, die sich aus dem Blühverlauf ergeben, vorgestellt. Zunächst ist in Abbildung 35 und 36 das "reproduktive Wachstum" der Pflanze, wie es sich in der Zunahme der Blüten/Tag und Pflanze zeigt, wiedergegeben.

Die Zahl offener Blüten nimmt bei den Cerrado-Baumarten durchschnittlich um 337 (*Tabebuia caraiba*), 184 (*T. ochracea*) und 315 (*Cybistax antisiphilitica*) pro Tag und Pflanze zu. Damit wächst bei diesen Arten die Blütenzahl sehr langsam im Vergleich mit den anderen *Tabebuia*-Arten. *Spathodea campanulata* (53) und *Tecoma stans* (263) erreichen vergleichbare Werte. Das "reproduktive Wachstum" der anderen *Tabebuia*-Arten ist schneller (*T. serratifolia* 1.460, *T. impetiginosa* 1.028, *T. rosea* 1.170, *T. roseo-alba* 721).

Die Sträucher wachsen wesentlich langsamer. Die größten Zuwachsraten erreichen *Jacaranda caroba* (8), *J. rufa* (11,3), *Arrabidaea brachypoda* (9,7) und *Zeyhera digitalis* (9,9). Die geringste mittlere Zunahme offener Blüten pro Tag weist *Jacaranda simplicifolia* (0,9), zusammen mit *Memora pedunculata* (2,5) und *Anemopaegma glaucum* (3) auf. Das "reproduktive Wachstum" von *Jacaranda ulei* (5,2) und *Arrabidaea sceptrum* (5,9) ist durchschnittlich.

Diese Zahlen machen die Veränderungen deutlich, mit denen im Blütenangebot zu rechnen ist. Hier finden sich die größten Unterschiede zwischen Bäumen und Sträuchern. Daß der Unterschied allein auf der Zahl der Infloreszenzen beruht, läßt sich erkennen, wenn man die mittlere Produktion neuer Blüten pro Infloreszenz betrachtet (Abb. 37). Das mittlere Infloreszenzwachstum reicht von 0,1 (*Spathodea campanulata*) bis 3,4 neue Blüten pro Tag (*Tabebuia caraiba*) bei den

Bäumen, und von 0,1 (*Anemopaegma glaucum*) bis 8,2 (*Jacaranda rufa*) neue Blüten pro Tag bei den Sträuchern.

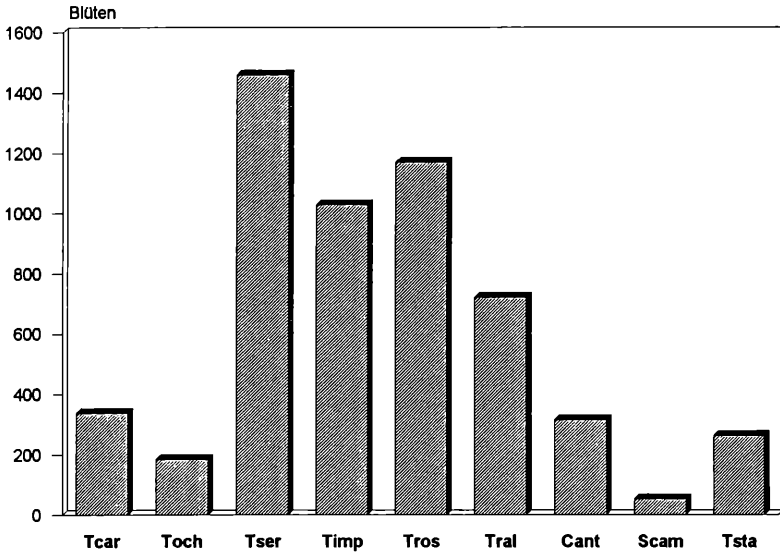


Abb. 35: Reproduktives Wachstum - Neue Blüten pro Tag und Pflanze (Bäume)

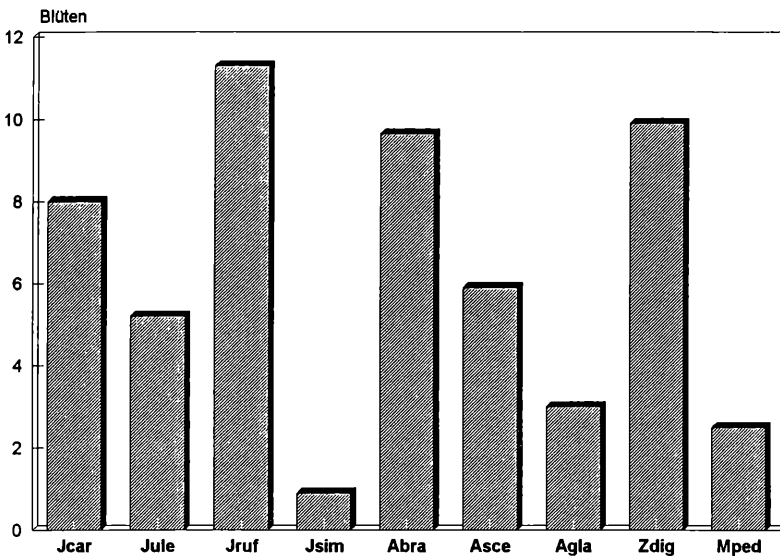


Abb. 36: Reproduktives Wachstum - Neue Blüten pro Tag und Pflanze (Sträucher)

Einzelne Infloreszenzen von *Spathodea campanulata* blühen sehr lange. Die Infloreszenzen von *Anemopaegma glaucum* bilden nur wenige Blüten aus. Das sind die Gründe für die niedrigen Werte bei diesen beiden Arten.

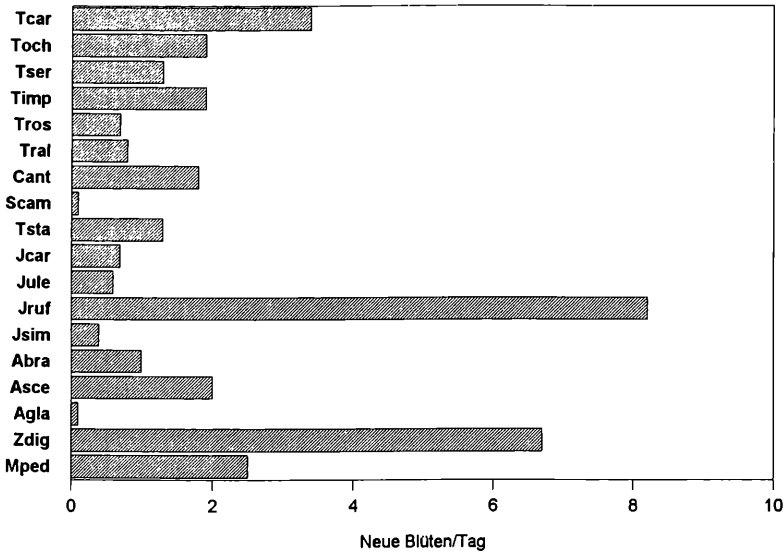


Abb. 37: Infloreszenzwachstum

Die gesamte Blütenproduktion wird bei *Jacaranda rufa* (8,2 Blüten/Tag) von nur einer Infloreszenz und bei *Zeyhera digitalis* (6,7 B/T) und *Memora pedunculata* (2,5 B/T) von ein bis zwei Infloreszenzen übernommen. *Jacaranda rufa* blüht außerdem nur kurze Zeit. Die hohen Werte der drei Straucharten finden ihre Entsprechung bei den Bäumen mit *Tabebuia caraiba* (3,4 B/T), die mehr Infloreszenzen ausbildet. Diese produzieren jedoch in einer kurzen Blühperiode viele Blüten. Trotz ähnlicher Verzweigungsart der Infloreszenzen bei *Tabebuia caraiba*, *Tabebuia impetiginosa* (1,9 B/T) und *Tabebuia rosea* (0,7 B/T) finden sich unterschiedliche Zuwachsraten der Infloreszenzen. Das "reproduktive Wachstum" der Pflanze war bei den beiden letztgenannten Arten aufgrund der vielen gleichzeitig blühenden Infloreszenzen aber wesentlich größer.

### 3.4.6 Blütenangebot und Nektarangebot

In Abbildung 38 sind die Polygonzüge der Blütenhäufigkeitsklassen einiger Arten dargestellt. Bei allen Arten findet sich unabhängig vom Blühverlauf eine logarithmische Normalverteilung der Blütenhäufigkeitsklassen. Die Wahrscheinlichkeit kleinere Blütenmengen anzutreffen ist überdurchschnittlich größer als die Wahrscheinlichkeit, große Blütenmengen anzutreffen. Das gilt für Bäume genauso wie für Sträucher, nur sind bei den Bäumen die Blütenklassen größer. Bei allen Blühmustern treten häufiger kleine Blütenmengen und für kurze Zeiten an bestimmten Pflanzen (singulär) große Blütenmengen auf.

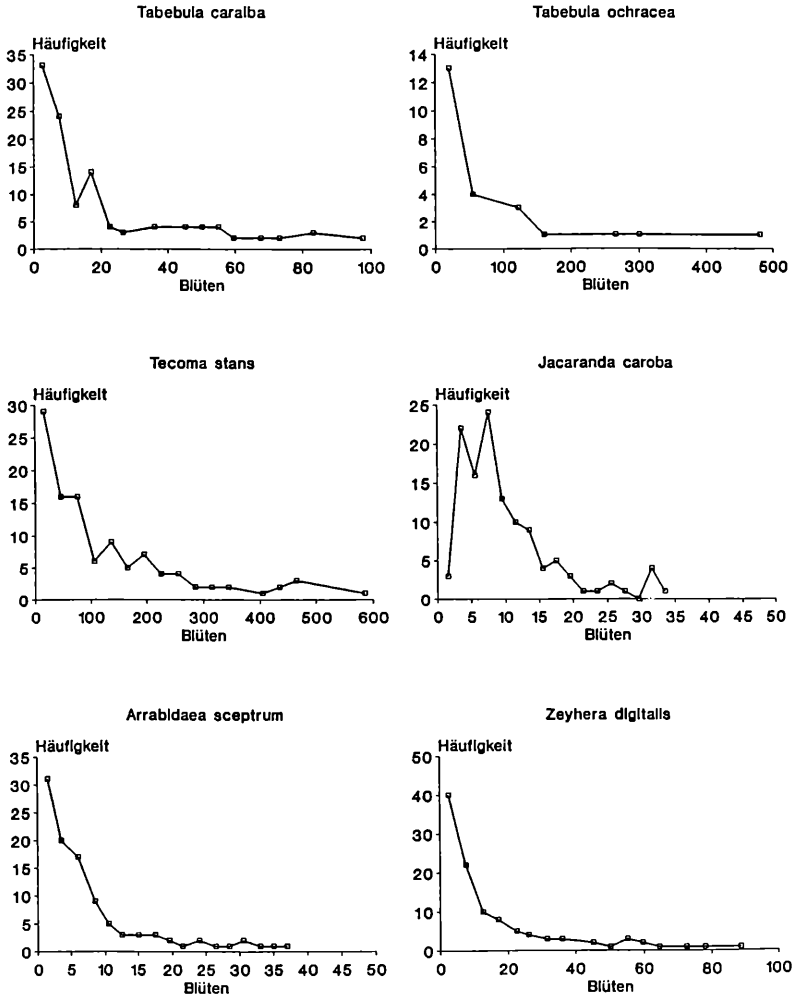


Abb. 38: Häufigkeitsverteilungen offener Blüten pro Pflanze

Daraus resultierende Änderungen des Nektarangebotes sind in Abbildung 39 und 40 dargestellt. Für die Arten, deren Blüten länger als drei Tage blühen, sind von jeweils einer Pflanze die nektarproduzierenden Blüten berechnet worden. Da alle zwei Tage die Blüten gezählt wurden, konnte der Zuwachs an frischen Blüten berechnet werden. In den Abbildungen sind sie als Kurve unter den gezählten offenen Blüten wiedergegeben.

Bei den Bäumen überdecken die nektarlosen Blüten in ihrer Zahl die frischen Blüten. Der Kurvenverlauf der nektarproduzierenden Blüten ist zudem wesentlich komplexer, als es die Zahl der offenen Blüten vermuten läßt. So findet sich bei *Tabebuia caralba* und *T. rosea* ein kleinerer Höhepunkt im vorderen Drittel des

Kurvenverlaufs und einer im letzten Drittel. Der Höhepunkt im letzten Drittel ist auch bei *T. ochracea*, *T. impetiginosa* und *Cybastax antisiphilitica* zu sehen. Sieht man einmal vom Anfang und Ende der Blühphase ab, so ist zum Zeitpunkt dieses letzten kleineren Höhepunktes die Differenz zwischen offenen und nektarproduzierenden Blüten am geringsten. D.h. zu diesem Zeitpunkt ist die Wahrscheinlichkeit, in einer offenen Blüte auch Nektar zu finden, größer als vorher.

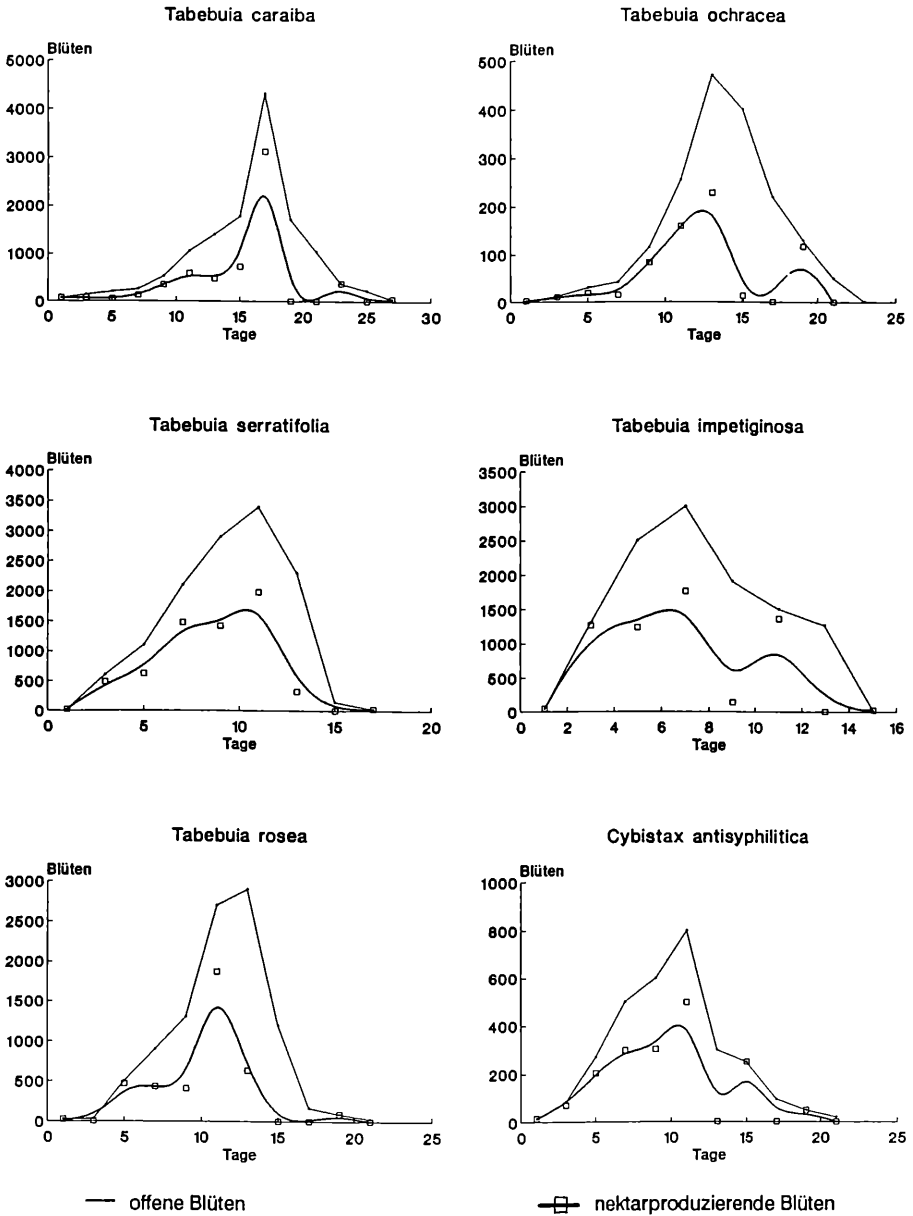


Abb. 39: Offene und nektarführende Blüten einzelner Pflanzen



Durch das unregelmäßige Aufblühen der Blüten bei *Tecoma stans* ähnelt die Kurve der nektarproduzierenden Blüten der Blühkurve offener Blüten.

Bei den Sträuchern, deren Blüten länger als zwei Tage blühen, sieht die Kurve der nektarproduzierenden Blüten anders aus. Die Zuwachsraten neuer nektarproduzierender Blüten sind aufgrund der wenigen Infloreszenzen sehr schwankend. Die Zahl der nektarproduzierenden Blüten ändert sich fast täglich. Leider konnte für die Arten, deren Blüten zwei Tage blühen und einen Tag Nektar produzieren, der Verlauf der Kurve für frische Blüten nicht berechnet werden. Das prinzipielle Erscheinungsbild der Blühverläufe dürfte aber ähnlich sein.

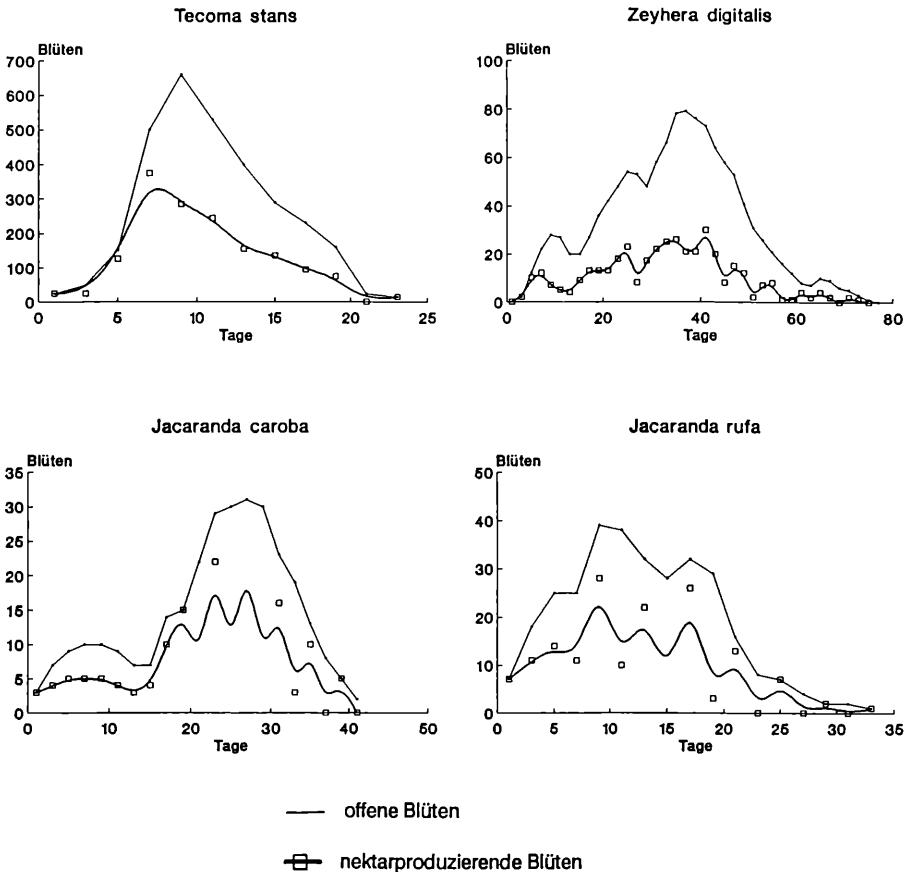


Abb. 40: Offene und nektarführende Blüten einzelner Pflanzen

Die Kurven für nektarproduzierende Blüten gleichen somit bei allen Sträuchern der Kurve von *Arrabidaea brachypoda* (s. Abb. 66, S. 114), deren Blüten nur einen Tag exponiert werden und auch genauso lang Nektar produzieren. D.h. eine längere Blühdauer einzelner Blüten ohne gleichzeitige Verlängerung der Nektarproduktion

führt bei allen Arten zu einem "Überdecken" des tatsächlichen Nektarangebots. Je mehr Infloreszenzen eine Pflanze ausbildet, um so ausgeglichener wird die Kurve der nektarproduzierenden Blüten. Bei den Sträuchern lassen sich deutlich mehrere einzelne Wachstumsschübe erkennen. Bei den Bäumen treten zwei bis drei Wachstumsschübe auf.

### 3.4.7 Änderungen des Zuckergehalts im Nektar

Die zu verschiedenen Tageszeiten (jede halbe Stunde) gemessenen Zuckerkonzentrationen im Nektar sind in Abbildung 41 und 42 wiedergegeben.

Die Zuckerkonzentration steigt bei den Arten der Gattung *Tabebuia* nach Beginn der Nektarproduktion (6.30 - 7.00 Uhr) schnell auf Werte zwischen 20 % und 30 %. Einzige Ausnahme ist *T. impetiginosa*, die während des ganzen Tages kaum mehr als 20 % erreicht. Bei *T. caraiba* und *T. ochracea* steigt der Zuckergehalt danach langsam weiter, bis er gegen Abend den maximalen Wert von 35 % - 37 % bei *T. caraiba* und 40 % bei *T. ochracea* erreicht.

Nach einem hohen Wert von 35 % um 12.00 Uhr fällt die Zuckerkonzentration bei *T. serratifolia* wieder ab, bis sie gegen 18.00 Uhr nur noch 23 % beträgt. Diesen Peak weist auch der Zuckergehalt des Nektars bei *T. rosea* auf (30 % um 12.30 Uhr), der allerdings nach einem Zwischentief um 15.00 (26 %) bis 18.00 Uhr wieder auf 30 % steigt.

Bei *T. impetiginosa* erreicht der Zuckergehalt des Nektars um 11.00 Uhr ein erstes Maximum (21 %), um nach einem Tiefpunkt um 14.30 Uhr (15 %) gegen 18.00 Uhr wieder auf 21 % zu steigen. Etwas unregelmäßiger verläuft die Kurve bei *T. roseo-alba*. Sie steigt schnell an bis auf 34 % um 11.30 Uhr, sinkt dann auf 26 % (13.00 Uhr), liegt um 14.30 Uhr wieder bei 30 % und fällt dann allmählich auf 24 %.

Nach einem steilen Anstieg erreicht der Zuckergehalt im Nektar von *Cybistax antisiphilitica* gegen 11.00 Uhr einen ersten Höhepunkt von 30 %, um nach 26 % (13.30 Uhr) wieder auf 31 % anzusteigen.

Bei *Spathodea campanulata* erreicht die Zuckerkonzentration erst gegen 17.30 Uhr 21 %, nachdem sie von etwa 15 % um 6.30 Uhr ausgehend den ganzen Tag langsam ansteigt.

Bei *Tecoma stans* wechselt die Zuckerkonzentration stark. Sie schwankt den ganzen Tag zwischen 20 % und 30 %. Aufgrund des unregelmäßigen Aufblühens der Blüten kann nicht davon ausgegangen werden, daß dieser Verlauf den Konzentrationsänderungen einer Blüte entspricht. Vielmehr geben diese Werte einen Einblick in die Zuckergehalte, wie sie die Bestäuber zu den jeweiligen Zeiten an einer Pflanze bei verschiedenen Blüten antreffen würden.

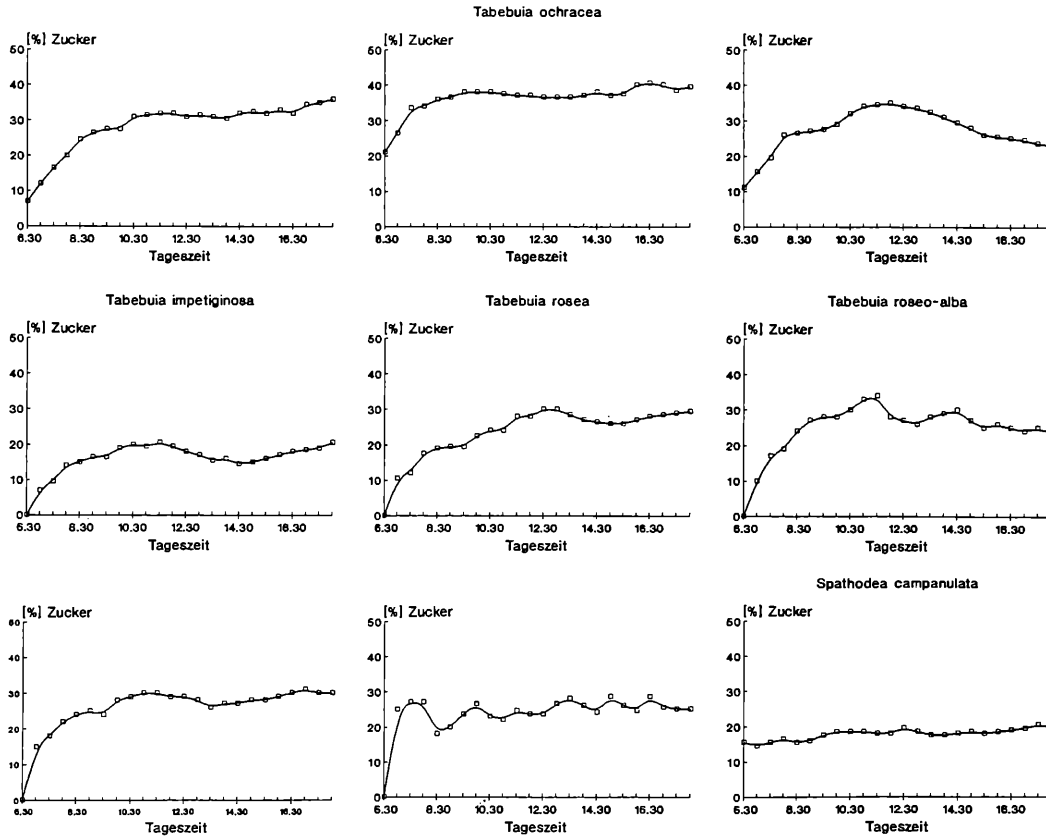


Abb. 41: Zuckerkonzentrationsänderung des Nektars im Tagesverlauf

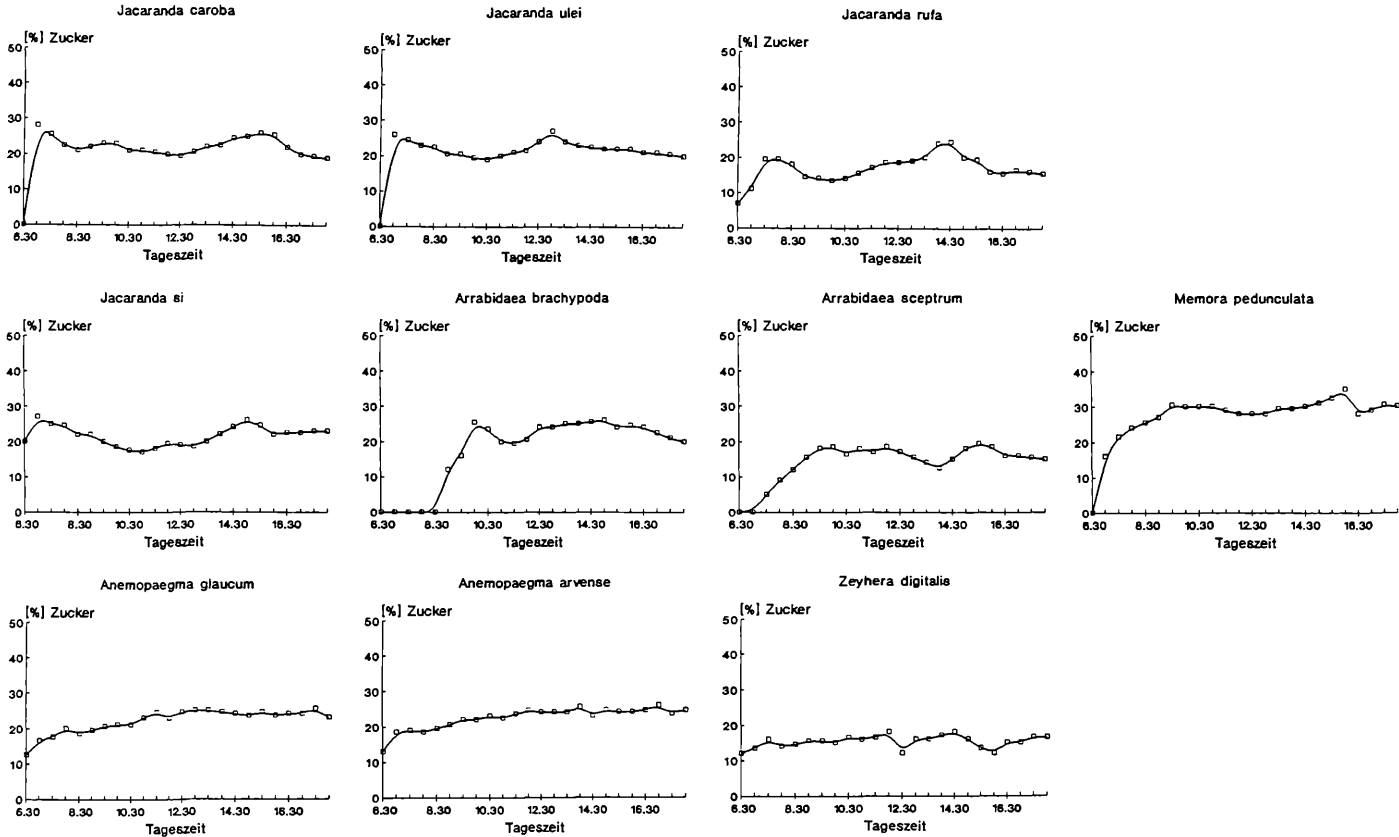


Abb. 42: Zuckerkonzentrationsänderungen des Nektars im Tagesverlauf

Die Arten der Gattung *Jacaranda* zeigen einen anderen Verlauf der Zuckerkonzentration. Bereits um 7.00 Uhr ist sie bei *J. caroba* (29 %), *J. ulei* (27 %), *J. rufa* (7.30 Uhr, 20 %) und *J. simplicifolia* (28 %) sehr hoch, um danach zu sinken. Bei *J. caroba* erreicht sie ein erstes Minimum um 12.30 Uhr (20 %), bei *J. ulei* um 10.30 Uhr (19 %), bei *J. rufa* um 10.00 Uhr (14 %) und bei *J. simplicifolia* um 11.00 Uhr (17 %). Daraufhin steigen die Konzentrationen wieder auf 27 % (*J. caroba* 15.30 Uhr), 27 % (*J. ulei* 13.00 Uhr), 25 % (*J. rufa* 14.30 Uhr) und 26 % (*J. simplicifolia* 15.00 Uhr). Bis 18.00 Uhr fallen sie wieder auf 19 % (*J. caroba*), 20 % (*J. ulei*), 16 % (*J. rufa*) und 23 % (*J. simplicifolia*).

Bei *Arrabidaea brachypoda* beginnen die Blüten erst ab 9.00 Uhr mit der Nektarproduktion, und der Zuckergehalt steigt dann bis 10.00 Uhr auf 27 % und fällt bis 11.30 Uhr wieder auf 20 %. Am Nachmittag bleibt die Konzentration konstant bei etwa 26 % und sinkt bis 18.00 Uhr wieder auf 20 %. So hohe Zuckerkonzentrationen erreicht *A. sceptrum* nicht. Nach einem langsameren Anstieg werden um 10.00 Uhr 19 % erreicht, die bis 12.00 Uhr beibehalten werden und bis 14.00 Uhr auf 13 % sinken. Ein zweiter Höhepunkt wird gegen 15.30 Uhr mit 20 % erreicht, gegen Abend sinkt der Zuckergehalt aber wieder auf 15 %.

Die Zuckerkonzentrationen im Nektar der *Anemopaegma*-Arten verhalten sich fast identisch. Sie steigen von 12 % um 6.30 Uhr kontinuierlich bis auf etwa 25 % um 18.00 Uhr.

Ähnlich gering wie bei der vogelblütigen Art *Spathodea campanulata* ist auch der Zuckergehalt bei *Zeyhera digitalis*. Mit leichtem Anstieg ändert er sich von 13 % um 6.30 Uhr bis auf 17 % um 18.00 Uhr.

*Memora pedunculata* produziert stärker konzentrierten Nektar; bereits um 9.30 Uhr beträgt der Zuckergehalt 30 % und bleibt, von einigen kleineren Änderungen abgesehen, bis 18.00 Uhr konstant auf dieser Höhe.

Es zeigen sich anscheinend intern geregelte Zuckerkonzentrationsänderungen bei allen Arten. Sie dürften nur in geringem Maße von äußeren Faktoren abhängig sein, da die Messungen an verschiedenen Tagen und zu allen Jahreszeiten vorgenommen wurden. Außerdem gleichen sich die Kurven innerhalb einer Gattung mehr als zwischen verschiedenen Gattungen, insbesondere bei *Tabebuia*, *Jacaranda* und *Anemopaegma*. Erwähnenswert sind noch die niedrigen Zuckergehalte bei den zwei vogelbestäubten Arten.

In Tabelle 8 sind die Mittelwerte, die sich aus dem Tagesverlauf ergeben, aufgezeichnet. Hier wird deutlich, daß nicht nur die beiden Arten *Spathodea campanulata* und *Zeyhera digitalis* relativ geringe Zuckerkonzentrationen im Nektar aufweisen, sondern auch *Tabebuia impetiginosa*, *Jacaranda rufa* und *Arrabidaea sceptrum*. Die Standardabweichungen sind bei diesen Arten aber doppelt so groß wie bei den vogelblütigen Arten.

Der Mittelwert für die Bäume liegt bei 25,6 %, während er bei den Sträuchern 21 % beträgt. Die Unterschiede in der Nektarkonzentration zwischen beiden Gruppen lassen sich statistisch nicht absichern.

Tab.8: Mittelwerte der Zuckergehalte im Nektar (aus dem Tagesverlauf)

ART	ZUCKERGEHALT IM NEKTAR [%]	STANDARD- ABWEICHUNG
<i>Tabebuia caraiba</i>	29,2	5,9
<i>Tabebuia ochracea</i>	36,9	2,8
<i>Tabebuia serratifolia</i>	27,9	5,0
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	16,6	3,3
<i>Tabebuia rosea</i>	24,4	5,6
<i>Tabebuia roseo-alba</i>	25,8	5,1
<i>Cybistax antisyphilitica</i>	26,8	4,0
<i>Spathodea campanulata</i>	17,9	1,5
<i>Tecoma stans</i>	24,8	2,5
<i>Jacaranda caroba</i>	22,3	2,4
<i>Jacaranda ulei</i>	22,0	2,0
<i>Jacaranda rufa</i>	17,4	3,2
<i>Jacaranda simplicifolia</i>	21,6	2,8
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	22,2	3,6
<i>Arrabidaea sceptrum</i>	15,5	3,4
<i>Anemopaegma glaucum</i>	22,4	2,6
<i>Anemopaegma arvense</i>	22,8	2,2
<i>Zeyheria digitalis</i>	15,4	1,6
<i>Memora pedunculata</i>	28,4	3,8

### 3.5 Besucher und Bestäuber

#### 3.5.1 Liste der Besucher

An den Bäumen konnten folgende Hymenopteren beobachtet werden:

##### **ANTHOPHORIDAE**

*Centris albopilosa*  
*C. collariris*  
*C. discolor*  
*C. fuscata*  
*C. tarsata*  
*C. trigonoides*  
*C. violacea*  
*Ceratina* sp.  
*Epicharis* cf. *schrottkii*  
*Exomalopsis* sp. \*  
*Thygater analis* \*  
*Xylocopa cearensis* \*  
*X. griseceus*  
*X. hirsutissima*  
*X. subcyanea* \*  
*X. virescens auctorum* \*

##### **HALICTIDAE**

*Augochlora* sp.  
*Augochloropsis* sp.  
*Pseudaugochloropsis* sp.  
*Neocorynura atromarginata* \*

##### **OXAEIDAE**

*Oxaea flavescens*

##### **APIDAE**

*Apis mellifera* \*  
*Bombus morio* \*  
*Euglossa chordata*  
*E. melanotricha*  
*E. townsendii*  
*Eulaema nigrita*  
*Euphresia violacens*  
*Melipona quinquefasciata* \*  
*Paratrigona lineata*  
*Tetragona clavipes*  
*Trigona spinipes*

##### **VESPIDAE**

*Brachygastra lecheguana*  
*Mischocyttarus campestris*  
*Polybia flavifrons*  
*P. ignobilis*  
*P. lineata*  
*P. occidentalis*  
*P. sericea*  
*Protopolybia exigua*  
*Polistes satan* \*

Das sind 41 Arten aus 25 Gattungen, wovon aber 10 Arten (\*) aus 8 Gattungen nur auf dem Campusgelände beobachtet wurden. Bei den Sträuchern wurden 15 Arten aus 12 Gattungen beobachtet:

##### **ANTHOPHORIDAE**

*Centris fuscata*  
*C. tarsata*  
*Ceratina* sp.  
*Rathymus bicolor*  
*Xylocopa frontalis*

##### **APIDAE**

*Euglossa chordata*  
*E. melanotricha*  
*E. townsendii*  
*Eulaema nigrita*  
*Paratrigona lineata*  
*Trigona spinipes*

##### **HALICTIDAE**

*Pseudaugochloropsis* sp.  
*Augochloropsis* sp.  
*Augochlora* sp.

##### **OXAEIDAE**

*Oxaea flavescens*

### 3.5.2 Verhalten und Bedeutung der Besucher

Nach ihrem Verhalten lassen sich die Besucher in drei Gruppen einteilen:

1. Vektoren für die Pollenübertragung
2. Nutznießer des Blütenangebots ohne Vektorfunktion
3. Besucher anderer Pflanzenteile

Die erste Gruppe ist der kleinere, aber bedeutendere Teil der Besucherliste. Diese Gruppe wird in Kapitel 3.5.2 ausführlicher behandelt. Zunächst seien einige Beobachtungen zu den anderen Gruppen wiedergegeben.

Als Besucher anderer Pflanzenteile als die Blüten treten vor allem Ameisen, Wespen, Schmetterlinge, aber auch viele kleinere Bienen wie *Paratrigona lineata* und *Trigona spinipes* auf. Ameisen konnten an allen Arten beobachtet werden. In großer Zahl traten sie bei *Anemopaegma glaucum*, *A. arvense*, *Tabebuia ochracea*, *T. serratifolia*, *T. impetiginosa* und *Memora pedunculata* auf. Die Früchte dieser Arten bilden Nektarien aus (s. Kap. 3.1.4.3) und werden regelmäßig und häufig von Ameisen besucht. An den jungen Früchten von *Tabebuia serratifolia* und *T. impetiginosa* wurden außerdem viele Wespen, Schmetterlinge und kleine Bienen beobachtet. Bei *Tabebuia caraiba*, *T. ochracea* und *Memora pedunculata*, deren Früchte weniger Nektar anbieten, war das Artenspektrum und auch die Individuenzahl der Nutznießer geringer. Es wurden nur Ameisen und Wespen beobachtet. Allerdings holten die Ameisen nicht nur Nektar von den Früchten von *Tabebuia caraiba* und *Memora pedunculata* sondern fraßen auch an Blättern und Blattstielen. Es war dabei nicht festzustellen, ob sie nur Nektarien ausbeuteten oder ob die bereits erwähnten Haare (s. Kap. 3.1.4.3) auch als Futterquelle dienten. Blattstiele und Früchte zeigten jedoch deutliche Fraßspuren.

Auch an den Früchten der beiden *Anemopaegma*-Arten fanden sich häufig Ameisen ein. Bei diesen Arten nutzten die Ameisen auch die Nektarien des Kelches und der Krone. Dabei konnte von INOUE (1980) beobachtet werden, daß sie Nektarräuber abwehrten, solange sie sich in der Nähe der Blüte befanden. *Ceratina*-Arten, die sich legitim Zugang zur Blüte verschafften wurden jedoch nicht beeinträchtigt.

Auch die jungen Früchte aller anderen Arten, mit Ausnahme von *Arrabidaea brachypoda*, *A. sceptrum* und *Zeyhera digitalis*, wurden von Ameisen besucht. Allerdings stellten die Nektarien ihre Nektarproduktion ein, wenn die Fruchtwandung dicker und hart wurde. Danach wurden auch keine Ameisen mehr beobachtet.

Der Nutzen der Ameisen für die Pflanzen scheint in einem verringerten Befall durch Fruchtschädlinge zu bestehen, denn bei den nektarienlosen Früchten der *Arrabidaea*-Arten, die auch sonst keine sichtbaren Schutzmechanismen ausbilden, waren an manchen Sträuchern bis zu 75 % aller Früchte von Maden befallen. Demgegenüber lag der Befall bei allen anderen Arten in der Größenordnung von 0 % - 2 %.



Zur Gruppe der Nutznieser des Blütenangebotes lassen sich vor allem *Oxaea flavescens*, *Augochloropsis*-, *Augochlora*- und *Pseudaugochloropsis*-Arten zählen (MORAWETZ 1982). Sie rauben Nektar, indem sie die Corolla kurz oberhalb des Calyx durchstechen und so an den Nektar gelangen, ohne mit Stigma oder Antheren in Berührung zu kommen. Vor allem *Oxaea flavescens* sticht auf diese Art die Blüten an, während die anderen Arten meist schon vorhandene Öffnungen nutzen. Auch *Apis mellifera*, *Paratrigona lineata* und verschiedene Schmetterlinge nutzten die Perforationen auf diese Art.

Daneben traten verschiedene *Xylocopa*-Arten als Nektarräuber auf, die sowohl selber die Corolla perforierten als auch vorhandene Löcher nutzten. Alle diese Arten waren jedoch weniger zahlreich und regelmäßig als die zuerst genannten.

*Oxaea flavescens* und die *Halictidae* können durch den Nektarraub die Frequenz der Bestäuberbesuche erhöhen, indem sie das Nektarangebot der Blüten verringern (CAMARGO et al. 1984, ROUBIK 1981).

In und an den Blüten wurden weiterhin Krabbenspinnen, Gottesanbeterinnen und Raubwanzen beobachtet, besonders häufig bei *Jacaranda rufa* und *Tecoma stans*. Sie fingen vorwiegend kleinere blütenbesuchende Bienen.

### 3.5.3 Bestäuber und ihr Verhalten

Bei *Spathodea campanulata* tritt *Mimus saturninus* aus der Familie der *Mimidae*, einer exklusiv amerikanischen Familie, als Bestäuber auf. Dieser etwa amselgroße Vogel bevorzugt offene bis aride Habitats, ist ein Insektenfresser und konnte vor allem am frühen Morgen beim Blütenbesuch beobachtet werden. Er benutzte die zentrale Infloreszenzachse als Sitzplatz, tauchte den Kopf tief in die Blüte und führte danach Trink- oder Freßbewegungen aus. Dieser Vorgang konnte sich mehrmals wiederholen. In den großen Blüten von *Spathodea campanulata* sammeln sich Niederschläge. In der Flüssigkeit finden sich oft tote oder betäubte Insekten (Wespen, Ameisen).

Die Bestäuber von *Zeyhera digitalis* sind Kolibris (*Eupatomena macroura*, *Trochilidae*). Sie wurden nur selten beim Blütenbesuch beobachtet. Nur ein oder zweimal wurde *Trigona spinipes* an den Antheren von *Zeyhera digitalis* gesehen, wo sie Pollen sammelte. Sie hat für die Bestäubung aber keine Bedeutung.

Von den Besuchern der anderen Arten bleiben bei näherer Betrachtung nur wenige Arten als Bestäuber übrig. Aufgrund der häufigen und konstanten Besuche, ihres Verhaltens in und um die Blüten sowie in der Abstimmung der Blüten- und Bestäubergrößen setzen sie sich deutlich von den anderen Blütenbesuchern ab.

Von den verbliebenen 13 Arten aus 6 Gattungen traten zwei nur auf dem Campusgelände auf. Es waren dies *Bombus morio* und *Exomalopsis* sp. Letztere wurde zudem nur bei *Tabebuia roseo-alba* häufiger beobachtet. *Apis mellifera*, die in größerer Zahl bei *Tecoma stans* beobachtet wurde, kann wegen ihres Verhaltens, das wenig zielgerichtet und nicht sehr effektiv war, nicht zu den Bestäubern gerechnet

werden. *Centris collaliris*, *Euphresia violacens* und *Thygater analis* waren zu selten, um als effektive Bestäuber angesehen zu werden. Es bleiben somit drei Bestäubergruppen übrig, 6 *Centris*-Arten, 4 Euglossine und *Ceratina* sp. Hinzu kommen auf dem Campusgelände noch *Bombus morio* und *Exomalopsis* sp.

<b>ANTHOPHORIDAE</b>	<b>ABKÜRZUNG</b>	<b>APIDAE</b>	<b>ABKÜRZUNG</b>
<i>Centris albopilosa</i>	<i>Calb</i>	<i>Bombus morio</i>	<i>Bmor</i>
<i>C. discolor</i>	<i>Cdis</i>	<i>Euglossa chordata</i>	<i>Eugl</i>
<i>C. fuscata</i>	<i>Cfus</i>	<i>E. melanotricha</i>	<i>Eugl</i>
<i>C. tarsat</i>	<i>Ctar</i>	<i>E. townsendii</i>	<i>Eugl</i>
<i>C. trigonoides</i>	<i>Ctri</i>	<i>Eulaema nigrita</i>	<i>Enig</i>
<i>C. violacea</i>	<i>Cvio</i>		
<i>Ceratina</i> sp.	<i>Cera</i>		
<i>Exomalopsis</i> sp.	<i>Exom</i>		

Aufgrund der schwierigen Unterscheidung der Arten im Feld wurden die *Centris*-Arten ihrer Größe nach zu zwei Gruppen zusammengefaßt. Kleine Arten wie *C. fuscata* und *C. tarsata* sowie große (alle übrigen außer *C. collaliris*). Auch alle *Euglossa*-Arten wurden zu einer Gruppe zusammengefaßt. Innerhalb der Gruppen wurden keine Verhaltensunterschiede in Bezug auf die Blüten erkennbar.

Die Männchen aller beobachteten *Centris*-Arten zeigen ein aggressives Verhalten. Insbesondere bei Bäumen mit sehr vielen Blüten finden sich Männchen einer oder mehrerer Arten, die fliegende Insekten angreifen und vertreiben. Dabei beanspruchen die größeren Arten (*Centris violacea*) einen großen Bereich der Krone. Die kleineren Arten (*Centris fuscata*, *Centris tarsata*) beschränken sich auf einen kleineren Bereich. Mehrmals konnte beobachtet werden, daß die Männchen Weibchen der gleichen Art umklammerten und mit ihnen zu Boden fielen, wo die Copula stattfand. Für längere Zeit (bis zu einer halben Stunde) fliegen die Männchen in einiger Entfernung um die Krone herum und besuchen während dieser Zeit nur selten eine Blüte. Bei den Sträuchern wurde die Rolle der *Centris*-Männchen, die hier nicht so häufig waren, teilweise von *Oxaea flavescens* übernommen.

Die *Centris*-Weibchen und alle anderen Bestäuber fliegen direkt auf die Infloreszenzen der Bäume zu und dringen schnell in die Blüten ein. Nachdem sie einige Zeit (bis zu 10 Sekunden) in der Blüte verbracht haben, verlassen sie sie rückwärts und fliegen zur nächsten Blüte. *Bombus morio* läuft im Unterschied zu den anderen Arten auf der Infloreszenz von einer Blüte zur anderen. Beim Wechsel zwischen zwei Infloreszenzen bleiben alle Bestäuber meist eng am oder innerhalb des Kronenbereichs. Sobald sie in den freien Luftraum gelangen, werden sie von *Centris*-Männchen vertrieben.

Die *Euglossa*-Arten schweben oft in zwei bis drei Zentimeter Entfernung vor der Blüte, bevor sie eindringen oder zur nächsten Blüte weiterfliegen. Bei *Jacaranda*-Blüten führen sie dabei höselnde Bewegungen aus und stülpen den Rüssel ein und aus. In die Blüten dringen sie zentral zwischen den beiden Schienen und bei *Jacaranda* auf dem Staminodium ein.

Auch die *Centris*-Arten und *Bombus morio* dringen zentral in die Blüten ein. *Ceratina* sp. dringt meist in eine der beiden seitlichen Rinnen ein. Sie ist dabei sehr schnell und unauffällig. *Eulaema nigrita* ist größer und auffälliger, und bei den vielen Störungen durch die aggressiven *Centris*-Arten wird sie häufig vertrieben, wenn sie die Infloreszenzen wechselt. Deshalb besucht sie weniger Infloreszenzen pro Pflanze. Auch *Bombus morio* wird häufiger vertrieben, da sie sich weniger geschickt als *Eulaema nigrita* im Kronenbereich bewegt. Die *Euglossa*-Arten fliegen sehr schnell und sind aufgrund ihrer metallischblau schillernden Farbe im Flug zwischen den Infloreszenzen kaum auszumachen. Während des Schwebefluges vor den Blüten wurden sie von den *Centris*-Männchen nie gestört.

### 3.5.4 Bestäubermaße

Die Antheren und Stigmata der Blüten sind alle gleichermaßen angeordnet (ausgenommen die beiden vogelbestäubten Arten). Die ankommenden Pollenkörner werden durch die Narbe von der Oberseite der Bienen aufgenommen. Gleichzeitig wird eigener Pollen auf den Bienen deponiert. Für die Genauigkeit des Bestäubungsvorgangs sind auf seiten der Blüten die Größenverhältnisse (s. Kap. 3.1.4.4) und der Krümmungsgrad des Korollentubus entscheidend. Der Pollen wird am Insektenkörper zum größten Teil auf dem Thorax deponiert. In geringerem Umfang finden sich Pollenkörner auf dem Kopfschild zwischen den Augen und den Antennen sowie auf den Flügeln (s. Tab. 10).

Das Interesse der Bestäuber gilt dem Nektar und nicht dem Pollen. Für die Pollenübertragung ist daher entscheidend, wie lang der Rüssel der Bestäuber ist, und in welcher Entfernung von der Rüsselspitze sich der Thorax befindet (s. Kap. 4.2.1).

In Abbildung 43 sind die Bestäubermaße in mm wiedergegeben. Abgebildet sind Mittelwerte aus jeweils 5 bis 10 Messungen an jeder Art bis auf die *Ceratina*- und *Euglossa*-Arten, die zusammengefaßt wurden.

Die größte *Centris*-Art *Centris violacea* hat auch den längsten Rüssel aller *Centris*-Arten (11 mm). Der Thorax befindet sich in einem Abstand von 16,6 mm - 25,6 mm von der Rüsselspitze und hat einen Durchmesser von 8,5 mm. Jeweils etwas kürzere Abstände zwischen Rüsselspitze und Thorax finden sich bei den folgenden Arten: *Centris trigonoides* 14 mm - 23 mm; *C. albopilosa* 13,4 mm - 19,8 mm; *C. discolor* 12,8 mm - 18,7 mm; *C. fuscata* 10,6 mm - 16,1 mm; *C. tarsata* 8,8 mm - 12,9 mm. Auch der Thoraxdurchmesser nimmt innerhalb der Gattung in dieser Reihenfolge von 8,5 mm (*C. violacea*) bis 3,5 mm (*C. tarsata*) stetig ab. Die Rüssellänge ist bei den drei Arten *C. trigonoides* (9 mm), *C. albopilosa* (9,3 mm)

und *C. discolor* (8,8 mm) recht konstant. *C. fuscata* (7 mm) und *C. tarsata* (6 mm) besitzen etwas kürzere Rüssel.

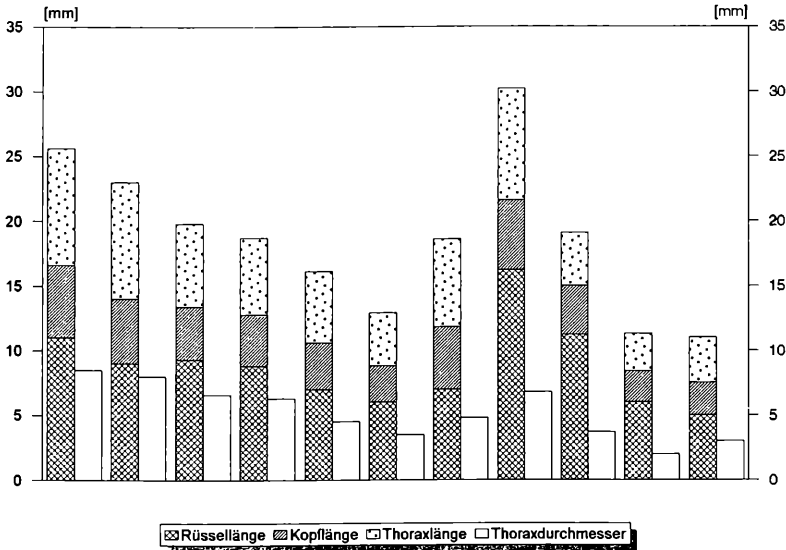


Abb. 43: Bestäubermaße

Der Thorax ist bei *Bombus morio* (Arbeiterinnen) zwischen 11,8 mm und 18,6 mm von der Rüsselspitze entfernt und hat einen Durchmesser von 4,8 mm.

Die längsten Rüssel aller Bestäuber besitzen *Eulaema nigrita* (16,2 mm) und die drei *Euglossa*-Arten (11,2 mm). Der Thorax befindet sich bei ausgestrecktem Rüssel zwischen 21,6 mm und 30,2 mm (*Eulaema nigrita*) und 15 mm und 19,1 mm (*Euglossa* sp.) von der Rüsselspitze entfernt. Der Pollen kann bei den vier Euglossinen damit in einem Abstand von 15 mm bis 30,2 mm von der Rüsselspitze auf dem Thorax deponiert werden. Bei den 6 *Centris*-Arten liegt der Thorax zwischen 8,8 mm und 25,6 mm von der Rüsselspitze entfernt. Nach unten wird der Bereich von *Ceratina* sp. (8,4 mm - 11,3 mm) und *Exomalopsis* sp. (7,5 mm - 11 mm) ergänzt.

Die Thoraxdurchmesser von *Euglossa* sp. (3,7 mm), *Ceratina* sp. (2 mm) und *Exomalopsis* sp. (3 mm) sind die kleinsten. *Eulaema nigrita* (6,8 mm) hat einen mittleren Thoraxdurchmesser.

Die dorsalen Thoraxoberflächen bei den *Euglossa*-Arten und bei *Ceratina* sp. sind von wenigen Borstenhaaren bedeckt, während die aller anderen Bestäuber pelzig behaart sind.

In Abbildung 44 ist die Beziehung von Thoraxdurchmesser und Länge des Rüssels der Bestäuber und zweier weiterer Arten (*Centris collaliris* [Ccol] und *Euphresia violacens* [Evio]) dargestellt. Auf der Y-Achse ist der Thoraxdurchmesser aufgetragen, während die X-Achse den Abstand der Rüsselspitze von der

Thoraxmitte wiedergibt. Am oberen Ende der beiden Ausgleichsgeraden sind die Korrelationskoeffizienten für beide Gruppen (jeweils ohne *Bombus morio*) angegeben. Innerhalb der Gattung *Centris* und innerhalb der Euglossinen besteht eine enge Korrelation zwischen beiden Maßen. Der Unterschied zwischen beiden Gruppen besteht im wesentlich längeren Rüssel der Euglossinen. Die beiden Arten *Exomalopsis* sp. und *Ceratina* sp. reihen sich jeweils in eine der beiden Gruppen ein. Der "Grundbauplan" der Insektengruppen scheint nur eine geringe Variabilität in den Größenverhältnissen zuzulassen. Davon abhängig sind auch die Thoraxoberflächen, auf denen Pollen deponiert werden kann, nur in bestimmten Durchmessern und Abständen vorhanden.

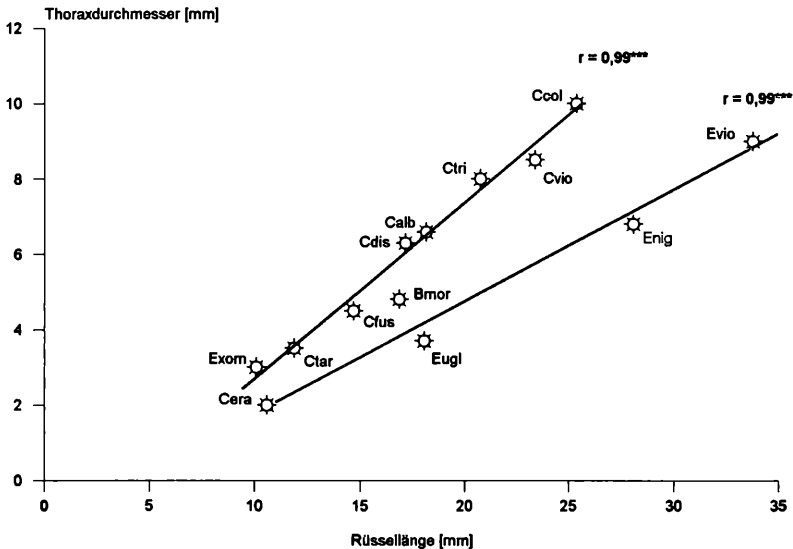


Abb. 44: Bestäubermaße

### 3.5.5 Bestäuberhäufigkeiten

#### 3.5.5.1 Anteile der verschiedenen Bestäuberarten

Die Bedeutung, die einzelne Bestäuberarten für die Pollenübertragung haben, läßt sich unter anderem auch an ihrem Anteil an der Gesamtbestäuberzahl ablesen. Diese sind für alle Pflanzenarten (bei *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea* nach Standorten getrennt) in Abbildung 45 und 46 wiedergegeben.

Auffällig ist zunächst, daß *Bombus morio* nur auf dem Campusgelände beobachtet wurde. Weder bei den Sträuchern noch bei den Bäumen konnte sie im Cerrado als Blütenbesucher nachgewiesen werden. Der Anteil von *Bombus morio* an der Gesamtbestäuberzahl ist bei *Tabebuia caraiba* (Campus) mit 16 % der höchste, bei *T. impetiginosa* beträgt er 11 %, bei *T. serratifolia* 9 % und bei *T. rosea* und *T. ochracea* 7 % und 6 %. Sehr selten findet sich *Bombus morio* bei *Tabebuia roseo-alba* (1 %) und bei *Tecoma stans* (2 %). Dafür treten bei diesen Arten vermehrt *Exoma-*

*lopsis* sp. (26 % bei *Tabebuia roseo-alba*) und *Apis mellifera* (23 % bei *Tecoma stans*) auf.

Den bedeutendsten Anteil der Bestäuber stellen bei allen Bäumen in unterschiedlicher Verteilung die Euglossinen und *Centris* sp.. *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea* werden hauptsächlich von den großen Arten besucht (*Centris* sp. 30 %, 40 %; *Eulaema nigrita* 42 %, 32 %), die kleineren Arten bleiben unter 20 % (*Centris* sp. 14 %, 20 %; *Euglossa* sp. 15 %, 6 %). *Ceratina* sp. fehlt als Bestäuber fast vollständig.

Bei den *Tabebuia*-Arten auf dem Campus (ausgenommen *Tabebuia roseo-alba*) ist die Verteilung der Bestäuber ausgeglichener. *Euglossa* sp. und *Ceratina* sp. sind bei *Tabebuia caraiba*, *T. serratifolia*, *T. impetiginosa* und *T. rosea* zwischen 11 % und 13 % vertreten. An diesem Standort bestand kaum Konkurrenz mit anderen Arten (Sträucher fehlten vollkommen), und die Bäume wuchsen zumeist in Gruppen. Die Konkurrenzbedingungen am Standort von *Cybistax antisiphilitica* waren ähnlich, und auch hier fand sich eine gleichmäßigere Verteilung der Bestäuberanteile.

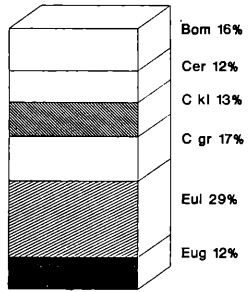
Deutlich zu den kleineren Arten verschoben sind die Bestäuberanteile bei den "kleinblütigen" Arten *Tabebuia roseo-alba* und *Tecoma stans*. Große *Centris*-Arten besuchen diese beiden Baumarten überhaupt nicht und *Eulaema nigrita* ist bei *Tabebuia roseo-alba* nur zu 2 % und bei *Tecoma stans* zu 6 % vertreten. Dagegen haben kleine *Ceratina* sp. (21 %) und *Centris*-Arten (39 %) bei *Tabebuia roseo-alba* einen hohen Anteil am Bestäuberspektrum. Bei *Tecoma stans* sind die Werte (*Ceratina* sp. 34 %, kleine *Centris*-Arten 31 %) ebenfalls hoch.

Ein größerer Anteil kleiner Bestäuber findet sich auch bei den Sträuchern. Mit Ausnahme von *Jacaranda rufa* (*Eulaema nigrita* 45 %) und *Memora pedunculata* (*Eulaema nigrita* 60 %) überwiegen die kleinen Arten. Große *Centris*-Arten fehlen vollständig.

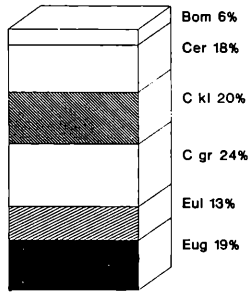
Nur in der Gattung *Anemopaegma* ist der Anteil der Euglossinen kleiner als der anderer Arten. Aufgrund der wenigen Besuche, die bei *Anemopaegma* beobachtet werden konnten, sind die Werte allerdings nicht sehr aussagekräftig. *Ceratina* sp. (60 %) ist bei *Anemopaegma glaucum* aber eindeutig der Hauptbestäuber.

In der Gattung *Jacaranda* überwiegen die Euglossinen als Bestäuber. Mit über 70 % (bei *J. rufa* sogar 100 %) stellen sie den Großteil der Bestäuberbesuche. Dabei haben die drei *Euglossa*-Arten jeweils den größten Anteil (*J. caroba* 61 %, *J. ulei* 63 %, *J. rufa* 55 %, *J. simplicifolia* 83 %). *Ceratina* sp. nimmt bei *J. caroba* 15 %, bei *J. ulei* 7 %, bei *J. simplicifolia* 10 % ein und kommt bei *J. rufa* überhaupt nicht vor. Der Anteil kleiner *Centris*-Arten wechselt von 11 % (*J. caroba*) über 12 % (*J. ulei*) bis 4 % (*J. simplicifolia*) und 0 % (*J. rufa*).

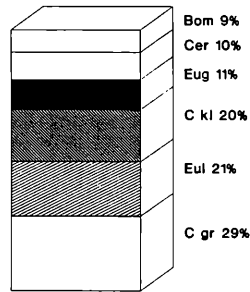
Bei *Arrabidaea* sind die Bestäuber zwar auch zu über 50 % Euglossinen (*A. brachypoda*: 58 % *Euglossa* sp., 6 % *Eulaema nigrita*; *A. sceptrum*: 47 % *Euglossa* sp., 19 % *Eulaema nigrita*), aber die kleinen *Centris* sind bei dieser Gattung häufiger (*A. brachypoda* 27 %, *A. sceptrum* 21 %) als bei *Jacaranda*. *Ceratina* sp. kommt bei *Arrabidaea brachypoda* zu 9 % und bei *A. sceptrum* zu 13 % vor.



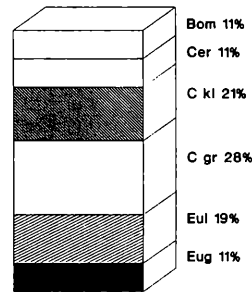
Tabebuia caraiba Campus



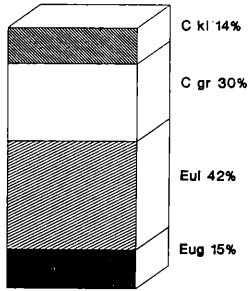
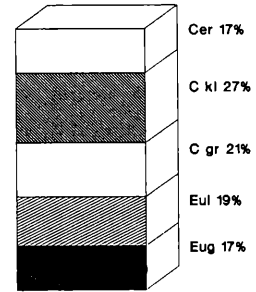
Tabebuia ochracea Campus



Tabebuia rosea



Tabebuia roseo-alba



Tabebuia ochracea FAL

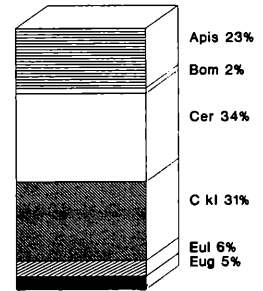
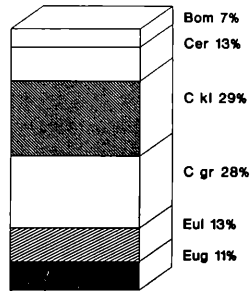
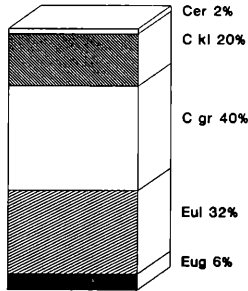


Abb. 45: Anteile der Bestäubergruppen an den Blütenbesuchen

Eug = *Euglossa* sp., Eul = *Eulaema nigrita*, C = *Centris* sp. (gr = große, kl = kleine), Cer = *Ceratina* sp., Bom = *Bombus morio*, Exo = *Exomalopsis* sp., Apis = *Apis mellifera*

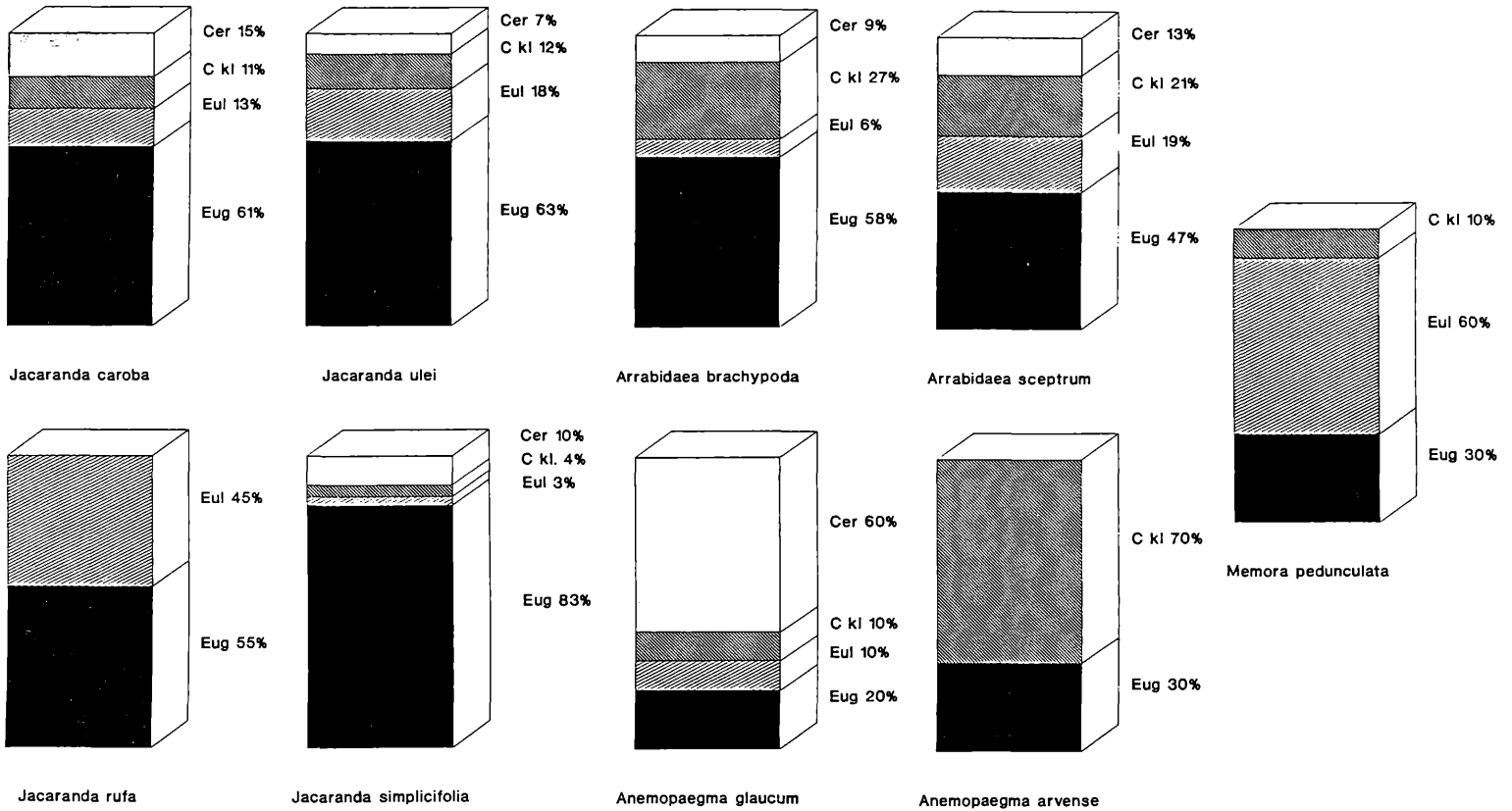


Abb. 46: Anteile der Bestäubergruppen an den Blütenbesuchen

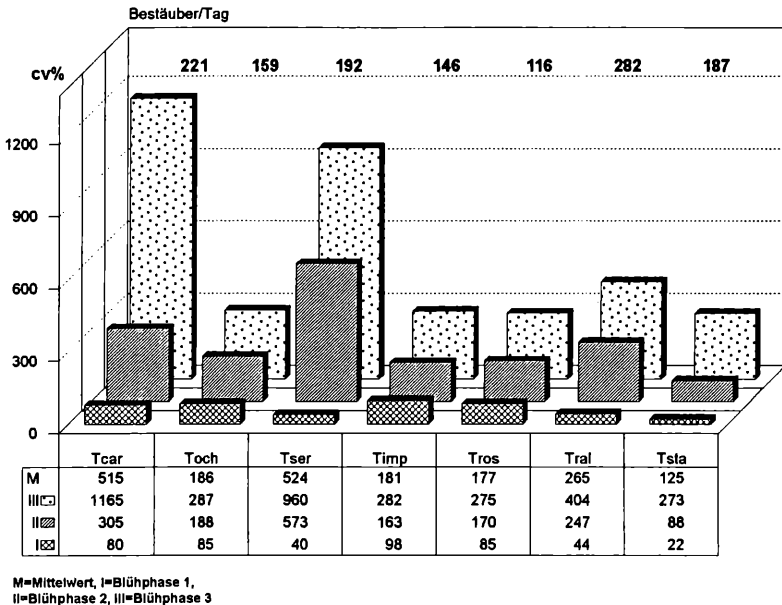
Eug = *Euglossa* sp., *Eulaema nigrita*, C = *Centris* sp. (gr = große, Kl = kleine), Cer = *Ceratina* sp., Bom = *Bombus mori*,  
Exo = *Exomalopsis* sp., Apis = *Apis mellifera*



### 3.5.5.2 Bestäuberhäufigkeiten zu verschiedenen Blühphasen

Die Zählung der Bestäuber fand zu verschiedenen Tageszeiten und Blühphasen statt. In Abbildung 47 und 48 sind die Bestäuberbesuche pro Pflanze und Tag getrennt nach drei Blühphasen wiedergegeben. Blühphase 1 ist der Beginn des Blühens, Blühphase 2 die ansteigende Phase des Blühens (nach ungefähr 1/4 der Blühzeit) und Blühphase 3 stellt die Vollblüte (ungefähr in der Mitte der Blühphase) dar. Außerdem ist noch der Mittelwert (M) aus den Bestäuberbesuchen während dieser drei Blühphasen angegeben.

Der Mittelwert aus allen Blühphasen beträgt für die Bäume auf dem Campus 282 Bestäuber pro Tag und Pflanze. Bei allen Baumarten läßt sich ein Anstieg der Bestäuberhäufigkeit mit dem Fortschreiten des Blühens feststellen. Die wenigsten Bestäuber pro Tag kommen zu *Tecoma stans* (22) und zu *Tabebuia serratifolia* (40) zu Beginn des Blühens und die meisten zu *T. caraiba* (1.165) und *T. serratifolia* (960) zur Vollblüte. Bei den anderen Arten werden so hohe Werte nicht erreicht. Da aber die Schwankungen der Bestäuberhäufigkeiten hoch sind und zudem die Vollblüte nur ein kurzes Ereignis ist, geben die Zahlen nur ein ungefähres Bild der tatsächlichen Verhältnisse wieder. Eindeutig ist aber bei allen Arten die Zunahme der Bestäuberzahlen mit der Zunahme der Blütenzahlen.

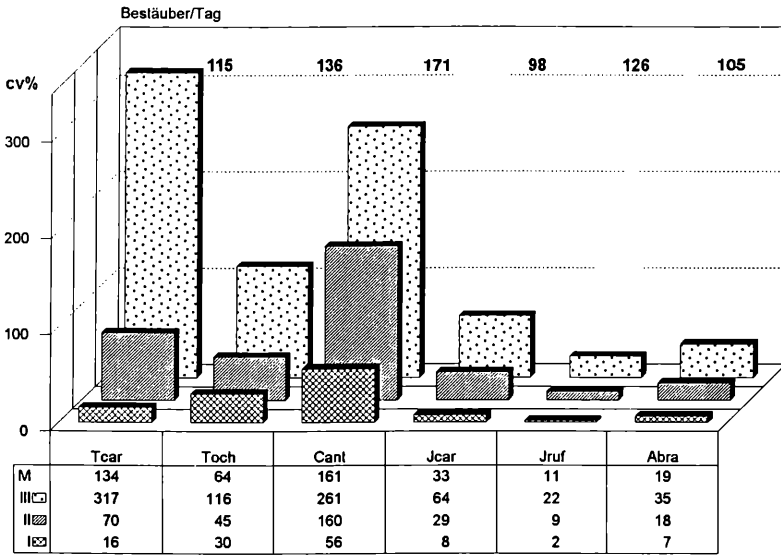


M=Mittelwert, I=Blühphase 1, II=Blühphase 2, III=Blühphase 3

Abb. 47: Blütenbesuche der Bestäuber - pro Baum (Campus)

Vergleicht man die Bestäuberhäufigkeiten vom Campus mit denen aus dem Cerrado (Abb. 48), so fällt auf, daß die Bestäuber auf dem Campus doppelt so häufig sind. Der Mittelwert für die Bäume im Cerrado beträgt 120 Bestäuber pro Tag und Pflanze. Die Mittelwerte für *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea* sind sogar drei- bis vierfach geringer als auf dem Campus. Die meisten Besucher erhält aber wieder

*T. caraiba* (317) während der Vollblüte und die wenigsten *Jacaranda rufa* (2) zum Blühbeginn. Im Mittel bekommt *Cybistax antisyphilitica* (161) die meisten Bestäuberbesuche, obwohl die Werte von *Tabebuia caraiba* zur Vollblüte höher sind (*Tabebuia caraiba*: 317; *Cybistax antisyphilitica*: 261).



M = Mittelwert, I = Blühphase 1,  
II = Blühphase 2, III = Blühphase 3

Abb. 48: Blütenbesuche der Bestäuber - pro Pflanze (Cerrado)

Die Arten mit weniger als 10 Bestäuberbesuchen pro Tag werden nicht gezeigt, da eine Unterscheidung nach Blühphasen in diesen Fällen willkürlich wäre. Diese Arten sind *Jacaranda ulei*, *J. simplicifolia*, *Arrabidaea sceptrum*, *Anemopaegma glaucum*, *A. arvense* und *Memora pedunculata*.

Bei den verbliebenen Sträuchern läßt sich eine geringe aber eindeutige Zunahme der Bestäuber in Abhängigkeit von den Blütenmengen erkennen. Insgesamt kommen wesentlich weniger Bestäuber zu den Sträuchern als zu den Bäumen. Der Übergang ist aber fließend. So ist der Schritt von durchschnittlich 33 Bestäubern/Tag bei *Jacaranda caroba* zu 64 Bestäubern/Tag bei *Tabebuia ochracea* nicht größer als der nächste zu 134 Bestäubern bei *T. caraiba*. Der Unterschied zwischen den Standorten ist deutlicher als zwischen den verschiedenen Wuchsformen.

### 3.5.5.3 Bestäuberhäufigkeiten zu verschiedenen Tageszeiten

Die Anzahl der Bestäuber zu verschiedenen Tageszeiten variiert nicht so stark wie zu den verschiedenen Blühphasen. Bei allen Arten auf dem Campus außer *Tabebuia serratifolia* lassen sich die höchsten Bestäuberhäufigkeiten um die Mittagszeit zwischen 10.00 und 14.00 Uhr finden (Abb. 49 und 50). Die Bestäuber im Cerrado sind in den Morgenstunden von 6.00 bis 10.00 Uhr häufiger.

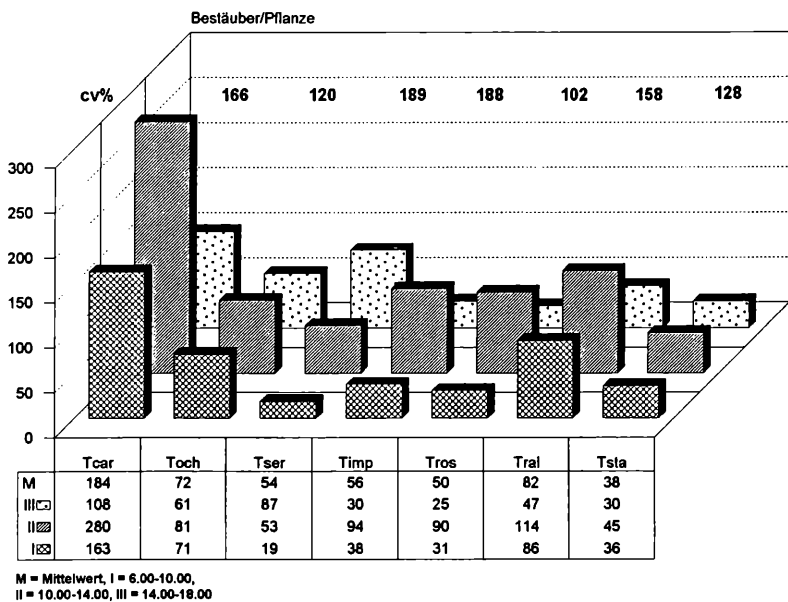


Abb. 49: Blütenbesuche der Bestäuber - pro Baum (Campus)

Einzige Ausnahme ist hier *Arrabidaea brachypoda*, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß sich die Blüten dieser Art erst um 9.00 Uhr öffnen. In nur einer Stunde konnten also fünf Bestäuber gezählt werden, was gegenüber acht Bestäubern in den nächsten vier Stunden sehr viel ist. Auch bei dieser Art besuchen die Bestäuber vermehrt frische Blüten.

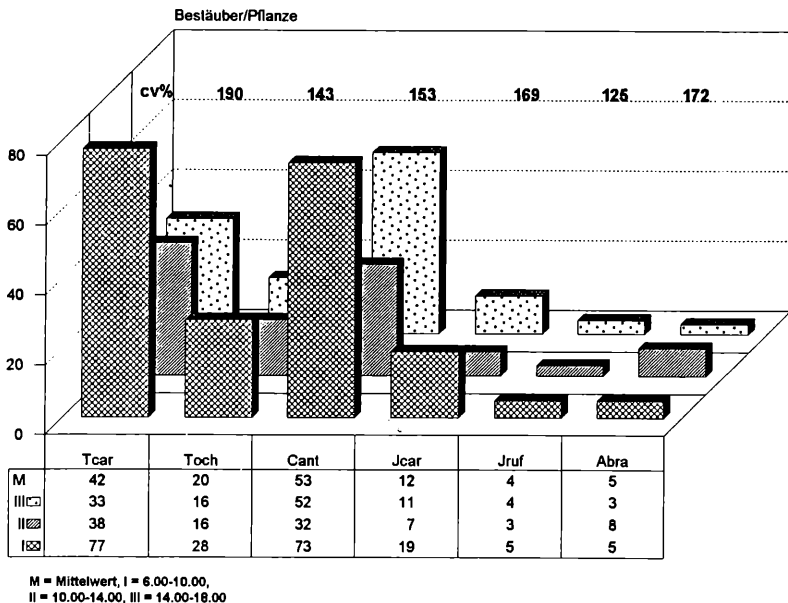


Abb. 50: Blütenbesuche der Bestäuber - pro Pflanze (Cerrado)

### 3.5.5.4 Bestäuberbesuche pro Blüte

Aus den Mittelwerten der Bestäuberhäufigkeiten pro Pflanze und den bekannten Blütenmengen wurde die Zahl der Bestäuber pro nektarproduzierender Blüte berechnet. In Abbildung 51 ist die Anzahl der Bestäuberbesuche, die eine Blüte während ihrer nektarproduzierenden Phase erhält, wiedergegeben.

Die Werte sind einheitlicher als in der vorigen Abbildung, in der die Bestäuberbesuche pro Pflanze dargestellt wurden. Die meisten Bestäuberbesuche erhält eine nektarproduzierende Blüte von *Anemopaegma arvense* (2,5) gefolgt von *A. glaucum* (2). Im Cerrado folgen darauf zwei weitere Sträucher (*Jacaranda caroba* 1,6, *J. ulei* 1,6).

Auf dem Campus erhalten *Tabebuia caraiba* 1,8 und *T. serratifolia* 1,7 Besucher pro nektarproduzierende Blüte. Darauf folgt *T. ochracea*, deren Blüten genauso oft wie die von *Memora pedunculata* (1,4) von Bestäubern besucht werden. Mit jeweils 1,3 Bestäuber pro Blüte kommen danach ein Baum (*Cybistax antisiphilitica*) und ein Strauch (*Jacaranda rufa*).

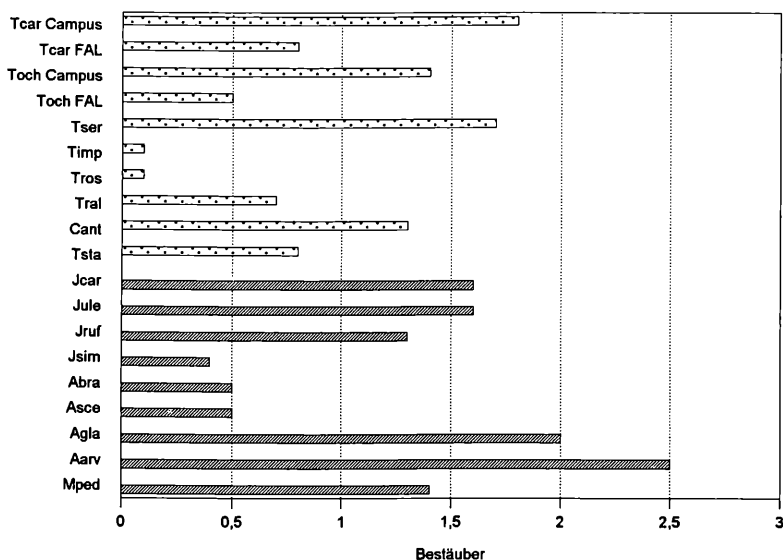


Abb. 51: Bestäuberbesuche - pro nektarproduzierende Blüte

Die Blüten aller anderen Arten werden während ihrer nektarproduzierenden Phase durchschnittlich weniger als einmal von Bestäubern besucht. Nur 0,5 Bestäuberbesuche sind für beide *Arrabidaea*-Arten zu verzeichnen, das sind neben 0,4 bei *Jacaranda simplicifolia* die niedrigsten Werte bei den Sträuchern. Die rosafarbenen Blüten von *Tabebuia impetiginosa* und *T. rosea* erhalten allerdings noch weniger (0,1) Besuche ihrer Bestäuber. Auffallend ist der große Unterschied zwischen den Standorten bei *Tabebuia caraiba* (Campus 3,8; FAL 0,8) und *T. ochracea* (Campus 1,4; FAL 0,5).

### 3.6 Reproduktionserfolg (RE)

#### 3.6.1 Befruchtungserfolg

##### 3.6.1.1 Samen pro Pflanze

Die Samenproduktion ist einerseits als Befruchtungserfolg anzusehen, d.h. als Ergebnis des Aufwandes, der zur Sicherung der Befruchtung (ASB) betrieben worden ist. Zum anderen üben endogene Faktoren eine Kontroll- oder Regelungsfunktion auf die Zahl der letztlich zur Reife gelangenden Samen aus.

In Abbildung 52 ist die durchschnittliche Samenzahl pro Pflanze aller untersuchten Arten wiedergegeben. Neben den Arten sind die Samen/Ovuli-Raten pro Pflanze angegeben.

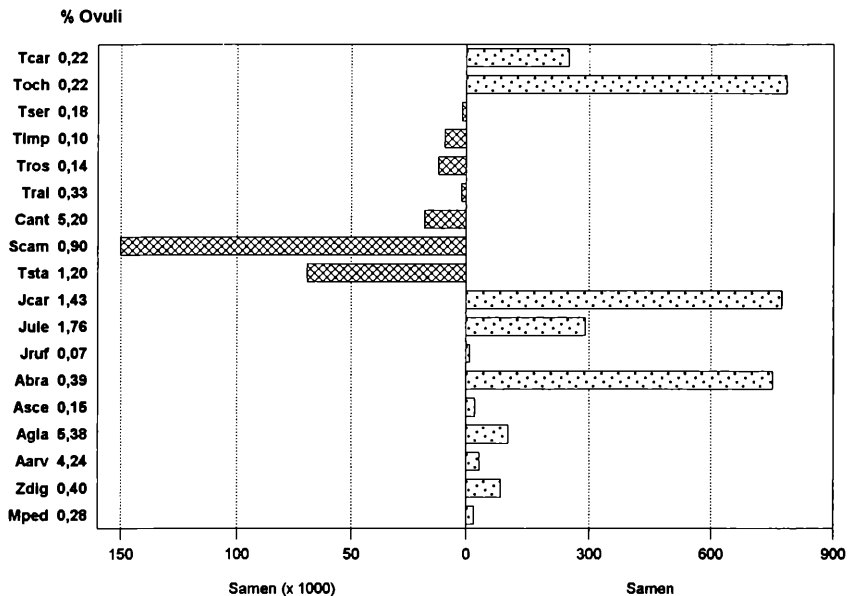


Abb. 52: Samen pro Pflanze - Bäume und Sträucher

Die Samenzahl von zwei Cerradobäumen (*Tabebuia caraiba* 250, *T. ochracea* 786) sind in der Darstellung auf der Achse der Sträucher abgebildet.

Mit 774 und 750 Samen pro Pflanze produzieren *Jacaranda caroba* und *Arrabidaea brachypoda* vergleichbare Samenmengen wie *Tabebuia ochracea*. *Jacaranda ulei* (291) produziert etwa soviel Samen wie *Tabebuia caraiba*. Bei den anderen Bäumen reifen wesentlich mehr Samen. 1.947 sind es durchschnittlich bei *T. serratifolia* und 2.180 bei *T. roseo-alba*. Die höchsten Werte mit 150.207 bzw. 69.485 erreichen *Spathodea campanulata* und *Tecoma stans*. *Cybistax antisiphilitica* liegt als dritter Cerrado-Baum mit 18.198 Samen pro Pflanze an dritter Stelle, gefolgt von *Tabebuia rosea* (12.127) und *T. impetiginosa* (9.350).

Am wenigsten Samen finden sich bei den kleinen Sträuchern (*Jacaranda rufa*: 9,2; *Arrabidaea sceptrum*: 21; *Memora pedunculata*: 18,7; *Anemopaegma arvense*: 32). Mit 103 und 84 Samen pro Pflanze ist die Samenproduktion von *Anemopaegma glaucum* und *Zeyhera digitalis* für die untersuchten Sträucher durchschnittlich. *Jacaranda simplicifolia* produzierte keine Frucht.

Sehr hoch ist der Prozentsatz ausgereifter Samen/Pflanze bei *Cydistax antisiphilitica* (5,2 %). Neben 5,4 % und 4,2 % bei den selbstkompatiblen *Anemopaegma*-Arten ist dies der höchste Wert überhaupt. Über dem Durchschnitt liegen auch die Werte bei zwei *Jacaranda*-Arten (*J. caroba*: 1,4 %; *J. ulei*: 1,8 %) und bei *Tecoma stans* (1,2 %).

Bei der vogelbestäubten *Spathodea campanulata*, die am meisten Samen produziert, reifen nur 0,9 % der Samenanlagen/Pflanze. Als nächste folgt *Zeyhera digitalis*, ebenfalls vogelbestäubt, mit 0,4 %. Die drei Plätze mit den niedrigsten Werten teilen sich zwei Bäume (*Tabebuia impetiginosa*: 0,1 %; *T. rosea*: 0,14 %) und zwei Sträucher (*Arrabidaea sceptrum*: 0,15 %; *Jacaranda rufa*: 0,07 %).

Durchschnittlich ist der Anteil reifender Samen bei *Tabebuia caraiba* (0,22 %), *T. ochracea* (0,22 %), *Arrabidaea brachypoda* (0,39 %) und *Memora pedunculata* (0,28 %). Insgesamt liegt der Anteil der gereiften Samenanlagen in engeren Grenzen (von 0 - 5,4 %) als die Samenmengen/Pflanze (von 0 - 150.000).

### 3.6.1.2 Frucht/Blüten- und Samen/Ovuli-Raten

Beim Befruchtungserfolg ist interessant, wieviele Blüten zu Früchten heranreifen und wieviele Samenanlagen pro Blüte befruchtet werden. Ergebnisse zur ersten Frage finden sich in Abbildung 53 und 54.

Fast ebenso niedrig wie der Anteil der befruchteten Samenanlagen pro Pflanze ist auch der Anteil der zur Frucht reifenden Blüten. Die Werte reichen von 0 % (*Jacaranda simplicifolia*) bis 10,4 % (*Anemopaegma glaucum*). *A. glaucum* hat durchschnittlich 5,6 Früchte pro Pflanze. Weniger Früchte pro Pflanze haben 4 Sträucher (*Jacaranda rufa*: 0,33 = 0,9 %; *Arrabidaea sceptrum*: 1 = 0,33 %; *Zeyhera digitalis*: 1,7 = 0,4 %; *Memora pedunculata*: 1,8 = 0,36 %) und zwei Bäume (*Tabebuia caraiba*: 4,4 = 0,27 %; *T. ochracea*: 4 = 0,39 %). Trotz der wenigen Früchte/Pflanze ist die Frucht/Blüten-Rate bei *Anemopaegma glaucum* die höchste. Bei *Tecoma stans* ist es umgekehrt, von allen Blüten werden nur 1,4 % zu Früchten, doch werden damit die meisten Früchte (1.316) produziert. Nach 278 Früchten pro Pflanze bei *Spathodea campanulata* (1,7 %) folgt *Cydistax antisiphilitica*, bei der mit 90 Früchten durchschnittlich 5,3 % aller Blüten zu Früchten werden. Das ist die höchste Quote bei allen Bäumen. *Tabebuia roseo-alba* erreicht 0,9 % mit 44 Früchten pro Pflanze. Die übrigen Bäume produzieren 17 Früchte (*Tabebuia serratifolia*: 0,3 %), 52 Früchte (*Tabebuia impetiginosa*: 1,6 %) und 72 Früchte (*Tabebuia rosea*: 0,18 %).

Bei den Sträuchern werden die meisten Früchte von *Arrabidaea brachypoda* (27 = 0,6 %), *Jacaranda caroba* (14 = 3,8 %) und *Jacaranda ulei* (9 = 4,5 %) produziert.

Die Zahl der Samen pro Frucht gibt Hinweise auf die Effizienz der Pollenübertragung. Die absolute Samenzahl pro Frucht (S/F) ist dabei weniger aufschlußreich als die Angaben in Prozent Samen pro Ovuli (S/O). Anhand der absoluten Samenzahlen (Abb. 53 und 54) wird aber deutlich, daß die Sträucher weniger Samen je Frucht ausbilden als die Bäume.

Nur *Jacaranda caroba* (56,5 S/F und 37,5 % S/O) hat eine vergleichbare Samenmenge pro Frucht. Die niedrigsten Werte bei den Bäumen finden sich bei *Tabebuia roseo-alba* (50 S/F und 40,3 % S/O), bei *Tecoma stans* (52,8 S/F und 89,5 % S/O) und bei *Tabebuia caraiba* (56,8 S/F und 82,1 % S/O). Die Zahl der Samen pro Frucht liegt bei den übrigen Sträuchern zwischen 10,4 (*Memora pedunculata*) und 49,5 (*Zeyhera digitalis*). Bei den Bäumen bewegen sich die Werte zwischen 114,5 (*Tabebuia serratifolia*) und 540,7 (*Spathodea campanulata*).

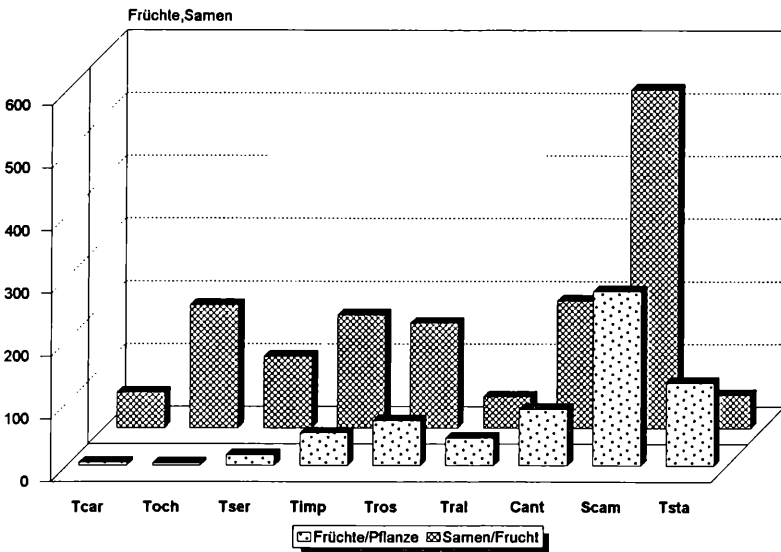


Abb. 53: Befruchtete Blüten und Ovuli - Bäume

Die S/O-Rate beträgt bei den Bäumen durchschnittlich 69,7 % und bei den Sträuchern 54 %. Niedrige Werte finden sich bei *Jacaranda* mit 37,5 % (*Jacaranda caroba*), 39,1 % (*J. ulei*) und 15,1 % (*J. rufa*). Die nächst niedrigsten Werte haben *Tabebuia roseo-alba* (40,3 %) und *Arrabidaea sceptrum* (45,2 %). Sehr hohe Werte erreichen *Cyristax antisiphilitica* (99 %), *Zeyhera digitalis* (99 %), *Tabebuia caraiba* (82,1 %) und *Tecoma stans* (89 %).

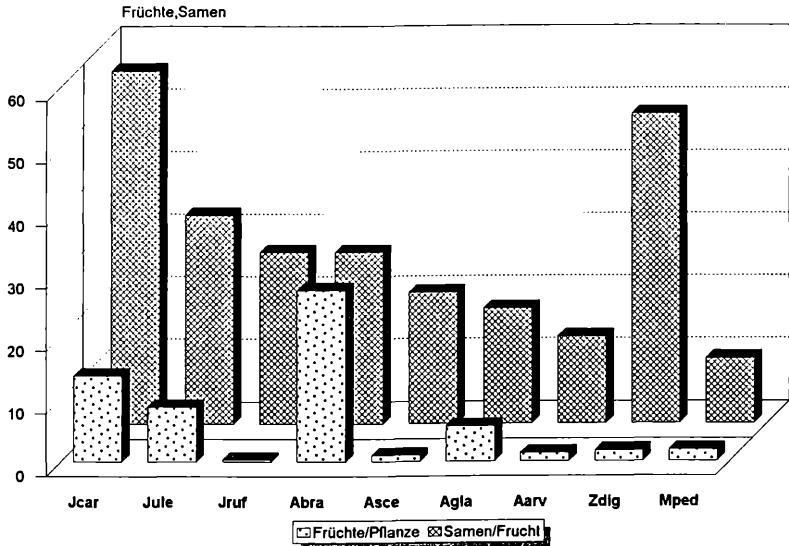


Abb. 54: Befruchtete Blüten und Ovuli - Sträucher

Insgesamt läßt sich feststellen, daß, wenn eine Frucht reift, diese durchschnittlich über die Hälfte aller möglichen Samen ausbildet. Dies sind sehr viel höhere Werte, als sie bei der Frucht/Blüten-Rate erreicht werden.

### 3.6.2 Biomasse der Früchte und Samen

#### 3.6.2.1 Frucht- und Samengewicht pro Pflanze

In Abbildung 55 und 56 sind die mittleren Trockengewichte der Früchte und Samen pro Pflanze wiedergegeben. Bei den Cerradobäumen *Tabebuia caraiba* und *T. ochracea* sind beide Werte sehr niedrig. *T. caraiba* produziert 44,9 g Früchte pro Pflanze (25,1 g Samen) und *T. ochracea* 18,4 g Früchte (9 g Samen). Sehr hoch sind die Trockengewichte bei der dritten Cerradobaumart *Cybistax antisiphilitica* (1.864 g Früchte, 384 g Samen). Nur *Spathodea campanulata* (5.945 g, 105 g) und *Tabebuia impetiginosa* (1.875 g, 126 g) produzieren mehr Frucht-, dafür aber weniger Samengewicht. Mit 1.184 g Früchten und 392 g Samen folgt *Tecoma stans*. *Tabebuia serratifolia* (236 g Früchte, 77 g Samen) und *T. rosea* (558 g Früchte, 313 g Samen) weisen höhere Werte auf als die junge Population von *Tabebuia roseo-alba* (105 g Früchte, 24 g Samen).

Das mittlere Frucht- und Samengewicht der Sträucher ist 53- bzw. 41-mal niedriger als bei den Bäumen. Die höchsten Gewichte der Sträucher erzielt *Anemopaegma glaucum* (59,5 g Früchte, 11,2 g Samen). *Memora pedunculata* produziert sehr viel Samen- (5,5 g) und relativ viel Fruchtgewicht (29,1 g). Übertroffen wird sie bezüglich des Fruchtgewichts von *Anemopaegma glaucum* und *Arrabidaea brachypoda* (54,3 g). Letztere weist aber wenig Samengewicht (1 g) auf. Bei den



anderen Strüchern liegt das Samentrockengewicht zwischen 0,11 g (*Jacaranda ru-  
fa*) und 3,13 g (*Anemopaegma arvense*). Beim Fruchttrockengewicht sind allerdings  
größere Unterschiede zu verzeichnen. Hier weist *Jacaranda rufa* (0,84 g) den nied-  
rigsten Wert auf, der höchste wird von *J. caroba* (20,4 g) erreicht.

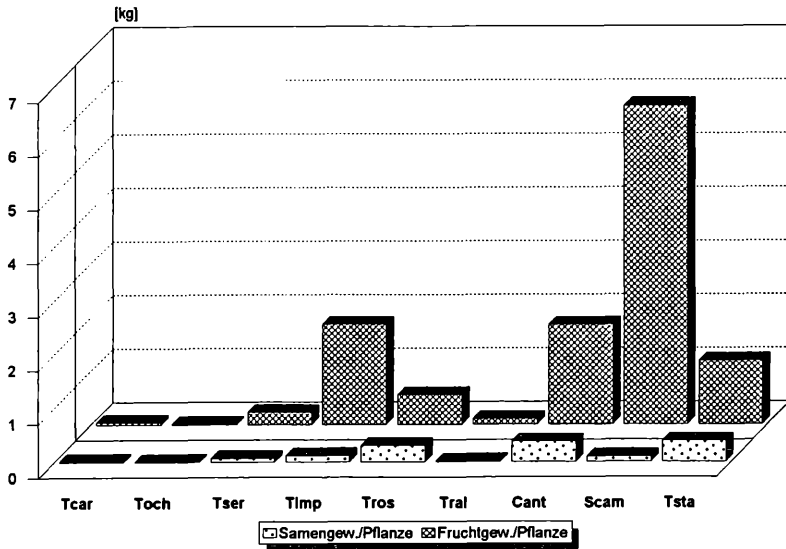


Abb. 55: Frucht- und Samengewicht - Bäume

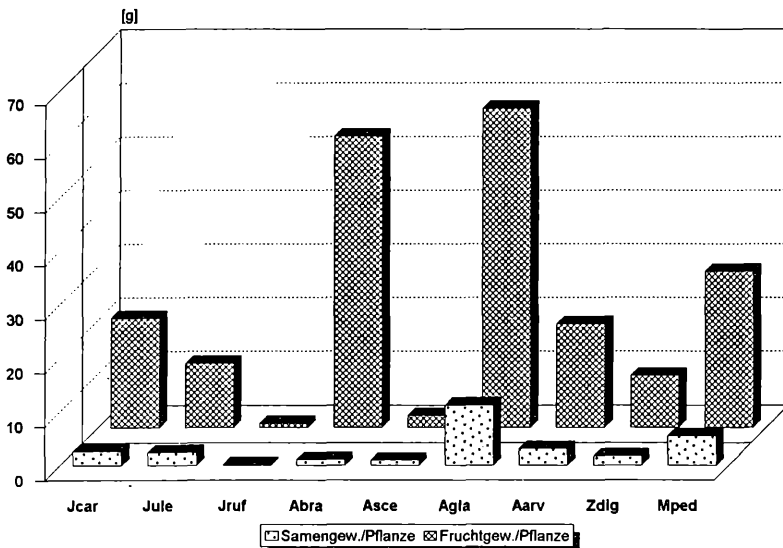


Abb. 56: Frucht- und Samengewicht - Sträucher

### 3.6.2.2 Samengewicht und Keimfähigkeit

Die Nährstoffvorräte des Embryos sind entscheidend für die Überlebensfähigkeit und für die Keimfähigkeit der Samen. Da alle Arten anemochor verbreitet werden, unterliegen die Nährstoffvorräte aber auch einem Selektionsdruck in Hinsicht auf die Schwebfähigkeit.

Die schwersten Samen (Abb. 57) finden sich mit 292,1 mg bei *Memora pedunculata*. Diese Art bildet die wenigsten Samen pro Frucht aus und zeigte im Gewächshausversuch mit fast 75 % die höchste Keimungsrate. Weniger gut keimten die Samen von *Tabebuia impetiginosa* (5 %), obwohl die Samen mit 134,5 mg relativ schwer sind.

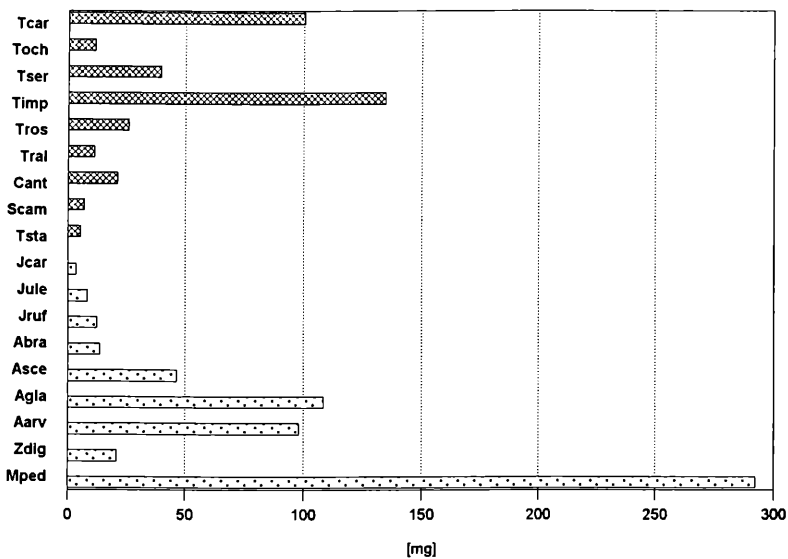


Abb. 57: Samentrockengewicht

Die Samen von *Anemopaegma glaucum* wiegen 108,5 mg, die von *Tabebuia caraiba* 100,4 mg und die von *Anemopaegma arvense* 97,9 mg. Die Keimungsrate unter Gewächshausbedingungen war mit 48,7 % bei *Anemopaegma glaucum* relativ hoch und bei *A. arvense* (18,9 %) mäßig. Diese autogamen Arten kommen wie auch *Memora pedunculata* eher in offener oder gestörter Vegetation vor, wo der Wind die auf dem Boden liegenden Samen verbreiten kann.

Die Samen aller anderen Arten wiegen weniger als 50 mg. Am leichtesten sind die Samen von *Jacaranda caroba* mit 3,4 mg, worauf *Tecoma stans* (5,5 mg), *Spathodea campanulata* (6,9 mg), *Jacaranda ulei* (8,3 mg), *Tabebuia roseo-alba* (11,1 mg), *T. ochracea* (11,5 mg), *Jacaranda rufa* (12,4 mg) und *Arrabidaea brachypoda* (13,7 mg) folgen. Mittelschwere Samen besitzen *Tabebuia rosea* (25,8 mg), *Cybistax anti-syphilitica* (21,1 mg), *Tabebuia serratifolia* (39,5 mg), *Zeyhera digitalis* (20,8 mg) und *Arrabidaea sceptrum* (46,5 mg).

Zwar ist der Mittelwert der Sträucher mit 67,1 mg deutlich höher als der Mittelwert der Bäume (39,6 mg), doch lassen sich keine generellen Unterschiede zwischen Bäumen und Sträuchern feststellen. Der hohe Mittelwert ist zum großen Teil auf die schweren Samen von *Memora pedunculata* zurückzuführen.

Tab. 9: Keimungsrate im Gewächshaus

KEIMUNGSRATE			
BÄUME	[%]	STRÄUCHER	[%]
<i>Tabebuia caraiba</i>	6,1	<i>Jacaranda caroba</i>	35,9
<i>Tabebuia ochracea</i>	0	<i>Jacaranda ulei</i>	49,4
<i>Tabebuia serratifolia</i>	10,3	<i>Jacaranda rufa</i>	0
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	5,2	<i>Arrabidaea brachypoda</i>	60,9
<i>Tabebuia rosea</i>	58	<i>Arrabidaea sceptrum</i>	29,3
<i>Tabebuia roseo-alba</i>	0	<i>Anemopaegma glaucum</i>	48,7
<i>Cybistax antisyphilitica</i>	46,1	<i>Anemopaegma arvense</i>	18,9
<i>Spathodea campanulata</i>	72,5	<i>Zeyhera digitalis</i>	45,1
<i>Tecoma stans</i>	65,5	<i>Memora pedunculata</i>	74,7

### 3.6.2.3 Fruchtwandgewicht und Samengewicht pro Frucht

Das Gesamtfruchtgewicht teilt sich auf in einen Anteil für die Samen und einen zweiten für die Fruchtwand. Beide sind in Abbildung 58 wiedergegeben. Neben den Artkürzeln sind die prozentualen Anteile der Fruchtwand am Gesamtgewicht angegeben.

Die schwerste Frucht findet sich bei *Tabebuia impetiginosa* (36,2 g), welche die zweitschwersten Samen besitzt. Die Fruchtwand macht bei ihr 33 % aus, das ist der geringste Anteil aller Arten. Einen ebenfalls geringen Fruchtwandanteil (44 %) weisen *Tabebuia caraiba* (10,2 g) und *T. rosea* (7,7 g) auf. *Cybistax antisyphilitica* (Fruchtwand: 20,8 g = 79 %), *Spathodea campanulata* (Fruchtwand: 21,4 g = 83 %) und *Memora pedunculata* (Fruchtwand: 16,1 g = 81 %) investieren mehr in die Fruchtwand. *Anemopaegma glaucum* (10,6 g, 80 %) und *A. arvense* (8,4 g, 79 %) investieren in absoluten Mengen nach *Tabebuia serratifolia* und *T. impetiginosa* am meisten in die Fruchtwand.

Leichte Früchte finden sich bei den Sträuchern *Jacaranda caroba* (1,5 g), *J. ulei* (1,4 g), *J. rufa* (2,5 g), *Arrabidaea brachypoda* (2 g) und *A. sceptrum* (2,3 g). Unterschiedlich hoch ist dabei der Anteil der Fruchtwand am Gesamtgewicht der Frucht. Er reicht von 57 % bei *A. sceptrum* bis 87 % bei *Jacaranda caroba*. Die leichtesten Früchte hat *Tecoma stans* (0,9 g). Der Fruchtwandanteil ist mit 67 % durchschnittlich. Leichte Früchte finden sich auch bei *Tabebuia ochracea* (4,6 g) und *T. roseo-alba* (2,4 g).

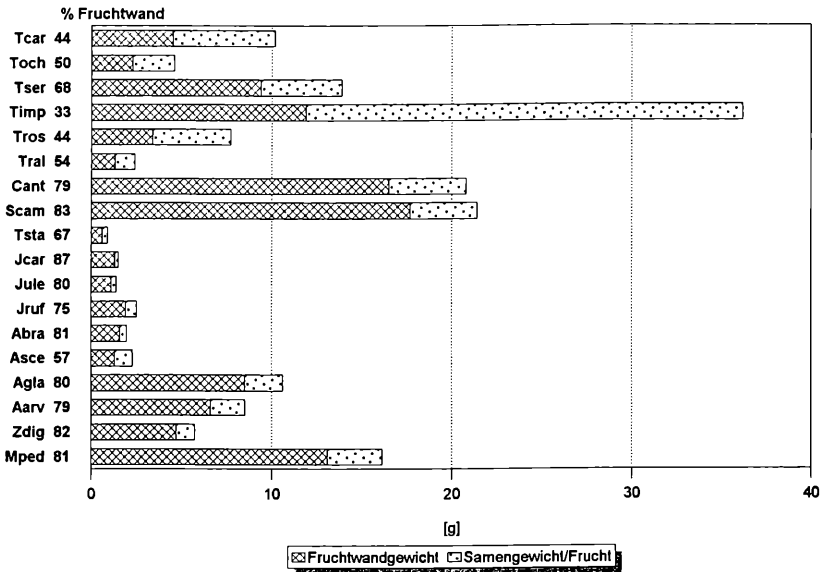


Abb. 58: Fruchtwand- und Samengewicht

Wie die Früchte von *Cybistax antispyhilitica* und von *Spathodea campanulata* werden die Fruchtwände von *Jacaranda caroba* (87 %), *J. ulei* (80 %) und *J. rufa* (75 %) sehr hart und beanspruchen einen ähnlich großen Anteil am Gesamtfruchtgewicht.

## 4. Diskussion

### 4.1 Aufwand zur Sicherung der Befruchtung (ASB)

#### 4.1.1 Altersstruktur der Populationen und Variabilität des ASB

Die Investitionen in die Blüten (ASB) sind bei den untersuchten Bignoniaceen innerartlich und zwischenartlich mit der vegetativen Biomasse (VAW) korreliert (s. Tab. 10 und Kap. 3.2.5). Es ist nicht verwunderlich, daß größere Pflanzen der gleichen Art mehr Blüten besitzen als kleinere (WHITE 1979, PORTER 1983). Die guten Korrelationen von Blüten- und Blattgewicht mit dem Zylindervolumen bestätigen diese allgemeine Regel (BELL 1980, BAZZAZ und REEKIE 1985, BLOOM et al. 1985).

Die vegetative Biomasse (VAW: Zylindervolumen, Blätter) der Bignoniaceen ist altersabhängig und durch die arteigene Wuchsform bestimmt. Die Altersstruktur der Populationen gewinnt aufgrund der Korrelation des ASB mit der vegetativen Biomasse (VAW) an Bedeutung für die Reproduktion der untersuchten Bignoniaceen. Das Zylindervolumen kann als ein grobes Maß für die gespeicherten Reservestoffe der Pflanzen dienen, die in das weitere Wachstum und in die Reproduktion investiert werden können. Andererseits stellt das Zylindervolumen ein

relatives Altersmaß dar und kann somit Aufschluß über die Altersstruktur der Populationen geben.

**Tab. 10:** Innerartliche Rangkorrelationskoeffizienten (Spearman) mit dem Zylindervolumen (\*\* =  $\alpha \leq 0,05$ ; \*\*\* =  $\alpha \leq 0,01$ )

ART	BLATTGEWICHT	BLÜTEN
<i>Tabebuia caraiba</i>	0,98 ***	0,95 ***
<i>T. ochracea</i>	0,98 ***	0,92 **
<i>Cybistax antisiphilitica</i>	0,98 ***	0,94 **
<i>Jacaranda caroba</i>	0,94 ***	0,94 ***
<i>J. ulei</i>	0,94 **	0,93 **
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	0,97 **	0,98 **
<i>Anemopaegma glaucum</i>	0,96 ***	0,96 ***
<i>Zeyhera digitalis</i>	0,97 ***	0,92 **

Die Zylindervolumina der untersuchten Bignoniaceen sind innerartlich und zwischenartlich logarithmisch verteilt (s. Kap. 3.2.5). Eine logarithmische Verteilung des Zylindervolumens (als Maß für das relative Alter) innerhalb der Populationen ist zu erwarten, wenn man eine normale Abhängigkeit der Überlebensrate vom Alter zugrundelegt und gleichzeitig von einer progressiven Größenzunahme beim Wachstum ausgeht.

Was bedeutet aber die logarithmische Verteilung des Zylindervolumens für den ASB? Zunächst ist die Variabilität logarithmisch verteilter Parameter wesentlich größer als die normalverteilter. Darüber hinaus ist bei den untersuchten Arten jeweils eine große Gruppe Pflanzen mit geringem Zylindervolumen im Gegensatz zu einer kleinen Gruppe mit größerem Zylindervolumen zu erkennen (Abb. 59 und 60).

Ausgehend von den gefundenen logarithmischen Verteilungen wurden die Überlebensraten blühender Pflanzen in den Populationen berechnet. In Abbildung 59 und 60 sind die Überlebensraten in Abhängigkeit vom Zylindervolumen wiedergegeben. Wie zu erkennen, weicht die Überlebensrate der Baumarten im Cerrado von der Überlebensrate der nicht heimischen Arten ab (Abb. 59). Letztere wurden angepflanzt und haben keinen natürlichen Altersaufbau. Blühende Pflanzen höheren Alters sind bei ihnen häufiger als bei den Cerradobäumen. Die Altersstruktur der drei Arten, die unter natürlichen Bedingungen im Cerrado wuchsen, unterscheidet sich nur geringfügig.

Die Altersstruktur der blühenden Sträucher (Abb. 60) ist von Art zu Art jeweils unterschiedlich. Die blühenden Pflanzen jeder Population haben also nicht nur andere Mittelwerte hinsichtlich des Zylindervolumens, sondern auch jeweils unterschiedliche Anteile gleich alter Individuen.

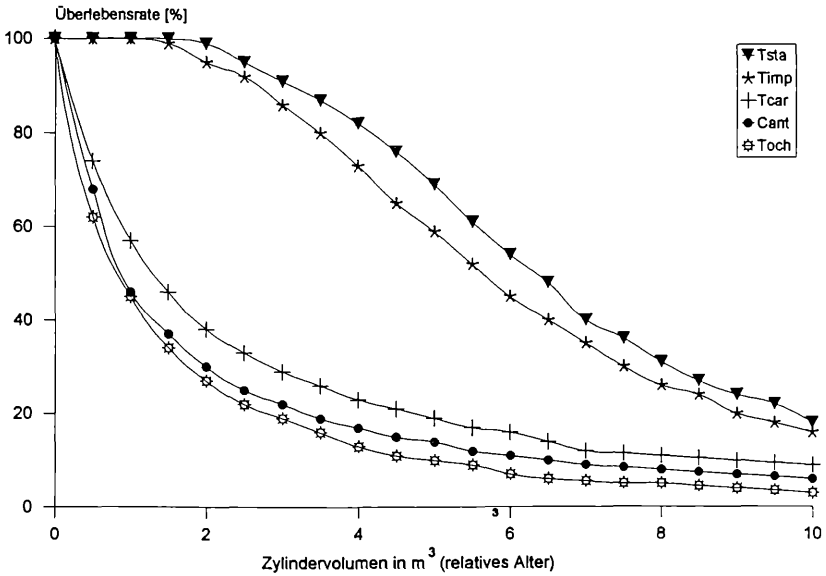


Abb. 59: Altersstruktur der Populationen

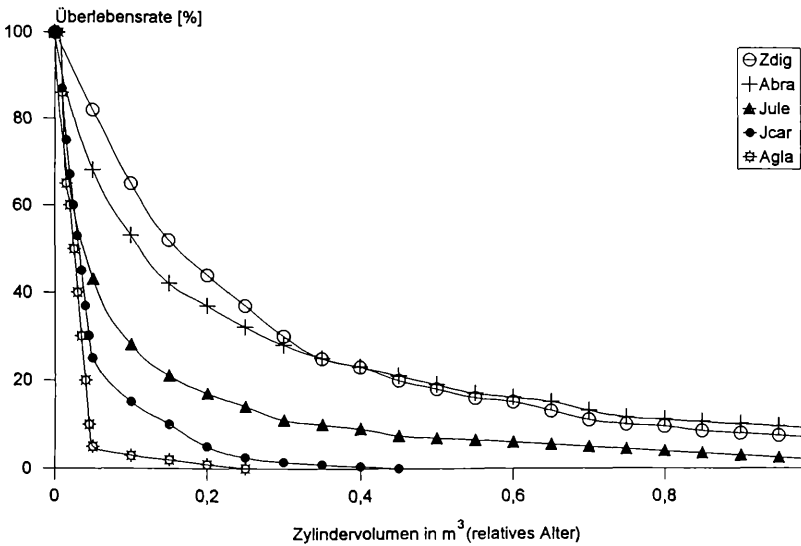


Abb. 60: Altersstruktur der Populationen

Die Verteilung des Zylindervolumens ist mit der Verteilung der Blüten pro Pflanze eng korreliert. Diese ist daher ebenfalls logarithmisch verteilt. Jede Population weist einige wenige alte Individuen mit entsprechend vielen Blüten auf und viele Individuen mit wenigen Blüten. Die jeweilige Verteilung der Blütenmengen in

der Population ist durch die Wuchsform der Art und die Altersstruktur der Population bestimmt.

Blüten als funktionelle Organe weisen in ihren Merkmalen eine wesentlich geringere Variabilität auf als Merkmale, die durch das Wachstum und die Lebensgeschichte der Pflanzen geprägt sind. In Tabelle 11 sind für die Cerradoarten die Variationskoeffizienten für einige Merkmale angegeben.

**Tab. 11:** Variationskoeffizienten (cv %) von Blütenmerkmalen, Infloreszenzen (ASB) und Zylindervolumen (VAW)

ART	KONSTANTERE MERKMALE			VARIABLERE MERKMALE	
	Corollagewicht cv%, n = 15	Staminalgewicht cv%, n = 15	Blüten/ Infloreszenz cv%, n = 20	Infloreszenzen/Pflanze cv% (n)	Zylindervolumen cv% (n)
<i>T. caraiba</i>	13	9	40	158 (33)	94 (33)
<i>T. ochracea</i>	12	8	24	64 (12)	110 (12)
<i>C. antisyphilitica</i>	7	41	30	77 (18)	85 (18)
<i>J. caroba</i>	19	11	77	107 (36)	81 (36)
<i>J. ulei</i>	8	14	72	47 (13)	123 (13)
<i>A. brachypoda</i>	13	10	49	80 (31)	123 (31)
<i>A. glaucum</i>	10	21	42	78 (17)	108 (17)
<i>Z. digitalis</i>	8	16	30	92 (19)	104 (19)

Die Blüte, die ihre Funktion nur erfüllen kann, wenn alle Blütenteile aufeinander abgestimmt sind, weist deutlich weniger Variabilität auf (cv % klein) als z.B. das Zylindervolumen. In dem Maße, wie das Wachstum einer Funktion untergeordnet wird, nimmt auch die Variabilität ab. Beispiel hierfür ist die Zahl der Blüten pro Infloreszenz. Die Infloreszenzen (insbesondere bei den Bäumen) bilden eine funktionelle Einheit. Die Blütenzahl pro Infloreszenz ist dementsprechend weniger variabel als die Anzahl der Blüten pro Pflanze.

Festzustellen bleibt eine große Variabilität des relativen Alters (Zylindervolumen) in der Population und eine damit eng korrelierte Variabilität der Blütenmengen pro Pflanze. Bei der kleinen Zahl blühender Pflanzen (bei allen Populationen nie mehr als 40) kommt durch diese Variabilität einzelnen Individuen eine wesentliche Bedeutung zu. Es ist von Bedeutung, ob es beispielsweise einen oder fünf große Bäume mit mehreren tausend Blüten gibt. Ein einziger großer Baum kann zu einem bestimmten Zeitpunkt mehr Blüten ausbilden als die ganze übrige Population (s. Kap. 3.4.3). Die Altersstruktur der Population bestimmt das Muster ihres Blütenangebotes. Dieses Muster hat aber auch einen Einfluß auf die Bestäuber und damit auf die Pollenverbreitung (s. Kap. 4.1.3 und Kap. 4.1.4).

#### 4.1.2 Konkurrenzvermeidung bei der Bestäubung

GENTRY (1974) schreibt in seiner Arbeit über koevolutionäre Muster zentral-amerikanischer Bignoniaceen: "The most intricate interactions with animals are related to pollination ecology. **Adaptations in floral morphology**, flowering phenology, and seasonality are the raw materials which make possible the various **pollination strategies** of the different species of *Bignoniaceae*".

Die Blüten von 17 der 19 untersuchten Bignoniaceen scheinen auf den ersten Blick, abgesehen von farblichen Unterschieden, sehr einheitlich in ihrer Morphologie und Funktionsweise. Bienen wählen Blüten aber nicht nach Farben, sondern eher nach Nektarmengen aus (z.B. REAL 1981, WADDINGTON et al. 1981, WELLS et al. 1981) und reagieren empfindlich auf Änderungen des Nektarangebotes. Die farblichen Unterschiede sind mehr ein begleitendes Signal als eine Anpassung an die Bestäuber. Sie ermöglichen den Bestäubern die Nektarangebote verschiedener Arten zu unterscheiden. Die zu erwartende Belohnung ist der eigentliche Grund für die Auswahl der einen oder der anderen Blütenart.

Blütenkonstanz der Bestäuber ist in mehrfacher Hinsicht für die Pflanzen von Bedeutung. Nur bei Blütenkonstanz kann eine Adaptation der Blüten an die Bestäuber erfolgen. Treibende Kraft für Anpassungen der Blüten soll die Konkurrenz um Bestäubung (WASER 1983) sein. Durch Spezialisierung ist es möglich, der Konkurrenz zu entgehen, indem durch eine bessere Anpassung ineffiziente Bestäubung mit artfremden Pollen vermieden wird (GRANT 1949, 1952).

Die Frage ist allerdings, woran sich die untersuchten Bignoniaceen-Blüten angepaßt haben. Sicher ist, daß alle Blüten (außer *Spathodea campanulata* und *Zeyhera digitalis*) auf die Bestäubung durch große bis mittelgroße Bienen eingerichtet sind. Von den möglichen Bestäubern sind aber nicht alle artkonstant. Andererseits wäre die Spezialisierung auf einen exklusiven und artkonstanten Bestäuber möglicherweise von Nachteil für die weitere Entwicklung der Arten. Eine Möglichkeit, unerwünschte Bestäubung zu verhindern, besteht darin, die Pollen an unterschiedlichen Stellen auf dem Körper des Bestäubers zu deponieren (WASER 1978, 1983, LERTZMAN und GASS 1983, FEINSINGER et al. 1986, MURRAY et al. 1987). Unterschiedliche Pollendepositionsorte können bei den Blüten der untersuchten Bignoniaceen durch unterschiedliche Abstände der Antheren und Narben vom Blütenboden (Nektar) erreicht werden (siehe auch THOMSON und PLOWRIGHT 1980, LERTZMAN 1981, WASER und PRICE 1983).

Die Antheren der insektenbestäubten Arten erstrecken sich über den Bereich zwischen ihrem minimalen und ihrem maximalen Abstand vom Blütenboden. Innerhalb dieses Bereichs wird der Pollen an die Bestäuber abgegeben. Dieser Bereich überlappt bei verschiedenen Arten. Das gleiche gilt entsprechend für die Narbenflächen, die den Pollen vom Insektenkörper aufnehmen. In Tabelle 12 sind die zwischenartigen "Überlappungsbereiche" der Antheren und Narben angegeben. Die "Überlappungsbereiche" sind in Prozent des gesamten von den Antheren (Narben) der jeweiligen Arten-Paare abgedeckten Bereiche angegeben. Somit stellen die Werte ein Schätzmaß für die Vermischung der Pollen zweier Arten dar,



wenn ihre Blüten vom gleichen Bestäuber besucht werden. Besucht der gleiche Bestäuber die Blüten von *Tabebuia caraiba* und von *T. ochracea*, wird sich der Pollen der beiden Arten auf einem Drittel (33 %) der Körperoberfläche vermischen. Die Narben beider Arten würden jedoch nur den arteigenen Pollen aufnehmen, da sie jeweils an einem anderen Ort den Thorax der Bestäuber berühren (keine "Überlappung"). Anders verhält es sich bei den Narben von *T. ochracea* und *Cybistax antisyphilitica*, die zu 17 % in gleichem Bereich den Insektenkörper berühren.

**Tab. 12:** Überlappung der Antherenbereiche (obere rechte Hälfte) und der Stigmabereiche (untere linke Hälfte) in Prozent des Gesamtbereichs, in dem die Antheren Pollen auf den Insektenkörper abgeben können (bzw. Narben dementsprechend Pollen aufnehmen können)

	Tcar	Toch	Cant	Jcar	Jule	Jruf	Jsim	Abra	Asce	Agla	Aarv	Mped
Tcar	100	33	92	57		31				77	16	46
Toch		100	71	75		54				83	31	38
Cant			17	100		62				83	17	50
Jcar						100				73	29	25
Jule							25	86	30			
Jruf				20			6			38	55	
Jsim				20		100					29	
Abra				30			100	33	78			
Asce				40				100	40			
Agla				20			50		100		14	
Aarv						33			20	100	19	45
Mped											100	100

Grundsätzlich muß zwischen Pollenabgabe auf die Bestäuber und Pollenaufnahme vom Bestäuber unterschieden werden. Bei der Pollenaufnahme durch die Narbe sind wesentlich weniger "Überlappungen" zwischen den Arten festzustellen als bei der Pollenabgabe durch die Antheren.

Der Pollen, der von einem Bestäuber auf der Narbe deponiert wird, nimmt exponentiell mit der Zahl besuchter Blüten ab (WOLIN et al. 1984). Es konnte demonstriert werden (WADE und ARNOLD 1980), daß der Reproduktionserfolg durch Pollenverbreitung ("male reproductive success") hauptsächlich von der Zahl bestäubter Narben abhängt. Unter Berücksichtigung beider Tatsachen scheint es vorteilhaft den Pollen großflächig an den Bestäuber abzugeben, zumal die Bestäubergröße und das Bestäuberverhalten nicht konstant sind. Bei der begrenzten dorsalen Oberfläche des Insektenkörpers, die den untersuchten Blüten für die Pollendeposition zur Verfügung steht, ist es wahrscheinlich, daß "Überlappungen" auftreten, sobald mehr als zwei oder drei Arten sympatrisch vorkommen.

Bei den Narben sind viel weniger "Überlappungen" festzustellen als bei den Antheren. Um nicht mit fremdem Pollen belegt zu werden, sollte das Stigma bei der Bestäubung die Region des Insektenkörpers berühren, auf der arteigener Pollen mit größter Wahrscheinlichkeit deponiert wurde. Die Funktion der Narbe könnte in dieser Hinsicht als eine Auswahlfunktion bezeichnet werden. Dagegen wäre die

Funktion der Antheren, den Pollen so zu deponieren, daß er möglichst viele Narben erreicht. Über die allgemeine Adaptation der Blüten an die Bienen hinaus ist die unterschiedliche Plazierung der Narben und Antheren in der Blüte eine Möglichkeit, Pollenvermischung mit anderen Arten zu vermeiden. Die Länge des Griffels und der Filamente ist somit als eine Adaptation an sympatrische, artverwandte Konkurrenten anzusehen. Beide Merkmale sind keine Anpassung an die Bestäuber (s. BAWA und BEACH 1981).

Eine weitere Möglichkeit, die Vermischung mit fremden Pollen zu verhindern, besteht in der Staffelung der Blühzeiten verschiedener Arten. Die drei Baumarten des Cerrado blühen zeitlich gestaffelt. Die Blühzeiten von *Tabebuia ochracea* und *Cybistax antisyphilitica* überschneiden sich ebenso wie ihre Antheren- und Narbenbereiche. Durch mehrere Arbeiten von BORCHERT (1983, 1986) und REICH und BORCHERT (1982, 1984) ist u.a. für einige *Tabebuia*-Arten klar geworden, daß die Induktion des Blühens und des Blattaustriebs weitgehend durch den Wasserhaushalt der Pflanzen kontrolliert wird. Wie JANZEN (1967) aber verdeutlichte, lautet die Frage, weshalb klimatische Stimuli (erste Regenschauer am Ende der Trockenzeit bei *Tabebuia*) für die Regelung der Blühzeiten genutzt werden, und weshalb die Bäume nicht während der Regenzeit blühen. Zum Teil läßt sich die Frage durch das Auftreten der Bestäuber erklären (s. Kap. 4.2.2). Darüberhinaus wäre es einseitig, nur die Konkurrenz um Bestäubung dafür verantwortlich zu machen. Die Pflanze muß als Gesamtorganismus überleben, und der Verlust der Blätter in der Trockenzeit ist mit dem Einsetzen des Infloreszenzwachstums gegen Ende der Trockenzeit gekoppelt. Die Blüten müssen, um ihre Attraktionswirkung voll zu entfalten vor den Blättern erscheinen. In der Trockenzeit sind aber die Bedingungen zum Blühen sehr ungünstig. Es fehlen die Blätter zur Produktion des Zuckers für den Nektar, und auch die Wasserversorgung ist nicht gesichert. Es bleiben somit nur ein paar Wochen bis wenige Monate zum Blühen; die Zeit nach den ersten Regenfällen bis zum Austrieb der Blätter. Um so erstaunlicher ist der unterschiedliche Blühbeginn der drei Arten als Reaktion auf den Beginn der Regenzeit.

Die Sträucher blühen überwiegend in der Regenzeit. Einzige Ausnahme ist *Jacaranda caroba*, die ein ähnliches Blühverhalten zeigt wie die drei Baumarten. Bei *J. caroba* treten aber überwiegend andere (außer *Euglossa*) Bestäuber auf als bei den Bäumen. Die Bereiche, in dem die Antheren Pollen abgeben (bzw. die Narben Pollen aufnehmen), überlappen sich bei dieser Art mit vielen anderen Arten (Tab. 12). *J. caroba* weist aber eine klarer abgegrenzte Blühzeit auf, als die anderen Sträucher, und wird während ihrer kurzen Blühphase von anderen Bienen bestäubt als die Bäume.

Eine Pollenvermischung zwischen Bäumen und den übrigen Sträuchern wird durch unterschiedliche Blühzeiten und durch ein anderes Bestäuberspektrum reduziert. *Jacaranda simplicifolia* wächst in einer dichteren Vegetation, was möglicherweise einer Pollenvermischung entgegenwirkt. Es muß auch berücksichtigt werden, daß die Arten, bei denen eine Pollenvermischung durch nicht blütenkonstante Bienen aufgrund der Antherenüberlappungen wahrscheinlicher ist, in

unterschiedlichen Bestandsdichten vorkommen und differierende Blühverläufe aufzeigen (s. Kap. 4.2.2). Für die Pionierpflanzen (*Memora pedunculata*, *Arrabidaea sceptrum* oder *Anemopaegma*) stellt es einen Konkurrenzvorteil dar, über lange Zeit, möglichst das ganze Jahr, zu blühen und zu fruchten (OPLER et al. 1980).

#### 4.1.3 Wuchsform und Phänologie

Die Beziehung zwischen den verschiedenen Blütentypen und Blühweisen sowie ihren jeweiligen Bestäubern weist jeder sympatrischen Art eine Nische bei der Konkurrenz um Bestäubung zu (GENTRY 1974). Wie bereits erwähnt, ist die Frage nach den Gründen für saisonal gestaffelte Blühzeiten im Zusammenhang mit der Konkurrenz um Bestäubung weniger wichtig. Entscheidend ist, daß zu einer gegebenen Zeit immer nur ein Vertreter des gleichen Blütentyps blüht. CAMARGO et al. (1984) und GOTTSBERGER (1986) fanden bei den Bignoniaceen der Cerrados Überschneidungen der Blühzeiten vergleichbarer Arten (*Tabebuia caraiba* und *T. ochracea*, *Jacaranda caroba* und *J. rufa*, *Arrabidaea brachypoda* und *Memora peregrina*). Diese Beobachtungen lassen sich durch die Untersuchungen bestätigen.

Abgesehen von den Unterschieden in der Blütenmorphologie und den Wechselbeziehungen (s. Kap. 4.2) mit den Bestäubern, gibt es noch weitere morphologische Unterschiede, die Einfluß auf den Blühverlauf und dadurch auf die Bestäubung ausüben. Auffälligster Unterschied zwischen Bäumen und Sträuchern ist ihre Wuchsform. Die Cerradobäume haben bis auf eine Ausnahme (*Arrabidaea brachypoda*) deutlich mehr Blüten als die Sträucher. Die Wuchsformen bei den Sträuchern sind aber nicht homogen. In Abbildung 61 sind die unterschiedlichen Wuchsformen dargestellt. Die Cerradobäume sind gekennzeichnet durch viele periphere Sproßenden, die jedes Jahr gegen Ende der Trockenperiode nach den ersten Regenschauern austreiben und zunächst Blüten und später Blätter hervorbringen. Sie haben zwar eine recht unregelmäßige Krone, doch treiben die meisten Infloreszenzen etwa gleichzeitig aus.

Der zweiten Gruppe gehören Sträucher mit unregelmäßiger basaler Verzweigung an. Ihr variablerer Kormus ermöglicht ihnen mehr Flexibilität im Wachstum. Sie blühen, während sie Blätter besitzen, und treiben ihre neuen Sprosse und Infloreszenzen asynchron in der Regenzeit aus. Die Zahl der Infloreszenzen ist gering und die Zahl der Blüten pro Infloreszenz kann niedrig (*Anemopaegma glaucum*) oder sehr hoch sein (*Arrabidaea brachypoda*). Die wenig verzweigten Sträucher blühen ebenfalls alle in der Regenzeit (außer *Jacaranda caroba*) und besitzen entweder mehrere Infloreszenzen (*Jacaranda ulei*) mit vielen Blüten oder wenig Infloreszenzen mit sehr vielen Blüten (*Memora pedunculata*).

Aufgrund dieser Wuchsformen und des Infloreszenzbaus, sowie des Verhältnisses zwischen Blüten pro Infloreszenz und Infloreszenzen pro Pflanze, ergeben sich jeweils unterschiedliche Blühverläufe. Den Bäumen ist es aufgrund ihrer Wuchsform mit den vielen peripheren Blütenständen nicht möglich, die Infloreszenzen einzeln aufblühen zu lassen, ohne ihr Architekturprinzip (HALLÉ et al. 1978) zu verändern. Die durch die klimatischen Bedingungen (Wasserstreß) bedingte Wachstumspause

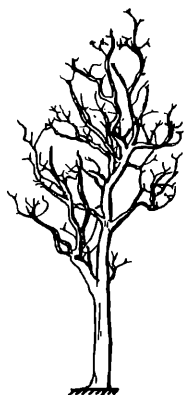
endet mit einem Wachstumsschub, um neue Blätter auszutreiben. Zuvor werden jedoch die Infloreszenzen ausgebildet. In der kurzen, noch blattlosen Zeit können die weithin sichtbaren Blüten die Bestäuber anlocken. Die Abstimmung des Wachstums mit den klimatischen Bedingungen des Lebensraumes (REICH und BORCHERT 1982, 1984) engt die Möglichkeiten zur Gestaltung des Blühverlaufs bei vorgegebener Wuchsform ein.

Die geringe Blütenzahl pro Infloreszenz zusammen mit den vielen Infloreszenzen führt bei *Tabebuia roseo-alba* zu einem explosionsartigen Anstieg der Blütenmengen ("multiple-bang"). Je mehr Blüten pro Infloreszenz ausgebildet werden, um so mehr verlängert sich die Blühphase der Pflanze (z.B. bei den Cerradobäumen). Beginnen die Infloreszenzen dieser Arten (Abb. 62) zu wachsen, werden zunächst wenige Blüten ausgebildet. Entfaltet sich aber der Teil der Infloreszenzen mit den meisten Blüten, so erfolgt auch bei den Cerradobäumen ein starker Anstieg der Blütenmengen. Der steile Anstieg der Blütenzahlen wird durch eine lange Blühdauer der Einzelblüte noch verstärkt. Es entsteht so eine Mischung aus dem "cornucopia"- und dem "big-bang"-Typ GENTRY's. Wichtig für die Attraktionswirkung (Gesamtzahl der Blüten pro Zeiteinheit) der Bäume und damit für ihre Rolle beim Pollenaustausch ist die Zahl der Infloreszenzen, die mit dem Alter der Bäume zunimmt. Dagegen bleibt die Zahl der Blüten pro Infloreszenz konstant und stellt ein eher funktionelles Merkmal dar.

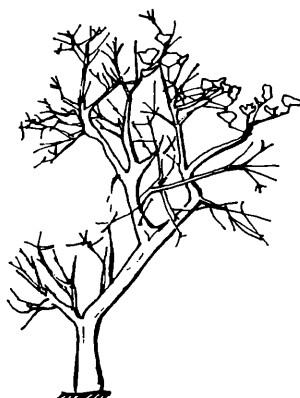
Die Flexibilität im Wachstum bei den Sträuchern zeigt Auswirkungen auf den Blühverlauf. Zum einen können einzelne Infloreszenzen zeitlich versetzt wachsen und so zu einer längeren Blühzeit führen. Zum anderen sind blatt- und blütentragende Sproßabschnitte getrennt. Diese Trennung bei ganzjährig vorhandenen Blättern ermöglicht eine flexiblere Gestaltung des Blühverlaufs. Aufgrund ihrer Wuchsform sind die Sträucher in der Lage, blüten- und laubtragende Sprosse gleichzeitig auszubilden. Durch sukzessives Aufblühen der Infloreszenzen, die sehr viele Blüten ausbilden können, ergibt sich bei *Arrabidaea brachypoda* eine lange Blühzeit. Da die Blüten nur einen Tag blühen, verläuft die Blühkurve sehr unregelmäßig. Der Blühverlauf einer einzelnen Infloreszenz wirkt sich stärker auf den Blühverlauf der Pflanze aus als bei den Bäumen. Das gilt für alle untersuchten Sträucher, obwohl der Blühverlauf durch längere Blühzeiten der Einzelblüten ausgeglichener werden kann (*Jacaranda*).

Eine andere Möglichkeit der Trennung von blüten- und laubtragenden Sproßabschnitten findet sich bei *Memora pedunculata* verwirklicht. Die einzige Infloreszenz wächst unabhängig vom basalen laubtragenden Sproßabschnitt immer weiter und bildet am Anfang mehrere, später regelmäßig zwei Blüten aus.

Bei all diesen Wuchsformen dürften Anpassungen an den Lebensraum und die klimatischen Bedingungen grundlegend sein. Darauf aufbauend besteht die Möglichkeit, den Blühverlauf durch Änderungen in der Blühdauer einer Einzelblüte oder durch Änderungen in der Blütenzahl pro Infloreszenz den Bestäubungsbedingungen anzupassen.



**Tabebuia caraiba**



**Tabebuia ochracea**



**Arrabidaea brachypoda**



**Jacaranda caroba**



**Jacaranda simplicifolia**



**Anemopaegma glaucum**



**Memora pedunculata**



*Tabebuia ochracea*



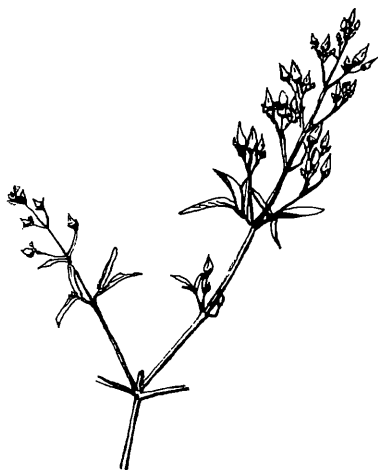
*Tabebuia impetiginosa*



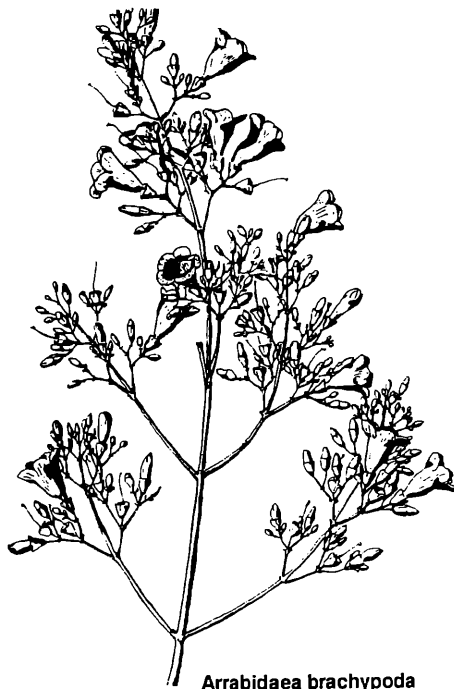
*Cybistax antispyllitica*



*Tabebuia serratifolia*



*Arrabidaea sceptrum*



*Arrabidaea brachypoda*

#### 4.1.4 Änderungen im Blütenangebot

Aus den mehr oder weniger konstanten Beziehungen zwischen Zylindervolumen, Blättern und Blüten ergibt sich mit zunehmendem Alter der Pflanzen eine Änderung der Blütenzuwachsrate ("reproduktives Wachstum").

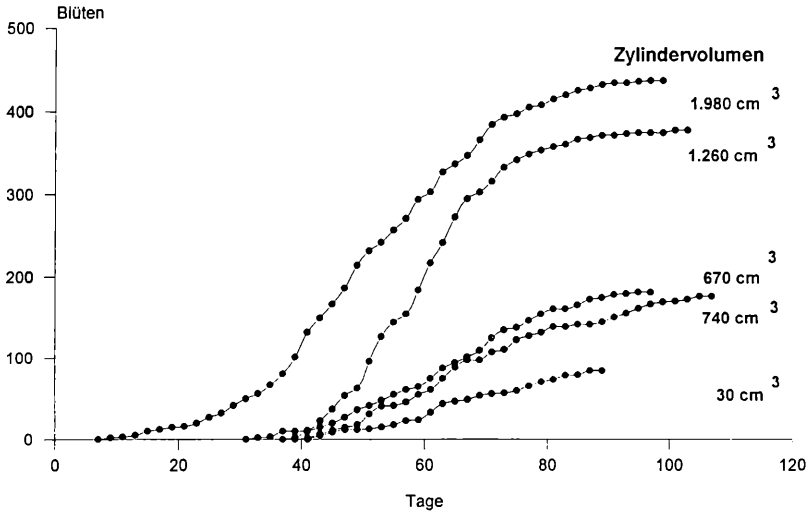


Abb. 63: Blühentwicklung (kummulativ) - *Arrabidaea brachypoda*

Am Beispiel *Arrabidaea brachypoda* ist in Abbildung 63 der Blühverlauf (kummulativ) für Pflanzen verschiedenen relativen Alters wiedergegeben. Aus der Steigung der Kurve läßt sich die mittlere Zunahme der Blüten pro Tag ablesen. Deutlich erkennbar wird das schnellere "reproduktive Wachstum" (größere Steigung) mit dem relativen Alter der Pflanzen. Größere Pflanzen verändern ihr Blütenangebot wesentlich schneller als kleinere. Das bedeutet für die Bestäuber eine größere Unsicherheit im Blütenangebot (Nektarangebot). Während sie an einem Tag bei einer großen Pflanze nur wenige Blüten vorfinden, können es am nächsten Tag schon ein paar hundert sein. Ein paar Tage später ist das Angebot aber schon wieder auf einige wenige Blüten reduziert. Aus den Bestäuberzählungen (s. Kap. 3.5.4.2) läßt sich erkennen, daß sich die Bestäuberbesuche in Abhängigkeit vom Blütenangebot ändern. Es kommen absolut betrachtet mehr Besucher bei voller Blüte als zu Beginn der Blühphase. Aufgrund der Reaktion der Bestäuber auf das sich verändernde Blütenangebot, ändert sich auch der Beitrag großer Pflanzen zum Pollenaustausch in der Population mit dem Blühverlauf. Zusätzlich unterscheidet sich ihr Anteil am Pollenfluß vom Anteil kleinerer Pflanzen der gleichen Art.

Neben theoretischen Arbeiten zu der Fragestellung, wie die Bestäuber auf Änderungen im Nahrungsangebot reagieren (z.B. CHARNOV et al. 1976, OATEN 1977, CARACO et al. 1980, GREEN 1980, PYKE 1984), konzentrieren sich experimentelle

Untersuchungen meist auf Änderungen im Nektarangebot (REAL 1980a, b, 1981, PLEASANTS 1981, PLEASANTS und CHAPLIN 1983, OTT et al. 1985).

Bienen bevorzugen konstante gegenüber variablen Nektarangeboten (REAL 1981). Ist die Änderung im Nektarangebot gering, ist der Besuch der jeweils nächsten Pflanze am günstigsten für die Bestäuber (PYKE 1978 a,b, TURNER et al. 1982). Sie erhalten so eine konstante Nektarmenge für die kürzest mögliche Flugstrecke und erzielen damit die größte Nettoenergieaufnahme. Dementsprechend verringert sich ihre mittlere Flugdistanz bei höherer Blütendichte (EHRlich und GILBERT 1973, ESTES und THORPE 1975, SCHAAL 1978, WADDINGTON 1979). Bei kurzen Flugdistanzen ist zwangsläufig auch die Distanz der Pollenverbreitung kurz. Größere Angebotsänderungen führen zu anderen Verhaltensweisen (COLLISON 1973, SOUTHWICK und SOUTHWICK 1983), sofern den Bestäubern Informationen über das Nektarangebot zugänglich sind. Diese Information ist zum Teil durch die Zahl der Blüten gegeben. Von JANZEN (1971) wurde das "trapliner"-Verhalten der Euglossinen beschrieben. Trapliner besuchen auf einer festgelegten täglichen Route Pflanzen mit wenigen Blüten, die jeweils viel Nektar anbieten. Wahrscheinlich gibt es eine Vielzahl von Verhaltensvarianten, die sich unter anderem auch am Blütenangebot orientieren. Von anderen Autoren (PELEG und SHMIDA 1991) wird beschrieben, daß größere Bienen bevorzugt schwer zugängliche Blüten mit reichem Nektarangebot aufsuchen. Durch den so erzielten Nektargewinn, sind sie in der Lage weitere Strecken bis zur nächsten Blüte zurückzulegen. Die Blüten der Baumarten sind schwerer zugänglich als die der Sträucher, wenn sie frisch sind.

Zusammenfassend ist es daher denkbar, daß größere Pflanzen der untersuchten Populationen ein anderes Bestäuberspektrum empfangen als kleinere. Wahrscheinlich unterscheiden sich auch die Flugdistanzen der Bestäuber bei jungen und alten Pflanzen einer Population. Letztlich ist damit auch die Distanz der Pollenverbreitung junger Individuen in der Population geringer als die älterer Pflanzen.

Die Reproduktion dient u.a. dazu die genetischen Informationen eines Individuums an die nächste Generation weiter zu geben und somit die Art zu erhalten. Eine hermaphrodite Blüte kann dazu auf zwei Weisen beitragen. Ein Weg ist die Verbreitung ihrer Pollen, der andere besteht darin, Samen zu produzieren. Der Aufwand der dafür jeweils betrieben werden muß ist unterschiedlich groß. Bei den untersuchten Arten ist die Samenproduktion aufwendiger als der Aufwand für die Pollenverbreitung. Zum Aufwand für die Samen muß auch die Fruchtproduktion gerechnet werden, während ein Teil des Aufwandes für die Blüte auch den Samenanlagen zugute kommt und nicht nur der Pollenverbreitung. Der Reproduktionsaufwand (RAW) wird durch die der Pflanze zur Verfügung stehenden Ressourcen (VAW) begrenzt. Die guten interspezifischen Korrelationen zwischen VAW (Zylindervolumen, Blattgewicht) und RAW (Blütengewicht) bestätigen diese Annahme für die untersuchten Arten. Unter diesen Voraussetzungen ist es vorteilhaft, mehr in die Blüten zu investieren als in die Samenproduktion, da der Reproduktionserfolg durch die Pollenverbreitung mit weniger Aufwand gesichert werden kann als durch die Samenproduktion. D.h. die untersuchten Bignoniaceen



produzieren mehr Blüten ("excess flowers") als für die Samenproduktion nötig ist, weil sie durch die Pollenverbreitung dieser Blüten mit weniger Aufwand zum gleichen Reproduktionserfolg (hinsichtlich der genetischen Information) kommen können wie durch die Samenproduktion (STANTON et al. 1986).

Die vielen Blüten großer Individuen von *Tabebuia caraiba*, *T. ochracea*, *Cybastax antisiphilitica* oder *Arrabidaea brachypoda*, die nicht zur Frucht reifen ("excess flowers"), würden demnach vor allem der Pollenverbreitung dienen. Es kann von zwei Phasen im Leben dieser Arten ausgegangen werden. Bei jungen Pflanzen werden relativ mehr Nachkommen durch die Produktion von Samen erzeugt. Mit ihren wenigen Blüten sind sie nicht in der Lage, ausreichend Pollen zu verbreiten, um mit den Pollenmengen großer Individuen konkurrieren zu können. Ältere Pflanzen mit sehr viel mehr Blüten produzieren relativ weniger Früchte. Bei den vier oben genannten Arten war die Korrelation des Fruchtgewichts mit dem Zylindervolumen oder dem Blattgewicht nicht so gut wie beim Blütengewicht ( $r_s = 0,5$  bis  $0,65$ ). Die Unterschiede in der Fruchtproduktion von Pflanzen mit weniger und mit mehr Zylindervolumen sind statistisch nicht signifikant ( $F = 3,14$ ,  $P = 0,001$ ). Die Fruchtproduktion ist, bezogen auf das Zylindervolumen, bei kleineren Individuen dieser Arten aber größer.

In Abbildung 64 ist die Beziehung der Blüten und Früchte zum Zylindervolumen am Beispiel von *Arrabidaea brachypoda* dargestellt. Es besteht eine lineare Beziehung zwischen dem relativen Alter und der Blütenzahl, aber es gibt keinen Zusammenhang zwischen der Zahl der Früchte und dem relativen Alter. Ob diese Tatsache auf Unsicherheiten bei der Bestäubung zurückzuführen ist oder auf andere Faktoren ist unerheblich. Es bleibt festzustellen, dass die Bedeutung der Blüten mit zunehmendem Alter weniger in der Frucht-(Samen)-Produktion liegt. BELL (1980) meint dazu: "... fitness depends not only on the quantity of reproduction but also on the distribution of this reproduction through the life history...".

Das angemessene Niveau zur Messung des RAW (ASK, ASB) ist die Population, da die Biomasseverteilung des Individuums davon abhängig sein kann wie sich die übrigen Individuen in der Population verhalten (CHARNOV 1982, LLOYD 1984). Dies erklärt, weshalb die Korrelation zwischen Zylindervolumen und Früchten auf Artebene vorhanden ist und in der Population fehlt, mit den Blüten aber auf beiden Ebenen gut ist.

BERTIN's (1986, 1988, 1990) Untersuchungen an *Campsis radicans* zeigen, daß es bei dieser Bignoniacee Individuen mit qualitativ besserem und schlechterem Pollen gibt. Bei einer gemischten Bestäubung (Pollen der gleichen Art) entscheidet der Pollenanteil dieser Individuen über den Befruchtungserfolg der Bestäubung. Ältere Pflanzen der hier untersuchten Bignoniaceen tragen wesentlich mehr zur Pollenverbreitung in der Population bei als jüngere. Abgesehen von Unterschieden bei der Pollenqualität haben ältere Individuen damit einen rein quantitativen Vorteil.

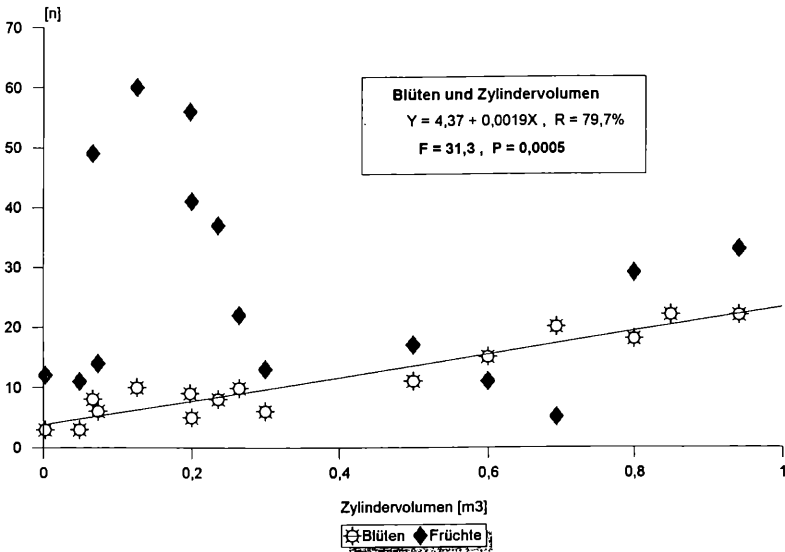


Abb. 64: Beziehung zwischen Blüten, Früchten und Zylindervolumen bei *Arabidaea brachypoda*

Die für die Pollenverbreitung optimale Zahl der Blüten soll der bestimmende Faktor für die Zahl hermaphroditer Blüten einer Pflanze sein (BAWA et al. 1975, LLOYD und WEBB 1977, WEBB 1979, DOUST 1980, SUTHERLAND und DELPH 1984). Wenn die günstigste Blütenzahl zur Pollenverbreitung höher ist als die Zahl der zur effizienten Samenproduktion nötigen Blüten ("excess flowers"), kommt es zu niedrigen Frucht/Blüten-Raten (s. Kap. 4.3.2).

Manche Bestäuber besuchen bevorzugt große Infloreszenzen und Pflanzen mit vielen Blüten, da sie ein größeres Nahrungsangebot versprechen (WILLSON und RATHCKE 1974, SCHAEFFER und SCHAEFFER 1979, WILLSON und PRICE 1979, STEPHENSON 1980). Eine "Überproduktion" an Blüten sichert so die Bestäubung (SUTHERLAND und DELPH 1984).

Diese theoretischen Überlegungen lassen sich gut an einer großen Pflanze der Gattung *Tabebuia* nachvollziehen. Die vielen großen Blüten in dichten Infloreszenzen, die den Baum weithin auffällig machen und sehr viele Bestäuber anlocken, stehen im Widerspruch zu den meist sehr wenigen Früchten. In den untersuchten Populationen gibt es aber auch viele kleine Bäume mit wenigen Blüten. Durch sie wird die Fruchtproduktion im Bestand relativ mehr erhöht als die Zahl der Blüten.

#### 4.1.5 Biomasseverteilung auf die Geschlechter und P/O-Verhältnis

Ein Problem der Biomasseverteilung bei hermaphroditen Blüten stellt sich in der Zuordnung zu den geschlechtlichen Funktionen. Normalerweise gehen die Annahmen von einer 1:1 Verteilung des Aufwandes für beide Geschlechter aus. Zumindest Aufwand und Erfolg der weiblichen Blütenteile sollen durch Ressour-

cen limitiert sein (WILLSON und BURLEY 1983). Es gibt allerdings auch Hinweise auf eine begrenzte Fruchtbildung durch fehlende Bestäubung (BIERZYCHUDEK 1981, WILLSON und BURLEY 1983, HAINSWORTH et al. 1985). Welcher Anteil der Krone der männlichen oder der weiblichen Funktion der Blüte zugerechnet werden kann, ist unklar, obwohl CHARNOV und BULL (1986) theoretisch zeigen, wie man die Biomasse zuordnen kann. CHARNOV (1979) und WILLSON (1979) meinen, daß der Aufwand für die Attraktion nur der Pollenverbreitung zugute kommt, solange nicht durch vermehrte Pollenaufnahme die Samenqualität (z.B. durch "sexuelle Selektion") verbessert wird.

Die Pollen/Ovuli-Rate wird seit längerem mit dem Fortpflanzungssystem (ARROYO 1973, CRUDEN 1973, 1976, 1977, GIBBS et al. 1975) in Verbindung gebracht. Verglichen mit den P/O-Werten, die CRUDEN (1976) für xenogame Arten angibt, sind die Werte der untersuchten obligat auf Fremdbestäubung angewiesenen Arten zu niedrig. Sie würden eher zu den fakultativ xenogamen Arten CRUDEN's passen. Auch die selbstkompatiblen *Anemopaegma*-Arten haben verhältnismäßig niedrige P/O-Raten. Die Abstimmung der Narbenfläche mit dem pollentragenden Bereich des Insektenkörpers ist entscheidend für die Exaktheit der Pollenübertragung. Die P/O-Raten sollen u.a. diese Abstimmung und die Wahrscheinlichkeit der Pollenübertragung widerspiegeln (CRUDEN und MILLER-WARD 1981).

Die niedrigsten P/O-Werte finden sich bei den *Jacaranda*-Arten, deren Blüten durch das Staminodium und ihre aufwärts gehogene Form eine größere Sicherheit und Genauigkeit der Pollenübertragung vermuten lassen. Sie zeichnen sich aber durch die niedrigsten Samen/Ovuli-Werte aus. Die Pollenbelegung der Narben scheint also bei diesen Arten nicht ausreichend zu sein. *Jacaranda caroba* (3,8 %) und *J. ulei* (4,5 %) haben allerdings neben *Anemopaegma* und *Cybistax* die höchsten Werte der Frucht/Blüten-Rate. Dem Anschein nach werden die Blüten zwar sehr gut besucht, aber ihre Morphologie ist für die Pollenübertragung nicht so effektiv wie die der anderen Arten (s. Kap. 4.3.1 und 4.3.2).

Die größten Blüten finden sich bei *Tabebuia caraiba* und bei *Memora pedunculata*. Diese Arten haben auch die größten P/O-Werte und erreichen neben *Cybistax antisiphilitica* mit die höchsten Samen/Ovuli-Raten. Die wenigen Blüten von *Memora pedunculata* werden nur von sehr wenigen Bestäubern ("trapliner") besucht. Die Frucht/Blüten-Relation ist auch sehr niedrig. Diese Pionierart blüht und fruchtet ununterbrochen das ganze Jahr über und setzt ständig einige wenige Samen frei. *Tabebuia caraiba*, mit einem längeren Lebenszyklus, produziert pro Frucht viel mehr Samen, kann aber jedes Jahr nur einmal Samen (mit weniger Gewicht pro Samen) hervorbringen.

## 4.2 Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Bestäubern

### 4.2.1 Blüten und Bestäuber

Nach GENTRY (1974) sind den morphologischen Blütentypen der Bignoniaceen jeweils entsprechende Bestäuber zuzuordnen. Nach seiner Einteilung gehören die

meisten der hier untersuchten Blüten zum *Anemopaegma*- und/oder *Cydista*-Typ. Beide Blütentypen sind sich recht ähnlich. Der *Cydista*-Typ ist dorsal stärker zusammengedrückt, und die Schienen treten stärker hervor. Außerdem sind die Kronen meist zarter gestaltet als beim *Anemopaegma*-Typ. Zu den Bienenblumen sind alle *Tabebuia*-, *Anemopaegma*-, *Jacaranda*- und *Arrabidaea*-Arten sowie *Cydistax antisyphilitica* und *Memora pedunculata* zu zählen. Die Blüten von *Spathodea campanulata* sind namensgebend für den *Spathodea*-Typ. Die zylindrischen, leicht bauchigen Blüten von *Zeyhera digitalis* sind am ehesten dem *Martinella*-Typ zuzuordnen. Bis auf die beiden letzten Arten sind die Blüten somit alle Bienenblumen, die der Ausgangsform der Bignoniaceenblüte sehr nahestehen. Die altweltliche Vogelblume von *Spathodea campanulata* und die neuweltliche Kolibrilblume von *Zeyhera digitalis* stellen dagegen Weiterentwicklungen dieses ursprünglichen Typs dar.

Dem relativ unspezialisierten Bau der melittophilen Blüten entsprechend, fand GENTRY (1974) bei ihnen auch ein breites Spektrum an Blühweisen. Für den *Anemopaegma*-Typ nennt er den "cornucopia"-, "big-bang"- und den abgewandelten "steady-state"-Typ und für den *Cydista*-Typ den "multiple-bang"-Typ. Bei genauerer Betrachtung der Phänologie von *Tabebuia caraiba*, *T. ochracea* und *Cydistax antisyphilitica*, deren Blüten zum *Cydista*-Typ gehören, finden sich Zwischenformen der "cornucopia"- und "big bang"-Blühweise. Die Blühweisen der untersuchten Arten beruhen mehr auf der Wuchsform, der Verzweigung der Infloreszenzen und der Blühdauer einer Blüte als auf dem Blütentyp. Beiden Blütentypen ordnet GENTRY (1974) hauptsächlich Euglossine-Bienen als Bestäuber zu. Sie sollen in geringer Zahl auftreten. Euglossinen sind auch im Cerrado eine wesentliche Besuchergruppe, die allerdings durch *Centris*-Arten ergänzt wird. Die Häufigkeit der Bestäuber ist im Cerrado vom Blütenangebot abhängig. So können in ungünstigen Fällen (bei wenig Blüten) Stunden ohne einen einzigen Blütenbesuch verstreichen, bei reichem Blütenangebot sind die Blütenbesuche dagegen kaum zu erfassen (s. Kap. 4.2.2).

Der Blütenbau aller dieser Bienenblüten ist durch zwei für die Pollenübertragung wesentliche Parameter zu charakterisieren. Diese Parameter sind Länge des Griffels (Stamina) und Durchmesser der Blüte. Der Nektar, der sich in einer abgetrennten Nektarkammer befindet, ist nur für den schmalen Rüssel der Bienen zugänglich. Die Rüssellänge entscheidet, wo sich Kopf, Thorax und Abdomen des Bestäubers bei der Nektarentnahme befinden. Änderungen in der Staubblatt- und Griffellänge bieten somit eine Möglichkeit, sich evolutiv an die Bestäuber anzupassen. Untersuchungen der Bestäuber ergaben, daß sich die Hauptmenge der Pollen jeweils auf dem vorderen dorsalen Drittel des Thorax befindet (Tab. 13).

Der Thorax der *Centris*-Arten und der Euglossinen wölbt sich kurz hinter dem Kopf leicht auf. Diese Wölbung streift den Pollen aus den Antheren, wenn die Biene in die Blüte vordringt. Der Durchmesser des Thorax beeinflusst die Menge der Pollen, die Länge des Rüssels die Verteilung auf dem Bestäuber. Bei der kleineren

*Ceratina* sp. finden sich insgesamt weniger Pollen und relativ mehr auf dem Abdomen.

Tab. 13: Pollenverteilung auf den Insekten (dorsal) und Variationskoeffizienten (cv %, n jeweils 10)

ART	KOPF		THORAX		ABDOMEN		FLÜGEL	
	Pollen	cv%	Pollen	cv%	Pollen	cv%	Pollen	cv%
<i>Eulaema nigrita</i>	169	191	356	264	15	135	87	147
<i>Euglossa</i> sp.	45	231	285	226	30	175	93	172
<i>Ceratina</i> sp.	17	175	23	137	40	156	29	80

In Abbildung 65 sind die entsprechenden Größen der Blüten und Bestäuber dargestellt. Als Durchmesser sind der Thoraxdurchmesser und, für die Blüten, der Durchmesser im Bereich der Narbe wiedergegeben. Als Länge wird bei den Bestäubern der Abstand der Rüsselspitze vom Thorax und bei der Blüte der Abstand der Antheren vom Blütenboden gezeigt.

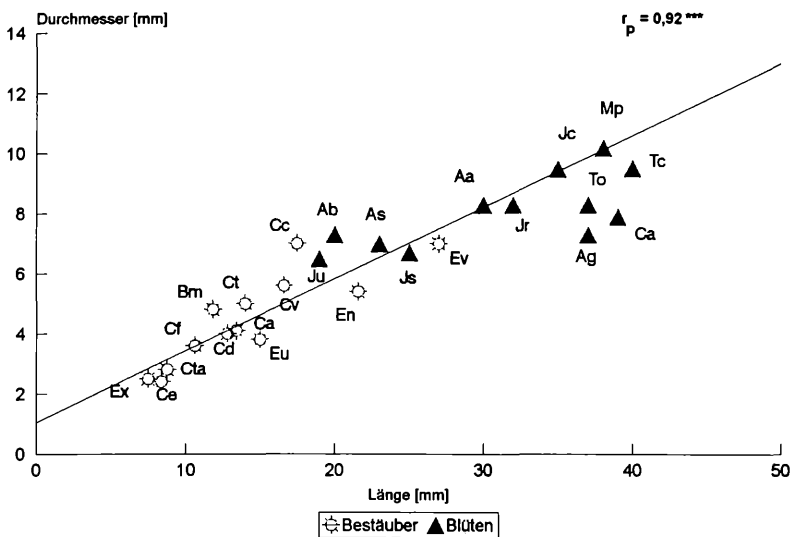


Abb. 65: Blüten und Bestäuber - Größenverhältnisse

Bei den großen Blüten von *Memora pedunculata*, *Tabebuia caraiba*, *Jacaranda caroba*, *J. rufa*, *Anemopaegma glaucum*, *A. arvense*, *T. ochracea* und *Cydistax antisiphilitica* ist es unwahrscheinlich, daß kleine Bienen wie *Ceratina* sp. oder kleine *Centris*-Arten effektive Bestäuber sein können. Allerdings sind frische Blüten von *Tabebuia*, *Cydistax antisiphilitica* und *Memora pedunculata* dorsal zusammengedrückt. Erst nach mehreren Besuchen nimmt die Blüte die hier wiedergegebenen

Durchmesser an. Die Bestäuber sind bei diesen Blüten vom *Cydista*-Typ außerdem meist größere Arten. Kleinere Arten (z.B. *Ceratina* sp.) haben nicht die Kraft, in frische Blüten dieser Arten einzudringen.

Die Blütenröhre der *Jacaranda*-Arten ist aufwärts gebogen, aber nicht abgeflacht. Die Bestäuber sind bei *Jacaranda caroba* zu einem Viertel kleinere Arten (überwiegend *Ceratina* sp.). Beide *Anemopaegma*-Arten werden überwiegend von kleineren Arten besucht. Zum Befruchtungserfolg dieser Blüten siehe auch Kapitel 4.3.1.

Die enge Korrelation der Rüssellänge mit dem Thoraxdurchmesser innerhalb der Gattung *Centris* und der Euglossinen ist wahrscheinlich auf Grundbaupläne innerhalb dieser Gruppen zurückzuführen. Diese erlauben keine größeren Abweichungen von den Relationen zwischen Rüssellänge und Thoraxdurchmesser. An der guten Übereinstimmung der Blütenmaße mit den Insektenmaßen (Abb. 65) läßt sich die Anpassung an sie als Bestäuber erkennen. In einer Regressionsrechnung ergab sich eine hoch signifikante lineare Beziehung zwischen Blüten- und Bestäubermaßen ( $y = 1,88 + 0,19x$ ,  $F = 120,9$ ,  $P \leq 0,00001$ ). Aus den bekannten Körpermaßen der Bestäuber läßt sich mit 84 prozentiger Sicherheit ( $r_p = 0,92^{***}$ ) die Relation der entsprechenden Blütenmaße bestimmen und umgekehrt.

#### 4.2.2 Phänologie und Bestäuber

Den Zusammenhang zwischen Bestäubern und Blühzeiten tropischer Pflanzen beschreiben u.a. JANZEN (1966), FRANKIE (1973), OPLER et al. (1976, 1980). Das gestaffelte und massive Auftreten der Blüten von *Tabebuia* und *Cybastax antisiphilitica* gegen Ende der Trockenzeit und die längere, zeitlich weniger festgelegte Blühphase der Sträucher bestätigt diese Untersuchungen. FRANKIE (1973) charakterisiert die Bestäuber der Bäume als opportunistisch und die der Sträucher als eher blütenkonstant. Im Cerrado ist das Besucherspektrum bei den Bäumen wesentlich größer als bei den Sträuchern. Zudem herrschen bei den Sträuchern *Euglossinae*-Bienen vor, die von JANZEN (1971) als blütenkonstant ("tripliner") bezeichnet werden. Bei den Bäumen treten viele *Centris*-Arten auf, die nur durch den Nektar angelockt werden. Andere Nahrung für die Blütenbesucher bieten die Bäume nicht. Die Weibchen dieser Bienen finden in den Blüten keinen Pollen für die Ernährung ihrer Brut. Die Bäume blühen zu einer Zeit, wenn viele Bestäuberarten gerade schlüpfen. Die Männchen der *Centris*-Arten erwarten die Weibchen dort, wo sich viele Blüten und die nötige Nahrung befinden. Sie selbst suchen nur Nektar, und außer den *Tabebuia*-Arten und *Cybastax antisiphilitica* blühten im Cerrado zu dieser Zeit keine anderen Bäume mit ähnlich vielen Blüten. Die drei Baumarten, und zum Teil auch *Jacaranda caroba*, bieten den Bestäubern zu dieser Jahreszeit damit eine exklusive, weithin sichtbare Nahrungsquelle mit reichem Nektarangebot. Pollen benötigen die opportunistischen Bestäuber zu dieser Zeit nicht.

Endogene Wachstums- und Konkurrenzbedingungen führen oft dazu, daß Blätter nicht erscheinen, bevor die letzten Blüten verschwunden sind (*Tabebuia*

*guyacan*, JANZEN 1966). Als Vorteile für das Blühen während der Trockenzeit nennt JANZEN (1966) u.a. den größeren Nahrungsbedarf der bestäubenden Insekten, die geringere Häufigkeit von Schädlingen, mehr Sonnenstunden und dadurch längere Aktivität der Bestäuber und bessere Sichtbarkeit der Blüten insbesondere bei Bestäubern mit territorialem Verhalten. Schädlinge konnten nur in der Regenzeit an den Früchten von *Arrabidaea brachypoda* und an den Blüten von *Jacaranda simplicifolia* (Heuschrecken) festgestellt werden. Raubwanzen, Krabbenspinnen und Gottesanbeterinnen, die die Bestäuber fingen, wurden ebenfalls nur in der Regenzeit bei den Sträuchern beobachtet.

Die Hauptbestäuber der Bäume (*Centris*) zeigen ein territoriales Verhalten. Würden diese Bäume ihre Blüten gleichzeitig mit den Blättern hervorbringen, verlor sie sicherlich ihre große Attraktivität. Andererseits ist es ökonomisch sinnvoll, dann zu blühen, wenn nach den ersten Regenschauern genug Wasser zur Verfügung steht (u.a. für den Nektar). Der schwach konzentrierte Nektar (Zuckergehalt zwischen 20 % und 30 %), den die Baumarten anbieten, entspricht den trockenen Witterungsverhältnissen und dem größeren Wasserbedarf der Bestäuber zu dieser Jahreszeit. Die geringen Nektarmengen führen zum Besuch von mehr Blüten und fördern so die Pollenverbreitung.

Unter dem Thema der Nischenproblematik behandelt GENTRY (1974, 1976) die Saisonalität des Blühens bei den Bignoniaceen und sagt für sympatrische "cornucopia"-Arten eine gestaffelte Blühzeit voraus. Allerdings fand er selbst zwei Arten, die gleichzeitig ihren Blühhöhepunkt hatten, und verwies darauf, daß es eine Liane und ein Baum seien. Nun sind zwar im Cerrado sowohl zwischen Bäumen und Sträuchern als auch unter den Sträuchern größere "Überlappungen" in der Blühzeit gefunden worden, doch zeigte eine genauere Untersuchung der Phänologie verschiedene Blümmuster. Diese Muster stellen mehr oder weniger Bestäubungsnischen dar. Die Parameter, die diese Muster bilden, sind Blühdauer einer Blüte, einer Pflanze und der Population, die Zahl der Blüten und Infloreszenzen pro Pflanze und die Dichte des Bestandes. Ein bedeutsamer Aspekt dieser Musterbildung ist die Langlebigkeit einer Blüte (PRIMACK 1985). Bei einigen der untersuchten Bignoniaceen muß aufgrund der langen nektarlosen Phase der Blüten ein Unterschied zwischen nektarproduzierenden und reinen "Attraktions"-Blüten ("excess flowers") gemacht werden. Blüten ohne Diskus, die überhaupt keinen Nektar bilden und reine Attraktionsblüten sein sollen (GENTRY 1990), finden sich auch bei manchen "big-bang"-Arten.

Für vier Arten sind in Abbildung 66 die offenen Blüten pro Pflanze und die daraus berechneten nektarproduzierenden Blüten pro Pflanze dargestellt. Die Bestäuberbesuche pro nektarproduzierende Blüte wurden aus den Bestäuberbesuchen pro Pflanze zum jeweiligen Blühstadium berechnet.

Wie zu erkennen, ändert sich die Wahrscheinlichkeit für eine frische nektarführende Blüte besucht zu werden mit dem Zeitpunkt ihres Aufblühens während der Blühphase der Pflanze. Die Besucherfrequenz ist immer dann am höchsten, wenn die Zahl der offenen Blüten hoch und die der nektarproduzierenden Blüten klein

ist. D.h., die Besucherfrequenz ist dann am größten, wenn die Differenz zwischen offenen und nektarproduzierenden Blüten am größten ist. Diese Differenz wiederum ist abhängig vom Verhältnis der nektarproduzierenden Phase zur nektarlosen Phase der Blüte. Je länger letztere ist, um so größer wird die Differenz. Die lange Blühzeit einer Blüte bei den Cerradobäumen ist darüberhinaus wesentlich für das "mass-flowering" (JANZEN 1971) verantwortlich und damit auch für die vielen Bestäuberbesuche opportunistischer Bienen.

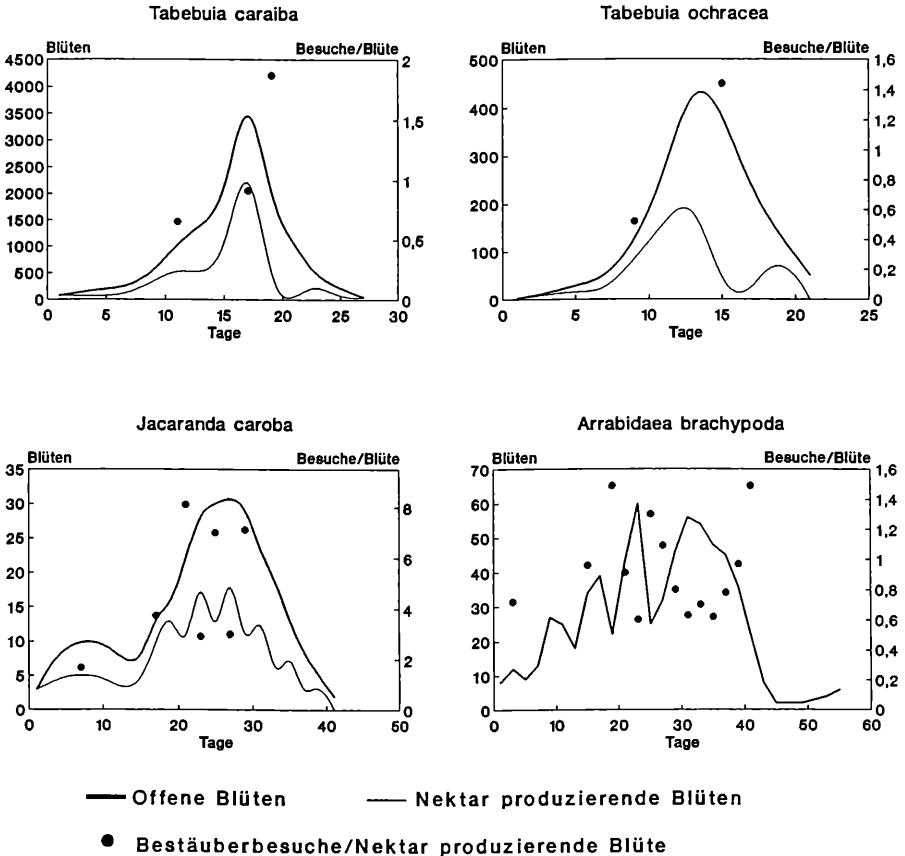


Abb. 66: Offene Blüten, frische Blüten und Besucherfrequenz pro frischer Blüte

Es ist möglich, daß die Bienen nur nektarführende Blüten besuchen, da die Attraktivität einer Blüte durch den Nektar bestimmt wird (KAUFFELD und SORENSEN 1971). Dazu müßten sie ältere Blüten von frischen unterscheiden können. Für das menschliche Auge sind ältere Blüten erkennbar und bei einigen Arten (*Tabebuia impetiginosa*, *T. rosea*, *T. caraiba*) treten Farbänderungen der Blüten auf. Bei den *Jacaranda*-Arten hat in diesem Zusammenhang möglicherweise das Staminodium



eine besondere Bedeutung (MORAWETZ 1982). Aus der Ferne sind diese Unterschiede aber nicht zu erkennen, so daß für die Fernanlockung (insbesondere der Bäume) die Zahl der offenen Blüten maßgeblich ist. Die Zahl der Bestäuber pro Pflanze ist abhängig von den weithin sichtbaren offenen Blüten pro Pflanze. Andererseits gibt es keine Hinweise, daß Bestäuber aus einigem Abstand die Menge oder Qualität des Nektars erkennen können und selektiv Blüten mit Nektar besuchen (PYKE 1981, PELEG und SHMIDA 1991).

Sollten die Bienen nicht zwischen nektarführenden und nektarlosen Blüten unterscheiden können, würde das die Pollenverbreitung fördern. Zum Zeitpunkt der größten Differenz zwischen nektarproduzierenden und "Attraktions"-Blüten ist die Wahrscheinlichkeit, auf leere Blüten zu treffen, am größten. Die Bienen würden dann eher die Pflanze wechseln, da sie bei geringerem und variablerem Nektarangebot ihre Flugdistanzen erhöhen. Auch die große Zahl der Besucher pro nektarführender Blüte an sich verbessert aber schon die Pollenverbreitung, da sich mehr Bienen den Nektar teilen und daher mehr Blüten aufsuchen müssen.

Neben der Konkurrenz mit anderen Individuen der Population und mit anderen Arten (HEINRICH und RAVEN 1972, HEINRICH 1981) ist bei den untersuchten Bignoniaceen auch das Blühmuster der Pflanzen wichtig für den Pollenaustausch. Durch die lange nektarlose Phase der Blüten wird das "mass flowering" der Bäume verstärkt, wodurch viele Bestäuber angelockt werden. Die Bestäuber werden gleichzeitig aufgrund der vielen Blüten ohne Nektar gezwungen, öfter die Pflanzen zu wechseln. Darüberhinaus vertreiben die angelockten aggressiven *Centris*-Männchen viele der anderen Bestäuber und fördern so den Pollenaustausch zwischen den Pflanzen.

#### 4.2.3 Bestäuber und Nektar

Die Blüten der untersuchten Bignoniaceen bieten den Bestäubern nur Nektar als Nahrung. Angewiesen auf Kreuzbestäubung und Nahrung, befinden sich die Pflanzen und ihre Bestäuber in einem "Interessenskonflikt". Die Pflanze muß dem Bestäuber im Rahmen ihrer physiologischen Kapazität genug Nektar anbieten, um ausreichend und konstant besucht zu werden. Sie darf aber nicht so viel Nektar produzieren, daß der Bestäuber keine andere Nahrungsquelle mehr benötigt (HEINRICH und RAVEN 1972, HEINRICH 1975, CARPENTER 1976). Dabei konkurrieren verschiedene Arten um Bestäubung. Die Bestäuber andererseits sollten bestrebt sein, ihre Nahrungsaufnahme zu optimieren, d.h. möglichst großen Nettoenergiegewinn zu erzielen.

Um das Nektarangebot der untersuchten Arten unter diesem Gesichtspunkt miteinander zu vergleichen, wurden die Nektarmengen frei zugänglicher Blüten ("standing crop") von neun Arten des Cerrado mit den mittleren Zuckerkonzentrationen des Nektars multipliziert. Nach einer Varianzanalyse ( $F = 5,2, P \leq 0,00001$ ) wurden die Mittelwerte dieser Arten mit dem Scheffé-Test auf homogene Gruppen untersucht (Tab. 14).

**Tab. 14:** Scheffé-Test des "standing crop" auf homogene Gruppen. Homogene Gruppen, d.h. Arten mit statistisch nicht zu differenzierenden Mittelwerten, sind durch gemeinsame "\*" (Spalten) gekennzeichnet.

ART	n	"STANDING CROP" [µg Zucker]	HOMOGENE GRUPPEN
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	40	0,12	*
<i>Cyristax antisiphilitica</i>	43	0,21	**
<i>Jacaranda caroba</i>	37	0,23	**
<i>Jacaranda rufa</i>	20	0,25	***
<i>Arrabidaea sceptrum</i>	35	0,30	***
<i>Tabebuia caraiba</i>	39	0,45	***
<i>Jacaranda ulei</i>	37	0,48	***
<i>Tabebuia ochracea</i>	17	0,52	***
<i>Anemopaegma glaucum</i>	36	0,54	**
<i>Memora pedunculata</i>	21	0,68	**
<i>Zeyhera digitalis</i>	40	0,72	**
<i>Jacaranda simplicifolia</i>	28	0,92	*

Eindeutig voneinander trennen läßt sich nach diesem Test nur das Nektarangebot von zwei Gruppen. Wenig Zucker (Energie) finden die Bestäuber bei *Arrabidaea brachypoda*, *Cyristax antisiphilitica*, *Jacaranda caroba*, *Jacaranda rufa* und *Arrabidaea sceptrum*. Sehr viel Energie (Zucker) bieten die Blüten von *Memora pedunculata*, *Zeyhera digitalis* und *Jacaranda simplicifolia*.

Das Nektarangebot ("standing crop" = sc) ist von der Nektarproduktionsrate (npr), von der Bestäuber/Blüten-Rate (p) und von der Zeit, die zwischen zwei Besuchen vergeht (t) abhängig:  $sc = t(npr)/p$  (PLEASANTS 1981, PLEASANTS und ZIMMERMAN 1983). Da die Nektarproduktionsrate bei *Jacaranda simplicifolia* (11,7 l pro Tag) mit der der anderen *Jacaranda*-Arten (11,4 l-*J. caroba*, 12,4 l-*J. ulei* und 11,3 l-*J. rufa*) vergleichbar ist, müßte der hohe "standing crop" auf einer niedrigen Besucherfrequenz (t/p) beruhen. Die Besucherfrequenz für *Jacaranda simplicifolia* beträgt pro Tag 0,4 Bestäuber/Blüte, bei den anderen *Jacaranda*-Arten sind die Werte 1,6, 1,6 und 1,3 Bestäuber/Blüte. Allerdings ist bei *J. ulei* der "standing crop"-Wert (2,4 l) größer als bei *J. caroba* (1,1 l) und *J. rufa* (1,4 l). Bei *Jacaranda caroba* und *J. rufa* entsprechen die gefundenen Werte, gleiche Nektarproduktion, gleiche Besucherfrequenz und daraus resultierend gleicher "standing crop", den aus der Formel hervorgehenden Beziehungen. Auch bei *J. simplicifolia* trifft dies zu, da das größere Nektarangebot ("standing crop") durch eine geringere Besucherfrequenz zu erklären ist. *J. ulei* blüht mit großen Abständen zwischen den einzelnen Pflanzen. Möglicherweise ist der höhere Wert beim Nektarangebot dadurch zu erklären, daß die Bestäuber weniger Blüten pro Pflanze absuchen und somit mehr Nektar zurücklassen.

Für *Memora pedunculata* mit großem Nektarangebot ("standing crop" = 2,4 l) und 1,4 Bestäuber/Blüte sind die Bestäuberfrequenzen etwa gleich groß wie bei *Jacaranda*, das gleiche trifft auch auf die Nektarproduktionsrate zu (12,1 l pro Tag). Für diese Art stimmen wie bei *Jacaranda ulei* die Werte nicht mit den nach der Formel erwarteten überein. *Memora pedunculata* wächst aber ebenfalls mit großen

Abständen zwischen den einzelnen blühenden Pflanzen. Die Bestäuber beider Arten sind "trapliner" und möglicherweise wird die Besucherfrequenz durch zufällige Besucher erhöht. "Trapliner" benötigen pro Blütenbesuch eine größere Nektarmenge, da sie weitere Strecken pro Blütenbesuch fliegen. Sie besuchen mehr Blüten pro Pflanze als andere Bestäuber, bevor sie weiterfliegen. Zufällige, andere Besucher von *Memora pedunculata* und *Jacaranda ulei* erhöhen zwar die Besucherfrequenz deutlich (die "trapliner" sind seltener), beuten aber nicht das ganze Nektarangebot aus, bevor sie weiterfliegen. Unterschiedliches Bestäuberverhalten bewirkt damit andere Werte für den "standing crop". Die Beziehung zwischen Nektarproduktion, Bestäuberfrequenz und "standing crop" müßte also zusätzlich das Bestäuberverhalten berücksichtigen.

*Zeyhera digitalis* wird von Kolibris bestäubt und hat eine höhere Nektarproduktionsrate (23 l pro Tag), bei einer geringeren Bestäuberfrequenz (pro Tag ca. 0,2 Bestäuber/Blüte). Bei dieser Art war der "standing crop"-Wert (4,8 l) ebenfalls höher. Wenige Kolibris entnehmen demzufolge mehr Nektar als die Bienen, und das mittlere Nektarangebot ist dementsprechend größer.

Beide *Arrabidaea*-Arten haben eine geringere Nektarproduktionsrate (9 l und 6 l pro Tag) als die bisher genannten Arten und zudem auch eine niedrigere Bestäuberfrequenz (pro Tag jeweils 0,5 Bestäuber/Blüte). Das mittlere Nektarangebot ("standing crop" = 0,6 l und 1,7 l) ist aber unterschiedlich. Bei *A. brachypoda*, die wie *Jacaranda caroba* und *J. rufa* in dichten Beständen blüht, ist das Bestäuberverhalten hinsichtlich der Zahl besuchter Blüten pro Pflanze ähnlich. Dementsprechend gering sind die Werte für den "standing crop". Die höheren Werte bei *A. sceptrum*, die in sehr großen Abständen blüht, sind auf das gleiche Verhalten der Bestäuber wie bei *Memora pedunculata* und *Jacaranda ulei* zurückzuführen.

Nach theoretischen Überlegungen von PLEASANTS und ZIMMERMAN (1983) sollen die Standardabweichung und die Durchschnittswerte des "standing crop" etwa gleich sein. In der Realität ist allerdings nach den gleichen Autoren die Standardabweichung meist etwas größer als der Mittelwert. In diesem Fall muß der Variationskoeffizient über 100 % betragen, was auch meist der Fall ist (Abb. 67).

Aus der Verteilung des "standing crop" ist aber noch mehr zu erkennen. Ist die Bestäuber/Blüten-Rate groß, wird die Verteilung stärker linksschief, im umgekehrten Fall verlagert sie sich mehr nach rechts. Die drei Arten, die die höchsten Werte beim "standing crop" aufweisen, lassen hier eine schlechtere Bestäuber/Blüten-Rate erwarten, was aber mit den Bestäuberfrequenzen nicht übereinstimmt. Daher muß die unterschiedliche Nektarproduktionsrate der Arten bei diesen Verteilungen berücksichtigt werden. Sie ist bei *Cybistax antisyphilitica*, *Zeyhera digitalis* und *Memora pedunculata* unterschiedlich groß. Unterschiedliche Bestäuber lassen unterschiedliche Mengen Nektar in den Blüten zurück. Dies könnte bei der kolibribestäubten *Zeyhera digitalis* eine Erklärung geben. *Cybistax antisyphilitica* und *Memora pedunculata* haben unterschiedliche Bestäuberspektren, und es scheint einleuchtend, daß zufällige Besucher zusammen mit dem selteneren "trapliner" (*Eulaema nigrita*) bei

*Memora pedunculata* mehr Nektar zurücklassen als die *Centris*-Arten bei *Cyblastax antisiphilitica* mit einer viel größeren Blütendichte.

Das Nektarangebot korreliert negativ mit der mittleren Flugdistanz der Bestäuber (PYKE 1978a, ZIMMERMAN 1982) und positiv mit der Zahl der Blüten, die pro Pflanze besucht werden (PYKE 1978a, HEINRICH 1979, MORSE 1980, WADDINGTON 1981, ZIMMERMAN 1982). Da größere und mittelgroße Bäume ein zehnt- bis hundertmal größeres Blütenangebot haben als Sträucher, müßten die Bestäuber bei ihnen weniger weite Strecken bis zur nächsten Blüte fliegen. Zudem würden sie mehr Blüten pro Baum besuchen und so die Pollenverbreitung reduzieren. Aufgrund der größeren Attraktivität dieser vielen Blüten finden sich aber mehr Besucher ein. Letztlich ist die Zahl der Bestäuber, die auf eine nektarproduzierende Blüte entfällt, ungefähr gleich groß (Bäume: 0,5 - 1,3, Sträucher: 0,4 - 2).

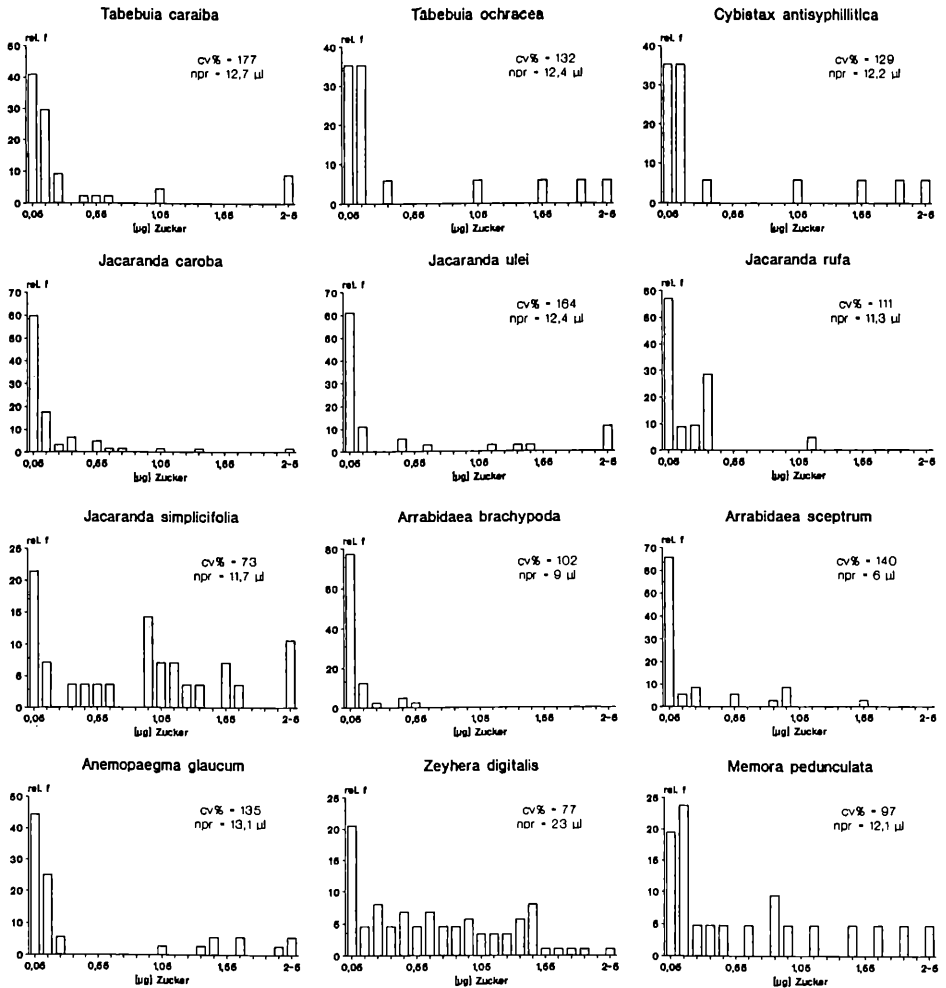


Abb. 67: Verteilung des Nektarangebots, "standing crop" (Zucker)

Die Wahrscheinlichkeit für eine Biene, in einer Blüte eine bestimmte Energiemenge (Zucker) zu finden, ist bei Bäumen und Sträuchern ungefähr gleich verteilt. 50 % der Werte liegen bei *Tabebuia caraiba*, *T. ochracea* und *Anemopaegma glaucum* unter 0,2 g Zucker pro Blüte. Bei den anderen Arten liegt die Hälfte der Werte unter 0,1 g Zucker, nur bei den drei schon erwähnten Arten, die eine andere Verteilung des "standing crop" aufweisen, finden die Bestäuber in mehr als der Hälfte der Blüten über 0,7 g Zucker. Eine ähnliche Verteilung des Nektars bewirkt ein ähnliches Verhalten der Bestäuber. Finden sie wenig Nektar, fliegen sie größere Distanzen bis zur nächsten Blüte, die sie besuchen. Finden sie viel Nektar, besuchen sie mehr Blüten an der gleichen Pflanze. Für die Pflanze ist das im Hinblick auf die Kreuzbestäubung entscheidend.

Die Bäume haben mehr Blüten, sind aber auch größer als die Sträucher. Beide bieten mit gleicher Häufigkeit ungefähr die gleiche Menge Nahrung (Energie) pro Blüte. Bei einem mittleren Baum (*Tabebuia caraiba*, *Tabebuia ochracea*, *Cyrtandra antisyphilitica*) sind auf etwa 150 - 200 frische Blüten (ca. 20 Infloreszenzen) in 10 m<sup>3</sup> - 15 m<sup>3</sup> Kronenvolumen etwa 280 cal verteilt. Das ergibt pro m<sup>3</sup> etwa 22 cal. Bei den Sträuchern mit ähnlicher "standing crop"-Verteilung (*Jacaranda caroba*, *Jacaranda ulei*, *Jacaranda rufa*, *Arrabidaea brachypoda*, *Arrabidaea sceptrum*, *Anemopaegma glaucum*) ergeben die Werte (ca. 15 frische Blüten [2 Infloreszenzen], 0,05 m<sup>3</sup> - 0,1 m<sup>3</sup> und ca. 22 cal) etwa 249 cal/m<sup>3</sup>. Das Kronenvolumen wurde geschätzt und stimmt mit den Relationen von Zylindervolumen und Blattflächen der Bäume und Sträucher überein. Für die Berechnung der Kalorien siehe HEINRICH (1975). Demnach steht einer zehnfach höheren Blütenzahl der Bäume eine zehnfach geringere Energiemenge pro Kronenvolumen gegenüber. Daraus folgt, daß die Bestäuber bei den Bäumen entsprechend längere Strecken fliegen müssen, um eine gleichwertige Nektarmenge aufzunehmen. Die Blüten sind aber nicht gleichmäßig über das Kronenvolumen verteilt, sondern in dichten Infloreszenzen angeordnet. Diese bilden eine funktionelle Einheit und die Bestäuber zeigen ein entsprechendes Verhalten. Sie fliegen, nachdem sie eine Blüte verlassen haben, nur kurz und dringen schnell in die nächste ein. Zwischen den Infloreszenzen fliegen sie jedoch größere Bögen und verlassen entweder die Pflanze oder besuchen eine andere Infloreszenz. Dabei sind sie jedoch häufig den "Angriffen" der *Centris*-Männchen ausgesetzt.

Für die gleiche Energie pro zurückgelegter Distanz, die sie bei einem Strauch erhalten, müßten die Bestäuber bei den Bäumen zwanzig Infloreszenzen absuchen. Das entspricht bei einem kleinen bis mittleren Baum ungefähr der Zahl der vorhandenen Infloreszenzen. Es wurde allerdings nie beobachtet, daß ein Bestäuber mehr als 2 bis 5 Infloreszenzen pro Baum absuchte. Angelockt durch die weithin sichtbaren Blüten der Bäume, finden die Bestäuber hier weniger Nahrung als bei den unscheinbareren Sträuchern. Die Nektarmenge, die eine der untersuchten Bignoniaceen anbietet, ist bestimmt durch die Zahl ihrer Blüten. Die Nektarmenge ist damit mit der Größe der Pflanze (relatives Alter, Zylindervolumen) korreliert. Die räumliche Verteilung der Nektarportionen, d.h. die Energiemenge pro zurückzule-

gender Flugstrecke, wird durch die Wuchsform der Arten bestimmt. Die gleiche Menge Nektar pro Blüte wird durch die andere Wuchsform der Bäume auf einen Raum verteilt, der für die Bienen energetisch gesehen dem Besuch mehrerer Sträucher entspricht.

### 4.3 Reproduktionserfolg (RE)

In der Evolution setzen sich die Arten durch, die sich erfolgreicher reproduzieren. Die Nachkommen der Pflanzen müssen selbst in die reproduktive Phase gelangen und sich ebenfalls reproduzieren. Dieser Zeitpunkt wäre nach der populationsgenetischen Literatur (SPERLICH 1973) der angemessene, um den Reproduktionserfolg (RE) der Elterngeneration zu bewerten. Bei den untersuchten Arten ist dies aus zeitlichen Gründen nicht möglich gewesen. Der RE hat aber noch eine andere Bedeutung. Unter dem Gesichtspunkt der Ökonomie ist es nicht möglich, uneingeschränkt viele potentielle Nachkommen (Samen) zu produzieren. Die K- und r-Strategien zeigen zwei mögliche Richtungen der Spezialisierung im Rahmen dieser begrenzten Möglichkeiten auf. Der RE kann als absolute Menge produzierter Samen oder Früchte (ASK) betrachtet werden. Diese haben aber bei einem r-Strategen weniger Bedeutung als bei einem K-Strategen. Daher ist ein relatives Maß, z.B. der Anteil in Samen (Früchte) umgewandelter Samenanlagen (Blüten), ein geeigneteres Maß. Die Samen/Ovuli- oder Frucht/Blüten-Raten berücksichtigen den betriebenen Aufwand und den Einfluß der jeweiligen "Strategie". Eine andere Möglichkeit den RE zu bewerten, besteht darin, die Zahl der Samen auf die beobachteten Bestäuberfrequenzen zu beziehen.

Die Hypothese der limitierenden Ressourcen besagt, daß die Biomasse der Früchte und Samen (ASK) durch die akkumulierten Photosyntheseprodukte und Nährstoffe (VAW) begrenzt wird (LLOYD 1980, STEPHENSON 1981, LEE und BAZZAZ 1982). Das Verhältnis zwischen Blüten, Früchten und Samen (RAW) zur vegetativen Biomasse (VAW) sollte sich daher innerartlich und zwischenartlich im gleichen Rahmen bewegen.

Beim interspezifischen Vergleich der Blüten-, Frucht- und Samengewichte lassen sich gute Korrelationen mit dem Zylindervolumen und dem Blattgewicht feststellen (Tab. 15). Die Relation zwischen RAW und VAW bleibt bei allen Arten einigermaßen konstant. Unabhängig von den Bestäubern und einer möglichen sexuellen Selektion scheinen alle Arten (insbesondere beim ASB, Blüten) einen durch ihre Ressourcen begrenzten Aufwand zu betreiben. Allerdings ist die Korrelation des ASK (Frucht- und Samengewicht) mit dem VAW weniger gut als beim ASB (Blütengewicht). Dies läßt eine unzureichende Bestäubung oder eine mögliche "sexuelle Selektion" (gametophytische Konkurrenz, selektive Samenabortion) vermuten.

**Tab. 15:** Korrelationskoeffizienten und Regressionsdaten zu vegetativem und reproduktivem Aufwand (alle 19 Arten, \*\*\* =  $\alpha \leq 0,01$ ; links oben die mathematische Form der Beziehung)

Y = a + X <sup>b</sup>	ZYLINDERVOLUMEN				BLATTGEWICHT			
	r	F	a	b	r	F	a	b
<b>Blütengewicht</b>	0,92	96,5***	0,48	2,93	0,91	79,6***	-0,18	-1,5
<b>Fruchtgewicht</b>	0,68	14,8***	0,29	1,93	0,68	14,4***	-0,51	1,2
<b>Samengewicht</b>	0,66	13,1***	-2,1	0,008	0,66	13,5***	-0,77	1,3

Entscheidend ist aber die exponentielle Form der Beziehung. Durch das Wachstum der Pflanzen entsteht eine exponentielle Größenzunahme (Gewichtszunahme) und aufgrund des Verzweigungsmusters auch eine exponentielle Zunahme der blütentragenden Sproßenden. Deshalb besteht trotz der guten Korrelation zwischen vegetativem Aufwand (VAW), reproduktivem Aufwand (ASB) und dem Reproduktionserfolg (ASK) ein großer Spielraum für unterschiedliche Blüten-, Frucht- und Samenmengen. Die Variabilität in einigen wachstumsbedingten Merkmalen wurde schon beschrieben. Davon abhängig ist die Variabilität des ASB (Blüten) und des ASK (Früchte, Samen) weniger durch Artgrenzen als durch Wuchsformen und Altersstruktur der Populationen bestimmt. Somit bleibt trotz der Begrenzung des Reproduktionserfolges (ASK) durch die pflanzlichen Ressourcen (VAW) bei den untersuchten Arten ein relativ großer Spielraum für mögliche Auswirkungen unzureichender Bestäubung oder "sexueller Selektion".

#### 4.3.1 Effektivität der Blütenbestäubung

Wird die Variabilität bestimmter Merkmale (z.B. Blütenmaße) durch funktionelle Zwänge eingeengt, gewinnt die Effektivität, mit der die Funktion erfüllt wird, eine größere Bedeutung. Die Abstimmung der Blütenmorphologie auf die Bestäuber und die P/O-Rate der Blüte sind für die Effektivität der Bestäubung bestimmend (CRUDEN und MILLER-WARD 1981, LERTZMAN und GASS 1983). Die Effektivität hat Einfluß auf die Zahl der Samen pro Frucht (S/O-Rate). Zum Teil ist die S/O-Rate aber auch von der Bestäuber/Blüten-Rate (Blütenbesuche) abhängig. Wieviele Besuche (potentielle Pollenmengen) eine Blüte erhält, ist von der "Attraktivität" der Gesamtpflanze abhängig. Möglicherweise reifen nur Blüten zur Frucht, bei denen eine bestimmte Mindestzahl Pollen nach gametophytischer Konkurrenz die Befruchtung herbeiführen. Die Zufälligkeiten des Pollentransfers in der Population und die "Attraktivität" einer Pflanze sind aber nicht geeignet, Anpassungen einer Blüte an die Bestäuber und die S/O-Rate zu erklären.

Die Blüten der untersuchten insektenbestäubten Arten sind sich alle sehr ähnlich. Die trichterartige Grundform erlaubt es Bienen verschiedener Größe und Rüssellänge, bis zum Nektar vorzudringen und die Bestäubung zu bewirken. Das

stellt eine Anpassung an Bestäubergrößen dar, die nicht in ihren absoluten Werten, wohl aber in ihren Relationen vorhersagbar sind (s. Kap. 4.2.1). Unterschiede im Blütenbau finden sich einmal im Grad der dorsoventralen Abflachung des Querschnitts der Kronröhre, im Bau des Staminodiums sowie im Krümmungsgrad der Kronröhre. Drei Gruppen von Blüten sind bei den Cerradoarten festzustellen (s. Abb. 8):

1. Flachovale, die Bestäuber müssen sich in frische Blüten hineinzwängen (*Tabebuia*, *Cyristax*, *Memora*)
2. Rundovale, die Bestäuber können gleich nach der Öffnung frei eindringen (*Arrabidaea*, *Anemopaegma*)
3. Gekrümmte, dazu gehören die Blüten der *Jacaranda*-Arten. Sie sind aufwärts gebogen, im Querschnitt rundoval und mit einem Staminodium versehen

Die kolibribestäubte Blüte von *Zeyhera digitalis* kommt als vierter Blütentyp mit anderen Bestäubern dazu. Die prozentualen S/O-Raten dieser vier Blütentypen wurden einer Varianzanalyse unterzogen. Es lassen sich signifikante Unterschiede im Bestäubungserfolg der insektenbestäubten Blütentypen erkennen (Tab. 16).

**Tab. 16:** Reproduktionserfolg verschiedener Blütentypen (Blütentyp s. Text), Scheffé-Test auf homogene Gruppen

BLÜTEN-TYP	S/O-RATE MITTELWERT	HOMOGENE GRUPPEN	F	SIGNIFIKANZ
3	37%		3 u. 2: 39,6	$P \leq 0,0000$
2	60%		2 u. 1: 34,5	$P \leq 0,0000$
1	78%		1 u. 3: 92,8	$P \leq 0,0000$
4	98%	*		

Die S/O-Raten der flachovalen insektenbestäubten Blüten und der kolibribestäubten Blüte von *Zeyhera digitalis* lassen sich nicht gegeneinander abgrenzen. Die höchsten S/O-Raten finden sich bei diesen beiden Blütentypen. Bei den flachovalen Blüten treten überwiegend große Bienen als Bestäuber auf, während bei den Straucharten mit rundlichovalen Blüten und bei *Jacaranda* überwiegend kleine Bestäuber beobachtet wurden. Bei diesen beiden Blütentypen besteht die Möglichkeit, daß kleine Bestäuber nicht vollständig mit dem Stigma in Kontakt kommen. Sie sind dementsprechend mehr auf größere Bienen angewiesen. Die Bäume, die aufgrund ihrer Phänologie ein größeres Spektrum an potentiellen Bestäubern anlocken, besitzen Blüten, die auch bei kleineren Bestäubern mit größerer Wahrscheinlichkeit bestäubt werden (s. Kap. 4.2.1).



### 4.3.2 Fruchtproduktion der Arten

Es ist vorstellbar, daß die Frucht/Blüten-Rate (F/B-Rate) durch die "Attraktivität" der Pflanzen bestimmt wird. Je mehr Bestäuber angelockt werden, um so mehr Blüten können bestäubt werden. Aus den bereits erwähnten Gründen können nicht alle Blüten zu Früchten reifen. Bei unsicherer Bestäubung sollten mehr Blüten zur Verfügung stehen ("excess flowers") als Früchte benötigt werden, auch um eine Auswahl unter möglicherweise zu viel befruchteten Blüten treffen zu können (s. Kap. 4.1.4).

Nach dem F/B-Verhältnis lassen sich die Arten des Cerrado ohne *Jacaranda rufo*, *J. simplicifolia* und *Zeyhera digitalis* in drei Gruppen aufteilen. Die F/B-Raten der Bäume lassen jeweils signifikante Unterschiede erkennen zu den Sträuchern mit mehr als 100 Blüten (*Jacaranda caroba*, *Arrabidaea brachypoda*, *A. sceptrum*, *Memora pedunculata*,  $F = 12,4$ ,  $P = 0,0009$ ) und mit weniger als 100 Blüten (*Jacaranda ulei*, *Anemopaegma glaucum*, *A. arvense*,  $F = 16,1$ ,  $P = 0,0002$ ). Auch zwischen den F/B-Raten der Sträucher mit mehr als 100 Blüten und mit weniger als 100 Blüten bestehen Unterschiede ( $F = 28,8$ ,  $P = 0,0000$ ). Die Mittelwerte sind für die Bäume 3,7 % ( $cv \% = 35$ ), für die Sträucher mit mehr als 100 Blüten 1,8 % ( $cv \% = 97$ ) und für die Sträucher mit weniger als 100 Blüten 22,1 % ( $cv \% = 67$  %). Das bedeutet, daß die Straucharten, die am wenigsten Aufwand betreiben um Bestäuber anzulocken, die höchste F/B-Rate erreichen.

*Jacaranda ulei* und *Anemopaegma arvense* betreiben, absolut und auf das Blattgewicht bezogen, sehr wenig Aufwand um Bestäuber anzulocken, und *Arrabidaea brachypoda*, die eine sehr niedrige F/B-Rate (0,9 %) hat, weist absolut und relativ gesehen einen sehr hohen ASB auf. Es gibt mehrere Möglichkeiten, dieses Ergebnis zu erklären. Die Quantität und/oder Qualität der Bestäubung könnte bei Arten mit vielen Blüten unzureichend sein. Andererseits ist es möglich, daß Arten mit mehr Blüten selektiver mit dem Pollen verfahren. Drittens könnten die vielen Blüten nicht der Fruchtbildung sondern der Pollenverbreitung dienen. Hinweise für die eine oder andere Erklärung sind in Tabelle 17 zusammengetragen.

Der Anteil der Samenanlagen einer Pflanze (S/OB), der zu Samen ausreift, ist innerhalb der Gattungen etwa gleich groß. Bei drei Gattungen (\*) ist aber die mittlere Blütenzahl pro Pflanze bei jeder Art unterschiedlich. Die S/OB-Rate einer Art ist ein entscheidendes Kriterium für den Reproduktionserfolg und sollte optimiert sein. Bei gleicher Effektivität der Blüte (S/O-Rate), aber geringerer Blütenzahl pro Pflanze müßte daher die Fruchtproduktion (F/B-Rate) erhöht werden, um eine vergleichbare Samenmenge (S/OB-Rate) zu produzieren. Dies ist bei den *Jacaranda*-Arten der Fall. Bei gleichem Bestäuberbesuch (P/B) wäre nur durch eine unterschiedliche Güte der ankommenden Pollen eine solch unterschiedliche F/B-Rate bei den beiden *Jacaranda*-Arten denkbar. Zwar unterscheiden sich die Bestandsdichten beider Arten, aber die Bestäuber sind in beiden Fällen hauptsächlich *Euglossa*-Arten. Daher ist ein unterschiedlicher Pollenfluß wenig wahrscheinlich. Die Bestäuber bieten daher nur bedingt einen Grund für unterschiedliche

Frucht/Bestäuber-Raten (F/P), obwohl möglicherweise der Pollentransfer bei *Jacランダ ulei* über größere Strecken erfolgt (s. Kap. 4.2.3).

Tab. 17: Reproduktionserfolg, Bestäuber pro Blüte und Blüten pro Pflanze  
(F = Frucht, B = Blüte, S = Same, O = Ovuli, P = Bestäuberbesuche)

ART	F/B%	S/O%	S/OB%	F/P%	P/B	B/Pflanze
<i>T. caraiba</i>	3,5	82,1	0,24	0,3	0,8	1641
<i>T. ochracea</i>	2,5	55,3	0,45	0,8	0,5	1008
<i>C. antisiphilitica</i>	5,1	99,0	4,89	3,9	1,3	1783
<i>J. caroba</i>	4,4	37,5	1,60	2,4	1,6	362 *
<i>J. ulei</i>	10,5	39,1	1,76	7,4	1,6	74 *
<i>A. brachypoda</i>	0,9	62,8	0,18	1,3	0,5	4383 *
<i>A. sceptrum</i>	0,6	45,2	0,27	0,7	0,5	301 *
<i>A. glaucum</i>	17,0	51,7	4,70	5,4	2,0	52 *
<i>A. arvense</i>	38,7	58,9	5,19	15,3	2,5	6 *
<i>M. pedunculata</i>	1,3	76,5	0,53	0,3	1,4	497

Bei den selbstkompatiblen *Anemopaegma*-Arten ist die Situation anders. Der Besuch mehrerer Blüten an einer Pflanze kann schon zu einer Befruchtung führen. Bei beiden Arten war die Abortionsrate der Früchte im Vergleich zu allen anderen Arten recht hoch. Zwar wurden die Beobachtungen nicht quantifiziert, aber die meisten der abortierten Früchte enthielten weniger Samen als reife Früchte. Diese beiden Arten haben die höchsten Frucht/Blüten-Raten, aber keine wesentlich größere Samenproduktion (S/OB) als *Cybistax antisiphilitica*. Aufgrund der Selbstkompatibilität sind bei *Anemopaegma* mit wenigen Blüten pro Pflanze hohe F/B-Raten möglich. Der Bestäuberbesuch (P/B) ist bei *Anemopaegma* am höchsten. Etwa viermal soviel Bestäuber wie bei *Tabebuia* oder *Arrabidaea* besuchen ihre Blüten. Pro Bestäuberbesuch entstehen bei *Anemopaegma* aber durchschnittlich 13 mal mehr Früchte (F/P) als bei *Tabebuia* oder *Arrabidaea*. Die Blüten von *Tabebuia* werden dagegen besser bestäubt (S/O) und die von *Arrabidaea* etwa gleich gut. Die höhere Bestäubereffektivität bei *Anemopaegma* läßt sich nur dadurch erklären, daß die Blüten mit Pollen der gleichen Pflanze befruchtet werden können.

Für Pionierpflanzen wie die beiden *Anemopaegma*-Arten ist es sinnvoll, möglichst viele Samen zu produzieren. Bei geringer Blütenzahl und mehr oder weniger festgelegter S/O-Rate der Blüten kann dies nur durch eine Erhöhung der F/B-Rate geschehen. Aufgrund der Korrelation der Blütenzahlen (ASB) mit der vegetativen Biomasse (VAW) ist es diesen Arten nicht möglich die Blütenzahlen pro Pflanze wesentlich zu erhöhen. Daher haben beide *Anemopaegma*-Arten nicht die Möglichkeit, aus einer größeren ankommenden Pollenmenge auszuwählen. Um die Samenzahl trotzdem zu erhöhen muß eigener Pollen kompatibel sein. Bei den

Bignoniaceen ist die Selbstinkompatibilität im Gegensatz zu den beiden *Anemopaegma*-Arten sonst das vorherrschende Fortpflanzungssystem (GENTRY 1990).

Bei *Tabebuia ochracea* ist die Samenausbeute (S/OB) doppelt so groß wie bei *T. caraiba*. Bei niedrigerer Fruchtproduktion (F/B) und weniger Bestäuberbesuchen (P/B) ist die Fruchttrate pro Bestäuberbesuch (F/P) höher. Von den vielen Ovuli pro Blüte werden bei *T. ochracea* weniger befruchtet (S/O). Möglicherweise werden bei dieser Art die Früchte auch reif, wenn relativ weniger Samen entwickelt sind. So wäre die höhere S/OB-Rate erklärbar.

Wie GENTRY (1990) behauptet, stellt die phänologische Variabilität der Bignoniaceen eine wichtige Möglichkeit dar, sich Nischen zu schaffen. Die 15 bis 20 Arten, die er für jede Vegetationsform vorhersagt, können durch Einnischung der Konkurrenz um Bestäubung entgehen. Neben saisonalen Nischen und den verschiedenen Blühtypen GENTRY's finden sich im Cerrado weitere Blühverlaufstypen, die als Zwischenformen betrachtet werden können. Sie sind durch Wuchsformen, Verzweigungsmuster der Infloreszenzen und Blühdauer einzelner Blüten begründet. Eine Entwicklungsreihe von sehr vielen langlebigen Blüten bei Bäumen über viele bis wenige kurzlebige Blüten bei Sträuchern kann festgestellt werden. Die Langlebigkeit der Blüten beeinflusst den Blühverlauf stark und ist mit der Wuchsform korreliert. Die Dauer der Nektarproduktion im Zusammenspiel mit der Langlebigkeit der Blüten bestimmt die Wahrscheinlichkeit in den Blüten Nektar zu finden. Bei Arten mit größerem Blütenangebot werden die Bestäuber mit weniger Nektar pro zurückzulegender Flugstrecke belohnt. Die deshalb zurückgelegten weiteren Verbreitungsdistanzen sichern die Fremdbestäubung. Größere Bestäuber fliegen weitere Strecken, da sie mit mehr Nektar pro Blüte belohnt werden (PELEG und SHMIDA 1991). Im extremen Fall mit sehr wenigen Blüten kann es bei *Anemopaegma* zu einer Änderung des bei den Bignoniaceen sonst üblichen Kompatibilitätssystems kommen. So ist selbst bei wenigen Bestäubern die Befruchtung gesichert.

Aufgrund der ausreichenden Bestäubung kann die Samenzahl pro Pflanze oder der Reproduktionserfolg letztendlich von der Pflanze bestimmt werden. Sie ist in der Lage unter den Pollen zu selektieren. Der Reproduktionserfolg der Pflanze kann als Selektionskriterium betrachtet werden und erweist sich bei den 12 insektenbestäubten Arten je nach Blickwinkel als unterschiedlich. Die Zahl der pro Samenanlage der Pflanze produzierten Samen liegt jedoch in engeren Grenzen als andere relative Maße.

Darüber hinaus ist der Reproduktionserfolg (Weitergabe der genetischen Information) über die Pollenverbreitung vom Reproduktionserfolg durch Samenproduktion zu trennen. Die Pollenverbreitung spielt bei Individuen mit sehr vielen Blüten insbesondere bei Arten mit "mass flowering" eine größere Rolle als bei Individuen mit wenigen Blüten. Die Ergebnisse unterstützen die Hypothese der sexuellen Selektion und der Dichotomie in der optimalen Blütenzahl für die weibliche und für die männliche Funktion der Blüte (DOUST und DOUST 1988). Diese Dichotomie führt bei den Bignoniaceen mit sehr vielen Blüten zu einem unter-

schiedlichen Reproduktionsverhalten in verschiedenen Lebensphasen. Junge Bäume produzieren relativ mehr Früchte (Samen) und ältere Bäume verbreiten mehr Pollen. Letztere haben somit wahrscheinlich einen größeren Reproduktionserfolg durch Pollenverbreitung, sicher aber einen Konkurrenzvorteil gegenüber jüngeren Individuen derselben Art.

Die Hypothese der limitierenden Ressourcen (s. WILLSON 1983) läßt sich nur teilweise bestätigen, da bei den Korrelationen der Blüten (ASB) und Früchte (ASK) mit der vegetativen Biomasse (VAW) von einer logarithmischen Verteilung der zugrundeliegenden Parameter ausgegangen werden muß.

## 5. Zusammenfassung

In der näheren Umgebung der brasilianischen Hauptstadt Brasilia wurden von Juni 1986 bis September 1987 19 Bignoniaceen-Arten reproduktionsbiologisch untersucht. Die Bäume und Sträucher aus 9 Gattungen lassen im Cerrado einen reproduktiven Aufwand (RAW) erkennen, der in einem gleichbleibenden Verhältnis zur vegetativen Biomasse (VAW) steht. Bei allen untersuchten Arten nehmen die vegetative Biomasse und der reproduktive Aufwand mit dem Alter der Individuen im gleichen, exponentiellen Maß zu.

Der Aufwand für die Reproduktion kann in einen Aufwand für die Blüten und einen Aufwand für die Früchte (Samen) untergliedert werden. Ersterer dient der Sicherung der Bestäubung (ASB) durch Attraktion der Bestäuber und letzterer der Samenausbreitung und -keimung (ASK). Der ASB ist bei allen untersuchten Arten enger mit der vegetativen Biomasse korreliert als der ASK. Da die vegetative Biomasse der Pflanzen mit ihrem Alter zunimmt, gewinnt das Alter eines Individuums und die Altersstruktur der Population für die Reproduktion und insbesondere für die Bestäubung der untersuchten Bignoniaceen an Bedeutung. Mit dem Alter der Pflanzen nimmt das Blütenangebot zu und davon abhängig steigt auch die Zahl der Bestäuberbesuche, die eine Pflanze erhält. Sowohl auf Artebene als auch zu verschiedenen Zeiten der Blühphase ist die Bestäuberfrequenz hauptsächlich vom Blütenangebot abhängig. Die Pollenverbreitung einer Pflanze wird, durch die Abhängigkeit der Bestäuberfrequenz vom Blütenangebot, daher im wesentlichen durch ihr Alter, d.h. durch ihre Ressourcen, die in die Blütenproduktion einfließen können, beeinflusst.

Jede der untersuchten Arten produziert ihrer vegetativen Biomasse (VAW) entsprechend viel Frucht- und Samenmasse (ASK). Das gilt aber, anders als beim ASB (Blüten), nur auf Artebene. Innerhalb der Populationen produzieren jüngere Pflanzen mit wenig vegetativer Biomasse (VAW) und wenigen Blüten (ASB) relativ mehr Früchte (ASK) als ältere. Auf Artebene wird das unterschiedliche Blütenangebot und der daraus resultierende unterschiedliche Bestäuberbesuch pro Pflanze insoweit ausgeglichen, als jede Art, ihrer vegetativen Biomasse entsprechend, ungefähr gleich viel Samenmasse ausbildet. Auf Populationsebene ist die

Samenproduktion aber nicht mit der vegetativen Biomasse und dem Blütenangebot korreliert.

Größere Individuen der Arten, die sehr viele Blüten ausbilden können, haben, aufgrund der höheren Bestäuberfrequenzen pro Pflanze, mehr Anteil am Pollen-transfer innerhalb der Population als kleinere Individuen. Da kleinere Pflanzen aber relativ mehr Samen produzieren, kann von zwei verschiedenen Lebensphasen bezüglich der Reproduktion dieser Arten ausgegangen werden. Bei jungen Pflanzen haben die Blüten mehr Bedeutung für die Samenproduktion, und bei größeren Pflanzen haben sie mehr Bedeutung für die Pollenverbreitung. Bei großen Individuen mit sehr viel Blüten ("excess flowers") und relativ wenigen Früchten wird die genetische Information vermehrt durch die Pollen an die nächste Generation weitergegeben und bei kleineren vermehrt durch die Samen.

Dem Blütenbau entsprechend sind die Bestäuber von 17 der 19 Arten mittelgroße bis große Bienen. Die Übereinstimmung der Blütendimensionen mit den für die Bestäubung entscheidenden Körpermaßen der Bestäuber konnte durch eine sehr enge Korrelation bestätigt werden. Die Blüten der Bäume werden überwiegend von großen *Centris*-Arten besucht, die ein territoriales Verhalten zeigen. Die Bestäuber der Sträucher mit vielen Blüten sind teilweise kleine *Centris*-Arten und teilweise Euglossine Bienen mit "trapliner"-Verhalten. "Trapliner" besuchen auf einer mehr oder weniger festgelegten täglichen Route regelmäßig bestimmte Pflanzen. Bei Sträuchern mit sehr wenigen Blüten überwiegen diese Bestäuberarten. Die *Centris*-Arten sind in ihrem blütenrelevanten Verhalten dagegen opportunistisch.

Durch phänologische Merkmale wird eine Konkurrenz der jeweiligen Arten um die Bestäubung vermindert. Zum einen erfolgt der Blühbeginn der Arten jahreszeitlich gestaffelt, und zum anderen treten bei Bäumen und Sträuchern unterschiedliche Blühweisen auf. Die Blühweise wird bei den untersuchten Bignoniaceen durch das Alter der Individuen und durch die jeweilige Wuchsform (Verzweigungsform) bestimmt. Das Alter (vegetative Biomasse) beeinflusst die Zahl der Blüten, die in einer bestimmten Zeitspanne blühen. Je mehr Blüten ein Baum ausbildet, umso schneller verändert sich sein Blütenangebot. Durch längere Lebensdauer der Blüten und durch stärkere Verzweigung der Infloreszenzen kann eine Geschwindigkeit dieser Veränderungen bei den Baumarten erhöht werden. Entsprechend zu diesen Unsicherheiten im Blütenangebot der Bäume verhalten sich ihre Bestäuber opportunistisch.

Die Sträucher zeigen bei flexiblerer Wuchsform eine größere Zahl unterschiedlicher Blühweisen als Bäume. Einzelne Infloreszenzen können unabhängig voneinander aufblühen und so über längere Zeit das Blütenangebot aufrechterhalten. Die kürzere Lebensdauer der Blüten bewirkt bei Sträuchern mit vielen Blüten trotzdem ein täglich anderes Blütenangebot. Dementsprechend verhalten sich ihre Bestäuber opportunistisch. Zusätzlich treten aber auch "trapliner" auf.

Für die Bestäuber sind die Nektarmengen, die sie beim Besuch einer Pflanze erwarten können, entscheidend für ihre Flugstrecke. Bei den Bäumen mit Blüten von

langer Lebensdauer und kurzer Nektarproduktion muß daher zwischen Blüten- und Nektarangebot unterschieden werden. Viele offene Blüten, die keinen Nektar produzieren, locken viele Bestäuber an, führen aber dazu, daß diese die Pflanze schneller wieder verlassen. Dadurch wird die Pollenverbreitung gefördert. Bei Sträuchern mit sehr wenigen Blüten, die so lang Nektar produzieren wie sie blühen, ist der Bestäuberbesuch pro Pflanze gering. Daher finden die Bestäuber bei ihnen mit größter Wahrscheinlichkeit mehr Nektar als bei den Bäumen und Sträuchern mit vielen Blüten. Ein weiterer Unterschied zwischen Bäumen und Sträuchern besteht im "Energieangebot" (Nektar) bezogen auf die Flugstrecke, die die Bestäuber zurücklegen müssen. Pro Flugstrecke erhalten die Bestäuber bei den Bäumen durchschnittlich zehnmal weniger Energie als bei den Sträuchern. Als Bestäuber der Sträucher treten demzufolge auch "tripliner" mit höheren energetischen Ansprüchen auf.

Diese bisher genannten phänologischen Merkmale zusammen führen zu einer Aufteilung der möglichen Bestäuber auf die jeweiligen Arten und daher zu einer verminderten Konkurrenz um die Bestäubung. Einer Vermischung mit Pollen anderer Arten wirkt aber auch eine unterschiedliche Plazierung der Antheren und Narben in der Blüte entgegen. Der Pollen wird bei den meisten Arten von den Antheren (Narben) an (von) unterschiedlichen Stellen auf dem Körper der Bestäuber deponiert (aufgenommen). So kann vor allem eine Fehlbelegung der Narben mit artfremden Pollen verringert werden, und die eigenen Pollen erreichen mit größerer Wahrscheinlichkeit arteigene Narben.

Der Reproduktionserfolg (Samenproduktion), der auf Artebene mit der vegetativen Biomasse korreliert, wird durch die Effektivität der Bestäubung der Blüten und durch die Zahl der befruchteten Blüten bestimmt. Die verschiedenen Blütentypen der insektenbestäubten Arten weisen eine statistisch absicherbare, unterschiedliche Effektivität auf. Bei Arten mit wenigen Blüten und geringer Effektivität derselben muß daher die Fruchtproduktion höher sein, wenn eine entsprechende Samenproduktion sichergestellt werden soll. Bei Arten mit sehr wenig Blüten tritt zur Sicherung einer ausreichenden Samenproduktion Selbstkompatibilität auf. Dieses Fortpflanzungssystem ist für Bignoniaceen sonst nicht üblich.

Der Reproduktionsaufwand und der Reproduktionserfolg sind bei den untersuchten Bignoniaceen abhängig von der vegetativen Biomasse und damit altersabhängig. Trotz unterschiedlichem Blühaufwand, gleichem potentiellen Bestäuberkreis und sich teilweise überschneidender Blühzeiten können die verschiedenen Bignoniaceen durch Nischenbildung ihre Reproduktion sicherstellen. Die Nischen entstehen aus dem Zusammenspiel der Blütenmerkmale mit phänologischen Merkmalen, die auf dem Alter der Individuen und der Wuchsform basieren. Innerartlich bewirkt der Konkurrenzvorteil von älteren Individuen, bezüglich der Pollenverbreitung, eine "Aufgabenteilung" in der Population in der Weise, daß jüngere Pflanzen relativ mehr Samen produzieren und ältere mehr als Pollendonatoren fungieren.

## Summary

19 species of the *Bignoniaceae* were examined in respect to their reproduction biology between 1986 and 1987 near the Brazilian capital Brasilia. The trees and shrubs belonged to 9 genera and displayed a reproductive effort (RAW), which remained in a constant proportion to vegetative biomass (VAW). In all species studied RAW and VAW increased with advancing age to an exponential extent.

RAW can be subdivided in a) an effort for flowering and b) an effort for bearing fruits (seeds). The first serves the pollination security (ASB), the latter enhances the dispersion of seeds and their germination (ASK). ASB is more closely linked to VAW than ASK. Distribution of pollen is therefore depending on the age of the individual, because older specimens develop more flowers and attract more pollinators. The dependence of ASK from VAW is only constant at the level of species. Within populations, younger plants with small VAW and few flowers (ASB) develop more fruit (ASK) than older ones.

Tall individuals, which can produce an abundance of flowers, possess a higher part in pollen transfer. Therefore, their genetic information is transferred to the next generation by pollen, whereas smaller plants transfer theirs by seeds.

Depending on the morphology of flowers, 17 of the 19 genera are pollinated by medium-sized and large bees. A close correlation between the dimensions of the flowers and the size of the pollinators could be confirmed. The flowers of the trees are visited mostly by large *Centris*-species, which show territorial behaviour. Shrubs, which develop many flowers, are pollinated by small *Centris*-species and partly by euglossine bees, which display "tripliner" behaviour. "Tripliners" have a daily visiting routine. Shrubs with few flowers are mostly pollinated by "tripliners".

Competition for pollination is prevented by phenology. The start of flowering is timed and trees and shrubs display different ways of flowering. Although within shrubs the duration of flowers is shorter the abundance permits a daily changing supply with flowers. Amount of nectar and sugar concentration determine the flight route of the pollinators. All these phenological characters cause a distribution of pollinators to the different species and prevent competition.

Reproductive success (production of seeds, RE) is determined by the effectivity of pollination and the number of fertilized flowers. Species with few flowers and small effectivity of pollination therefore need sufficient seed production. To assure this, self-compatibility occurs. RAW and RE depend on VAW and are therefore due to age. The studied *Bignoniaceae* assured their reproduction by the creation of niches.

## 6. Literaturverzeichnis

- ARROYO, M.T.K., 1973: Chiasma frequency evidence on the evolution of autogamy in *Limnanthes floccosa* (*Limnanthaceae*). - *Evolution* **27**: 679-688.
- BAWA, K.S., BEACH, J.H., 1981: Evolution of sexual systems in flowering plants. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 254-274.
- BAWA, K.S., BEACH, J.H., OPLER, P.A., 1975: Dioecism in tropical forest trees. - *Evolution* **29**: 167-179.
- BAWA, K.S., BEACH, J.H., WEBB, C.J., 1984: Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. - *Amer. J. Bot.* **71**: 736-751.
- BAZZAZ, F.A., REEKIE, E.G., 1985: The meaning and measurement of reproductive effort in plants. - Academic Press, London.
- BELL, G., 1980: The costs of reproduction and their consequences. - *Am. Nat.* **116**: 45-76.
- BERTIN, R.I., 1986: Consequences of mixed pollinations in *Campsis radicans*. - *Oecologia* **70**: 1-5.
- BERTIN, R.I., 1988: Paternity in plants. - In DOUST, I.L., DOUST, L.L., (Eds.): *Plant reproductive ecology: Patterns and strategies*. - Oxford Univ. Press, Oxford.
- BERTIN, R.I., 1990: Effects of pollination intensity in *Campsis radicans*. - *Amer. J. Bot.* **77**: 178-187.
- BIERZYCHUDEK, P., 1981: Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Amer. Nat.* **117**: 837-840.
- BLOOM, A.J., CHAPIN, F.S., MOONEY, H.A., 1985: Ressource limitation in plants. An economic analogy. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 363-392.
- BORCHERT, R., 1983: Phenology and control of flowering in tropical trees. - *Biotropica* **15**: 81-89.
- BORCHERT, R., 1986: Classification, distribution and ecological adaptations of *Tabebuia* species. - In HALEVY, A.H., (Ed.): *CRC handbook of flowering*, Vol. **5**. - CRC Press, Boca Raton, Florida.
- CAMARGO, J.M.F., GOTTSBERGER, G., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., 1984: On the phenology and flower visiting behavior of *Oxaea flavescens* (*Oxaeinae, Andrenidae, Hymenoptera*) in São Paulo, Brazil. - *Beitr. Biol. Pflanzen* **59**: 159-179.
- CARACO, T., MARTINDALE, S., WHITTAM, T., 1980: An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. - *Anim. Behav.* **28**: 820-830.
- CARPENTER, F.L., 1976: Plant-pollinator interactions in Hawaii: Pollination energetics of *Metrosideros collina* (*Myrtaceae*). - *Ecology* **57**: 1125-1144.



- CHARNOV, E.L., 1979: The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. - *Am. Nat.* **113**: 465-480.
- CHARNOV, E.L., 1982: The theory of sex allocation. - Princeton Univ. Press, Princeton.
- CHARNOV, E.L., BULL, J.J., 1986: Sex allocation, pollinator attraction and fruit dispersal in cosexual plants. - *J. Theor. Biol.* **118**: 321-325.
- CHARNOV, E.L., SMITH, M.S., BULL, J.J., 1976: Why be a hermaphrodite? - *Nature* **263**: 125-126.
- COLLISON, C., 1973: Nectar secretion and how it effects the activity of honey bees in the pollination of hybrid pickling cucumbers, *Cucumis sativa*. - MS Thesis Michigan State Univ.
- COUTINHO, L.M., 1976: Contribuição ao conhecimento do papel ecologico das queimadas na floração de especies do cerrado. - Tese Dpto. Bot. USP, São Paulo.
- COUTINHO, L.M., 1980: As queimadas e seu papel ecologico. - *Brasil Florestal* **10**: 7-23.
- CRUDEN, R.W., 1973: Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* (*Nyctaginaceae*). - *Am. J. Bot.* **60**: 802-809.
- CRUDEN, R.W., 1976: Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. - In BURLEY, J., STYLES, B.T., (Eds.): *Tropical trees*. - Academic Press, London.
- CRUDEN, R.W., 1977: Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. - *Evolution* **31**: 32-46.
- CRUDEN, R.W., MILLER-WARD, S., 1981: Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: An hypothesis. - *Evolution* **35**: 964-974.
- CRUDEN, R.W., SUTHERLAND, S., DELPH, L.F., 1976: Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. - In BURLEY, J., STYLES, B.T., (Eds.): *Tropical trees*. - Academic Press, London.
- DOUST, J.L., 1980: Experimental manipulation of patterns of resource allocation in the growth cycle and reproduction of *Smyrniun olusatrum*. - *J. Linn. Soc. Biol.* **13**: 155-166.
- DOUST, J.L., DOUST, L.L., 1988: Sociobiology of plants: an emerging synthesis. - In DOUST, J.L., DOUST, L.L., (Eds.): *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. - Oxford Univ. Press, Oxford.
- EHRlich, P.R., GILBERT, L.E., 1973: Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. - *Biotropica* **5**: 69-82.
- EITEN, G., 1963: Habitat flora of Fazenda Campininha. I. - In FERRI, M.G., (Ed.): *Simpósio sobre o cerrado*. - Blücher, São Paulo.

- EITEN, G., 1972: The cerrado vegetation of Brazil. - Bot. Rev. **38**: 201-341.
- EITEN, G., 1978: Delimitation of the cerrado concept. - Vegetatio **36**: 169-178.
- EITEN, G., 1982: Brazilian "Savannas". - In: Ecology of Tropical savannas. - Springer, Berlin.
- ESTES, J.R., THORPE, R.W., 1975: Pollination ecology of *Pyrrhopappus carolinanus*. - Am. J. Bot. **62**: 148-159.
- FEINSINGER, P., MURRAY, K.G., KINSMAN, S., BUSBY, W.H., 1986: Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. - Ecology **67**: 449-464.
- FERRI, M.G., 1944: Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. - Bolm Fac. Filos. Cienc. Univ. São Paulo **41**, Bot. **4**: 159-224.
- FERRI, M.G., 1955: Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. - Bolm Fac. Filos. Cienc. Univ. São Paulo **195**, Bot. **12**: 1-170.
- FERRI, M.G., 1961: Aspects of the soil-water-plant relationships in connection with some Brazilian types of vegetation. Tropical soils and Vegetation, 103-109. - UNESCO Symp. Madrid.
- FERRI, M.G., 1963: Historico dos trabalhos botanicos sobre o cerrado. Simposio sobre o cerrado. - Univ. São Paulo.
- FERRI, M.G., 1971: Modificação do habito floral de *Cochlospermum regium* (MART.) PILGER. III. Simposio sobre o cerrado. - Univ. São Paulo.
- FRANKIE, G.W., 1973: Coevolution of Animals and plants. - In GILBERT, L.E., RAVEN, P.H., (Eds.): Symp. Syst. Evol. Biol. - Univ. Texas Press, Austin.
- GENTRY, A.H., 1974: Coevolutionary patterns in Central American *Bignoniaceae*. - Ann. Mo. Bot. Gard. **61**: 728-759.
- GENTRY, A.H., 1976: *Bignoniaceae* of southern Central America: Distribution and ecological specificity. - Biotropica **8**: 117-131.
- GENTRY, A.H., 1980: *Bignoniaceae* Part I. - In: Flora Neotropica Monograph **25**: 1-130.
- GENTRY, A.H., 1986: An overview of neotropical phytogeographic patterns with an emphasis on Amazonia. - An. 10 Simposio do Tropicico Umido **2**: 19-35.
- GENTRY, A.H., 1988: Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. - Ann. Missouri Bot. Gard. **75**: 1-34.
- GENTRY, A.H., 1990: Evolutionary patterns in Neotropical *Bignoniaceae*. - Mem. New York Bot. Gard. **55**: 118-129.
- GIBBS, P.E., MILNE, C., CARILLO, M., 1975: Correlation between the breeding systems and recombination index in five species of Senecio. - New Phytol. **75**: 619-626.

- GOLDMAN, D.A., WILLSON, M.F., 1986: Sex allocation in functionally hermaphroditic plants: A review and critique. - *Bot. Rev.* **52**: 157-194.
- GOODLAND, R., POLLARD, R., 1973: The Brazilian Cerrado vegetation: A fertility gradient. - *J. Ecol.* **61**: 219-224.
- GOTTSBERGER, G., 1986: Some pollination strategies in Neotropical savannas and forests. - *Pl. Syst. Evol.* **152**: 29-45.
- GOTTSBERGER, G., MORAWETZ, W., 1986: Floristic, structural and phytogeographical analysis of the savannas of Humaita (Amazonas). - *Flora* **178**: 41-71.
- GRANT, V., 1949: Pollinating systems as isolating mechanisms. - *Evolution* **3**: 82-97.
- GRANT, V., 1952: Isolation and hybridization between *Aquilegia tormosa* and *A. pubescens*. - *Aliso* **2**: 341-359.
- GREEN, R.F., 1980: Bayesian birds: A simple example of Oaten's stochastic model of optimal foraging. - *Theor. Popul. Biol.* **18**: 244-256.
- HAINSWORTH, F.R., WOLF, L.L., MERCIER, T., 1985: Pollen limitation in a mono-carpic species, *Ipomopsis aggregata*. - *J. Ecol.* **73**: 263-270.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A., TOMLINSON, P.B., 1978: Tropical trees and forests. An architectural analysis. - Springer, Berlin.
- HEINRICH, B., 1975: Energetics of pollination. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **6**: 139-170.
- HEINRICH, B., 1979: Ressource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. - *Oecologia* **45**: 10-17.
- HEINRICH, B., 1981: The energetics of pollination. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 370-378.
- HEINRICH, B., RAVEN, P.H., 1972: Energetics and pollination ecology. - *Science* **176**: 597-602.
- HEITHAUS, E.R., 1974: The role of plant pollinator interactions in determining community structure. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* **61**: 675-691.
- HERINGER, E.P., BARROSO, G.M., RIZZO, J.A., RIZZINI, C.T., 1977: A flora do cerrado. - In FERRI, M.G., (Ed.): Simposio sobre o cerrado. - Editora Univ. São Paulo.
- HUBER, O., 1982: Significance of savanna vegetation in the Amazon territory of Venezuela. - In PRANCE, G.T., (Ed.): Biological diversification in the tropics. - Columbia Univ. Press, New York.
- INOUYE, D.W., 1980: The terminology of floral larceny. - *Ecology* **61**: 1251-1253.
- JANZEN, D.H., 1966: Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. - *Evolution* **20**: 249-275.
- JANZEN, D.H., 1967: Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. - *Evolution* **21**: 620-637.

- JANZEN, D.H., 1971: Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. - *Science* **171**: 203-205.
- KAUFFELD, N.M., SORENSEN, E.L., 1971: Interrelations of honeybee preference of Alfalfa clones and flower color, aroma, nectar volume, and sugar concentration. - *Kansas Agric. Expt. Station. Res. Publ.* **163**.
- LEE, T.D., BAZZAZ, F.A., 1982: Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. - *Ecology* **63**: 1374-1388.
- LERTZMAN, K.P., 1981: Pollen transfer: processes and consequences. - M. sc. thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- LERTZMAN, K.P., GASS, C.L., 1983: Alternative models of pollen transfer. - In JONES, C.E., LITTLE, R.J., (Eds.): *Handbook of experimental pollination biology*. - Van Nostrand Reinhold, New York.
- LLOYD, D.G., 1980: The distribution of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy. - *Evolution* **34**: 123-134.
- LLOYD, D.G., 1984: Gender allocations in outcrossing cosexual plants. - In DIRZO, R., SARUKHAN, J., (Eds.): *Perspectives on plant population ecology*. - Sinauer Assoc., Massachusetts.
- LLOYD, D.G., BAWA, K.S., 1984: Modification of the gender of seed plants in varying conditions. - *Evol. Biol.* **17**: 255-338.
- LLOYD, D.G., WEBB, C.J., 1977: Secondary sex characters in seed plants. - *Bot. Rev.* **43**: 177-216.
- MORAWETZ, W., 1982: Morphologisch-ökologische Differenzierung, Biologie, Systematik und Evolution der neotropischen Gattung *Jacaranda* (*Bignoniaceae*). - Österreichische Akademie d. Wissenschaften. Math.-nat.Klasse, Denkschriften, Bd. **123**.
- MORSE, D.H., 1980: The effect of nectar abundance on foraging patterns of bumblebees. - *Ecol. Ent.* **5**: 53-59.
- MURRAY, K.G., FEINSINGER, P., BUSBY, W.H., LINHART, Y.B., BEACH, J.H., KINSMAN, S., 1987: Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. - *Ecology* **68**: 1283-1293.
- OATEN, A., 1977: Optimal foraging in pathes: A case for stochasticity. - *Theor. Popul. Biol.* **12**: 263-85.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W., BAKER, H.G., 1976: Rainfall as a factor in the release, timing and synchronisation of anthesis by tropical trees and shrubs. - *J. Biogeogr.* **3**: 231-236.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W., BAKER, H.G., 1980: Comparative phenological studies of shrubs and treelets in wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. - *J. Ecol.* **68**: 167-186.

- OTT, J.R., REAL, L.A., SILVERFINE, E.M., 1985: The effect of nectar variance on bumblebee patterns of movement and potential gene dispersal. - *Oikos* **45**: 333-340.
- PELEG, B., SHMIDA, A., 1991: Short-run stable matches between bees and flowers. - In press.
- PLEASANTS, J.M., 1981: Bumblebee response to nectar availability. - *Ecology* **62**: 1648-1661.
- PLEASANTS, J.M., CHAPLIN, S.J., 1983: Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. - *Oecologia* **59**: 232-238.
- PLEASANTS, J.M., ZIMMERMAN, M., 1983: The distribution of standing crop of nectar: what does it really tell us? - *Oecologia* **57**: 412-414.
- PORTER, J.R., 1983: A modular approach to analysis of plant growth. I. Theory and principles. - *New Phytol.* **94**: 183-190.
- PRANCE, G.T., 1982: A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* **69**: 594-624.
- PRIMACK, R.B., 1985: Longevity of individual flowers. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 15-37.
- PYKE, G.H., 1978a: Optimal foraging: Movement patterns of bumblebees between inflorescences. - *Theor. Pop. Biol.* **13**: 72-98.
- PYKE, G.H., 1978b: Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. - *Oecologia* **36**: 281-293.
- PYKE, G.H., 1981: Optimal nectar production in a hummingbird pollinated plant. - *Theor. Pop. Biol.* **20**: 326-341.
- PYKE, G.H., 1984: Optimal foraging theory: A critical review. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 523-575.
- RACHID, M., 1947: Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas. - *Bolm Fac. Filos. Univ. São Paulo*, **80**, Bot. **5**: 1-140.
- RATTER, J.A., 1980: Notes on the Vegetation of Fazenda Agua Limpa, Brasília, DF. - *R. Bot. Gard. Edinburgh, Scotland*.
- RAWITSCHER, F., 1948: The water economy of the vegetation of the "campos cerrados" in southern Brazil. - *Jour. Ecol.* **36**: 237-268.
- RAWITSCHER, F., EDWARDS, M., 1956: Alguns dispositivos para proteção de plantas contra a seca e o fogo. - *Bolm Fac. Filos. Univ. São Paulo* **207**, Bot. **13**: 37-69.
- RAWITSCHER, F., FERRI, M.G., RACHID, M., 1943: Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. - *An. Ac. Brasil. Cienc.* **15**: 267-294.

- RAWITSCHER, F., RACHID, M., 1946: Troncos subterraneos de plantas Brasileiras. - An. Acad. Bras. Ciencias **18**: 261-280.
- REAL, L.A., 1980a: Fitness, uncertainty, and the role of diversification in evolution and behavior. - Am. Nat. **115**: 623-638.
- REAL, L.A., 1980b: On uncertainty and the law of diminishing returns in evolution and behavior. In SRADDON, J.E.R., (Ed.): Limits to action. - Academic Press, New York.
- REAL, L.A., 1981: Uncertainty and pollinator-plant interactions: The foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. - Ecology **62**: 20-26.
- REICH, P.B., BORCHERT, R., 1982: Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). - Ecology **63**: 249-299.
- REICH, P.B., BORCHERT, R., 1984: Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. - J. Ecol. **72**: 61-74.
- RIZZINI, C.T., 1963: A flora do cerrado. - In: Simposio sobre o cerrado. - Ed. Univ. São Paulo.
- RIZZINI, C.T., HERINGER, E.P., 1966: Estudo sobre os sistemas subterraneos difusos de plantas campestres. - An. Acad. Bras. Ciencias **38**: 85-112.
- ROUBIK, D.W., 1981: The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on tropical shrubs. - Ecology **63**: 354-360.
- SARMIENTO, G., 1983: The savannas of tropical America. - In BOURLIÈRE, F., (Ed.): Ecosystems of the world 13, Tropical savannas. - Elsevier Sci. Publ. Company, Amsterdam.
- SCHAAL, B.A., 1978: Density-dependend foraging on *Liatris pycnostachia*. - Evolution **32**: 452-454.
- SCHAEFFER, W.M., SCHAEFFER, M.V., 1979: The adaptive significance of variation in reproductive habit in *Agavaceae* II. - Ecology **60**: 1051-1069.
- SCHEMSKE, D.W., PAUTLER, L.P., 1984: The effect of pollen composition on fitness components in a neotropical herb. - Oecologia **62**: 31-36.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., EITEN, G., 1983: Fitosociologia de um hectare de cerrado. - Brasil Florestal **54**: 55-70.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., EITEN, G., 1987: A hectare of Cerrado. I. General aspects of trees and thick-stemmed shrubs. - Phytion **27**: 55-91.
- SOUTHWICK, A.K., SOUTHWICK, E.E., 1983: Aging effect on nectar production in two clones of *Asclepias syriaca*. - Oecologia **56**: 121-125.
- SPERLICH, D., 1973: Populationsgenetik. Grundlagen und experimentelle Ergebnisse. - Fischer, Stuttgart.
- STANTON, M.L., SNOW, A.A., HANDEL, S.N., 1986: Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. - Science **232**: 1625-1627.

- STEBBINS, G.L., 1970: Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. I: Pollination mechanisms. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **1**: 307-326.
- STEPHENSON, A.G., 1980: Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (*Bignoniaceae*). - *Ecology* **61**: 57-64.
- STEPHENSON, A.G., 1981: Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **12**: 253-279.
- SUTHERLAND, S., DELPH, L.F., 1984: On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. - *Ecology* **65**: 1093-1104.
- THOMSON, J.D., FLOWRIGHT, R.C., 1980: Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. - *Oecologia* **46**: 68-74.
- TURNER, M.E., STEPHENS, J.C., ANDERSON, W.W., 1982: Homozygosity and patch structure in plant populations as a result of nearest-neighbor pollination. - *Proc. Nat. Acad. Sci.* **79**: 203-207.
- WADDINGTON, K.D., 1979: Quantification of the movement patterns of bees: A novel method. - *Amer. Midl. Nat.* **37**: 1-5.
- WADDINGTON, K.D., 1981: Factors influencing pollen flow in bumblebee-pollinated *Delphinium virescens*. - *Oikos* **37**: 153-159.
- WADDINGTON, K.D., ALLEN, T., HEINRICH, B., 1981: Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. - *Anim. Behav.* **29**: 779-784.
- WADE, M.J., ARNOLD, S.J., 1980: The intensity of sexual selection in relation to male sexual behaviour, female choice, and sperm precedence. - *Anim. Behav.* **28**: 446-461.
- WARMING, E., 1908: Lagoa Santa. Übersetzung von LOEFGREN, A. - Imprensa Oficial de Minas Gerais, Belo Horizonte. Repr. in 1973 by Editora Univ. São Paulo, São Paulo und Livraria Itatiaia Ed., São Paulo.
- WASER, N.M., 1978: Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two colorado wild flowers. - *Ecology* **59**: 934-944.
- WASER, N.M., 1983: Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. - In JONES, C.E., LITTLE, R.J., (Eds.): *Handbook of experimental pollination biology*. - Van Nostrand Reinhold, New York.
- WASER, N.M., 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*. - Van Nostrand Reinhold, New York.
- WEBB, C.J., 1979: Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid *Umbelliferae*. - *Evolution* **3**: 662-672.

- WELLS, H., WELLS, P.H., SMITH, D.M., 1981: Honey bee responses to reward size and colour in an artificial flower patch. - J. Apicult. Res. **20**: 172-179.
- WHITE, J., 1979: The plant as a metapopulation. - Ann. Rev. Ecol. Syst. **10**: 109-145.
- WILLSON, M.F., 1979: Sexual selection in plants. - Amer. Nat. **113**: 777-790.
- WILLSON, M.F., 1983: Plant reproductive ecology. - Wiley-Interscience, New York.
- WILLSON, M.F., BURLEY, L., 1983: Mate choice in plants. - Princeton Univ. Press, Princeton.
- WILLSON, M.F., PRICE, P.W., 1979: The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (*Asclepiadaceae*). - Evolution **31**: 495-511.
- WILLSON, M.F., RATHKE, B.J., 1974: Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca*. - Amer. Midl. Nat. **92**: 47-57.
- WOLIN, C.L., GALEN, C., WATKINS, L., 1984: The breeding system and aspects of pollination effectiveness in *Oenothera speciosa* (*Onagraceae*). - The Southw. Naturalist **29**: 15-20.
- ZIMMERMAN, J.K., 1982: The effect of nectar production on neighborhood size. - Oecologia **52**: 104-108.



## 7. Anhang

Art	Infloreszenz- verzweigung		Wuchshöhe Pflanzen	Exposition Blüten	
	Seitentriebe	Grad	[m]	[m]	
<i>T.caraiba</i>	12	3	7	1,5	7
<i>T.ochracea</i>	10	1	7	1,7	7
<i>T.serratifolia</i>	8	1	15	2,5	13
<i>T.impetiginosa</i>	8	2	10	3,0	10
<i>T.rosea</i>	10	4	12	2,0	12
<i>T.roseo-alba</i>	8	1	12	2,0	12
<i>C.antisiphilitica</i>	6	2	7	2,0	7
<i>S.campanulata</i>	70	0	10	2,5	10
<i>T.stans</i>	16	1(8x)	3	0,5	3
<i>J.caroba</i>	16	2	1,8	0,9	1,8
<i>J.ulei</i>	18	3	1,5	0,8	1,5
<i>J.rufa</i>	22	2	1,0	0,5	1,0
<i>J.simplicifolia</i>	6	2(4x)	1,5	1,0	1,5
<i>A.brachypoda</i>	16	2	1,8	0,4	1,8
<i>A.sceptrum</i>	10	3	2,0	0,8	2,0
<i>A.glaucum</i>	6	1	0,5	0	0,5
<i>A.arvense</i>	4	0	0,5	0	0,5
<i>Z.digitalis</i>	14	3	2,5	1,5	2,5
<i>M.pedunculata</i>	26	2	3,0	0,4	3,0

**Tab. I:** Infloreszenzverzweigung: Anzahl der Seitentriebe pro Infloreszenz und maximaler Grad der Verzweigung; größte Wuchshöhe der Pflanzen und Höhe der Blüten-(Frucht-)Exposition

Art	Corolla				Abstand vom Diskus	
	Länge		Durchmesser		Stigma	Antheren
	[mm]	cv%	[mm]	cv%	[mm]	[mm]
<i>T.caraiba</i>	75	14	9,5	12	45 - 50	27 - 40
<i>T.ochracea</i>	80	13	8,3	14	39 - 42	25 - 37
<i>T.serratifolia</i>	98	18	7,3	20	30 - 32	22 - 29
<i>T.impetiginosa</i>	65	13	8,0	15	31 - 37	20 - 27
<i>T.rosea</i>	60	26	6,8	30	22 - 24	18 - 23
<i>T.roseo-alba</i>	47	12	5,7	11	17 - 19	16 - 23
<i>C.antisiphilitica</i>	72	6	7,9	9	41 - 45	27 - 39
<i>S.campanulata</i>	55	12	24,2	19	55 - 65	55 - 60
<i>T.stans</i>	48	8	6,0	10	28 - 31	22 - 29
<i>J.caroba</i>	62	19	9,5	23	23 - 33	26 - 35
<i>J.ulei</i>	40	10	6,5	13	16 - 18	13 - 19
<i>J.rufa</i>	57	23	8,3	19	31 - 33	24 - 32
<i>J.simplicifolia</i>	34	48	6,7	43	27 - 29	16 - 25
<i>A.brachypoda</i>	33	15	7,0	14	23 - 26	13 - 20
<i>A.sceptrum</i>	38	33	7,3	25	27 - 31	16 - 23
<i>A.glaucum</i>	60	13	7,3	16	30 - 32	27 - 37
<i>A.arvense</i>	60	14	8,3	13	33 - 36	21 - 30
<i>Z.digitalis</i>	26	9	8,3	12	30 - 34	26 - 31
<i>M.pedunculata</i>	68	11	10,2	16	43 - 46	32 - 38

**Tab. II:** Blütenmaße: Länge der Corolla entspricht Tubuslänge (ohne Kronlappen), Durchmesser der Corolla auf Höhe des Stigmas (bei *S. campanulata* auf halber Höhe der Corolla)

Art	Populations- größe	blühende Pflanzen	Abstände zw. Pflanzen		Pflanzen blühend fruchtend	
			[n]	[n/ha]	[m]	cv%
<i>T.caraiba</i>	101	22	24	58	82	90
<i>T.ochracea</i>	21	107	3	114	78	75
<i>T.serratifolia</i>	18	63	4	56	81	38
<i>T.impetiginosa</i>	15	57	9	40	50	50
<i>T.rosea</i>	25	30	7	44	80	100
<i>T.roseo-alba</i>	20	44	6	68	100	67
<i>C.antisyphilitica</i>	33	200	4	45	36	100
<i>S.campanulata</i>	40	125	14	83	100	100
<i>T.stans</i>	15	250	4	134	100	10
<i>J.caroba</i>	79	358	7	73	70	95
<i>J.ulei</i>	27	282	85	130	40	30
<i>J.rufa</i>	24	400	5	62	50	8
<i>J.simplicifolia</i>	21	293	2	83	80	0
<i>A.brachypoda</i>	42	411	5	56	77	100
<i>A.sceptrum</i>	19	46	113	132	13	22
<i>A.glaucum</i>	32	87	9	110	31	95
<i>A.arvense</i>	27	354	39	179	30	80
<i>Z.digitalis</i>	22	78	27	27	63	12
<i>M.pedunculata</i>	21	40	64	191	30	63

Tab. III: Populationsgröße, Bestandsdichte der blühenden Pflanzen, Mittelwerte der Entfernung zwischen zwei blühenden Pflanzen zur Vollblüte und Anteile der Pflanzen, die geblüht haben und von diesen der Anteil fruchtender Pflanzen

Art	Zylindervolumen		Blattfläche		Blattgewicht
	[1000 cm <sup>3</sup> ]	cv%	[1000 cm <sup>2</sup> ]	cv%	[g]
<i>T.caraiba</i>	28,6	94	40,8	75	1.173
<i>T.ochracea</i>	16,6	110	64,6	76	986
<i>T.serratifolia</i>	180,4	122	344,7	97	6.758
<i>T.impetiginosa</i>	67,0	61	150,6	54	2.958
<i>T.rosea</i>	148,9	124	390,0	33	5.282
<i>T.roseo-alba</i>	8,3	64	44,0	36	707
<i>C.antisiphilitica</i>	18,6	90	109,9	87	1.379
<i>S.campanulata</i>	845,2	75	836,6	31	8.791
<i>T.stans</i>	70,0	46	91,8	28	998
<i>J.caroba</i>	0,284	81	7,40	63	89
<i>J.ulei</i>	0,970	123	4,86	132	101
<i>J.rufa</i>	0,223	73	2,26	37	36
<i>J.simplicifolia</i>	0,120	164	0,76	45	15
<i>A.brachypoda</i>	2,653	123	5,23	42	82
<i>A.sceptrum</i>	0,214	142	2,39	51	49
<i>A.glaucum</i>	0,095	108	0,63	47	10
<i>A.arvense</i>	0,694	178	1,40	87	25
<i>Z.digitalis</i>	2,958	104	3,35	62	65
<i>M.pedunculata</i>	0,935	102	3,42	39	68

Tab. IV: Biomassedaten der Arten, Mittelwerte der Population für eine Pflanze und Variationskoeffizienten (cv %)

Art	Blüten/ Infloreszenz			Infloreszenzen/ Pflanze			Blüten/ Pflanze
	x	n	cv%	x	n	cv%	x
<i>T.caraiba</i>	42	20	40	39	33	158	1.641
<i>T.ochracea</i>	32	20	24	32	12	64	1.008
<i>T.serratifolia</i>	11	20	67	562	24	80	6.120
<i>T.impetiginosa</i>	109	20	72	292	10	58	31.802
<i>T.rosea</i>	69	20	70	568	20	139	39.022
<i>T.roseo-alba</i>	6	20	55	884	15	110	4.949
<i>C.antisiphilitica</i>	20	20	30	89	18	77	1.783
<i>S.campanulata</i>	69	20	29	243	15	25	16.763
<i>T.stans</i>	982	20	74	98	10	32	96.413
<i>J.caroba</i>	53	20	77	6,8	107	362	362
<i>J.ulei</i>	41	20	72	1,8	13	47	74
<i>J.rufa</i>	206	12	13	1	12	0	206
<i>J.simplicifolia</i>	136	20	60	2,2	16	38	299
<i>A.brachypoda</i>	359	20	49	12,2	31	80	4.383
<i>A.sceptrum</i>	67	20	39	4,5	8	107	301
<i>A.glaucum</i>	8	20	42	6,8	17	78	52
<i>A.arvense</i>	4	10	84	1,5	7	39	6
<i>Z.digitalis</i>	175	20	30	2,4	19	92	419
<i>M.pedunculata</i>	216	20	67	2,3	11	36	497

Tab. V: Blüten und Infloreszenzen pro Pflanze, Mittelwerte der Populationen, Stichprobengröße (n) und Variationskoeffizient (cv %)

Art	Calyx		Corolla		Androeceum		Staminodium		Gynoeceum	
	[mg]	cv%	[mg]	cv%	[mg]	cv%	[mg]	cv%	[mg]	cv%
<i>T.caraiba</i>	32,8	6	54,2	13	8,2	10			7,2	22
<i>T.ochracea</i>	22	7	69,8	12	5,7	8			5,8	17
<i>T.serratifolia</i>	24,1	10	52,3	17	5,7	6			6,2	20
<i>T.impetiginosa</i>	7	6	30,6	11	3,4	8			4,1	16
<i>T.rosea</i>	16,8	24	36,2	24	6,7	21			6,9	56
<i>T.roseo-alba</i>	3,8	8	11,3	10	2,8	7			2,3	20
<i>C.antisiphilitica</i>	13,1	18	40	6	4,4	41			6,6	9
<i>S.campanulata</i>	239,9	6	215,9	8	54,2	7			48,3	16
<i>T.stans</i>	2,6	10	10,3	11	2,8	9			1,7	13
<i>J.caroba</i>	4,2	12	22,8	19	3,1	11	2,3	29	3,3	20
<i>J.ulei</i>	2,6	11	10,4	8	1,9	14	0,7	8	1,8	4
<i>J.rufa</i>	11,9	12	35,5	24	4	16	2,6	14	5,4	21
<i>J.simplicifolia</i>	4,5	11	14,7	44	3,4	42	1,4	7	3,2	31
<i>A.brachypoda</i>	4	19	14,4	13	3,1	9			2,8	24
<i>A.sceptrum</i>	1,8	20	22,4	31	1,2	23			1,2	18
<i>A.glaucum</i>	7	24	35,4	10	5	21			6,2	13
<i>A.arvense</i>	4,9	19	30,9	12	4	16			4,4	15
<i>Z.digitalis</i>	21,6	10	34,6	8	3,9	16			9,3	49
<i>M.pedunculata</i>	14,4	13	64,4	11	6,6	11			5,6	28

Tab. VI: Trockengewicht der Blütenteile, Mittelwerte aus 10 Messungen und Variationskoeffizienten (cv %)

Art	NP		SC		NP/Jahr/ Pflanze	Zucker- gehalt		Zucker/ Blatt
	[ l]	cv%	[ l]	cv%		[ml]	%	
<i>T.caraiba</i>	12,7	33	1,6	113	22,92	29,2	20	5,7
<i>T.ochracea</i>	12,4	30	1,4	98	13,75	36,9	8	5,1
<i>T.serratifolia</i>	8	8	0,1	79	48,96	27,9	18	2,0
<i>T.impetiginosa</i>	9	15	0,6	90	286,22	16,6	20	1,6
<i>T.rosea</i>	11	26	0,7	93	429,24	24,4	23	19,8
<i>T.roseo-alba</i>	6	31	0,8	112	29,69	25,8	20	10,8
<i>C.antisiphilitica</i>	12,2	19	0,6	102	21,75	26,8	15	4,2
<i>S.campanulata</i>	71	?	5,3	?	1.173,4	17,9	8	23,9
<i>T.stans</i>	11	25	0,7	81	1.060,5	24,8	10	26,4
<i>J.caroba</i>	11,4	26	1,1	78	4,13	22,3	11	10,3
<i>J.ulei</i>	12,4	24	2,3	71	0,92	22,0	9	2,0
<i>J.rufa</i>	11,3	23	1,4	82	2,33	17,4	18	11,3
<i>J.simplicifolia</i>	11,7	28	4,2	74	3,50	21,6	13	50,4
<i>A.brachypoda</i>	9	11	0,6	90	39,45	22,2	16	106,8
<i>A.sceptrum</i>	6	6	1,7	111	1,81	15,5	22	5,7
<i>A.glaucum</i>	13,1	26	2,4	66	0,68	22,4	12	15,3
<i>A.arvense</i>	13	29	2,7	89	0,08	22,8	10	0,7
<i>Z.digitalis</i>	23	34	4,8	82	9,64	15,4	10	22,8
<i>M.pedunculata</i>	12,1	33	2,4	77	6,02	28,4	13	25,1

**Tab. VII:** Nektarproduktion einer Blüte (NP, n = 10), Nektarangebot ("standing crop", SC, n = 20), Nektarproduktion einer Pflanze pro Jahr, Zuckergehalt des Nektars (n = 20), Zuckerproduktion einer Pflanze auf das Blattgewicht bezogen, Variationskoeffizient (cv %)

Art	Pollen/ Blüte		Ovuli/ Blüte		Pollen/ Ovuli
		cv%		cv%	
<i>T.caraiba</i>	105.450	20	69,2	17	1.524
<i>T.ochracea</i>	106.250	19	355,4	36	299
<i>T.serratifolia</i>	165.420	17	268,4	21	616
<i>T.impetiginosa</i>	46.000	23	286,9	25	160
<i>T.rosea</i>	63.000	28	215,6	19	292
<i>T.roseo-alba</i>	68.000	25	124,0	16	548
<i>C.antisiphilitica</i>	84.500	34	194,8	28	434
<i>S.campanulata</i>	538.500	10	1.023,8	33	526
<i>T.stans</i>	51.300	30	105,0	26	48
<i>J.caroba</i>	22.450	21	150,6	18	149
<i>J.ulei</i>	12.170	19	85,4	19	143
<i>J.rufa</i>	12.420	21	181,6	23	68
<i>J.simplicifolia</i>	10.830	21	58,2	26	186
<i>A.brachypoda</i>	20.350	36	43,6	18	467
<i>A.sceptrum</i>	15.750	14	46,4	22	339
<i>A.glaucum</i>	32.850	40	35,6	25	923
<i>A.arvense</i>	34.250	37	23,6	21	1.451
<i>Z.digitalis</i>	48.500	25	44,4	19	1.092
<i>M.pedunculata</i>	57.170	20	13,6	24	4.204

Tab. VIII: Pollen und Ovuli pro Blüte und Variationskoeffizienten (n jeweils 10)



Art	Samen/ Frucht			Früchte/ Pflanze			Samen/ Pflanze
	n	cv%		n	cv%		
<i>T.caraiba</i>	56,8	14	12	4,4	15	99	249,9
<i>T.ochracea</i>	196,5	12	42	4	13	102	786
<i>T.serratifolia</i>	114,5	13	18	17	13	97	1.946,5
<i>T.impetiginosa</i>	180,5	16	13	51,8	14	112	9.349,9
<i>T.rosea</i>	167,5	12	32	72,4	17	103	12.127
<i>T.roseo-alba</i>	50,0	17	28	43,6	21	168	2.180
<i>C.antisyphilitica</i>	203,1	13	21	89,6	11	55	18.198,8
<i>S.campanulata</i>	540,7	23	34	277,8	14	77	150.206,5
<i>T.stans</i>	52,8	30	30	378,6	10	61	20.465,3
<i>J.caroba</i>	56,5	18	42	13,7	28	70	774,1
<i>J.lulei</i>	33,4	18	42	8,7	14	101	290,6
<i>J.rufa</i>	27,5	2	39	0,3	12	358	9,2
<i>J.simplicifolia</i>				0	12	0	0
<i>A.brachypoda</i>	27,4	20	27	27,4	23	97	750,8
<i>A.sceptrum</i>	21,0	15	36	1	9	112	21
<i>A.glaucum</i>	18,4	25	28	5,6	18	119	103
<i>A.arvense</i>	13,9	12	16	2,3	16	93	32
<i>Z.digitalis</i>	49,5	13	25	1,7	10	162	84,2
<i>M.pedunculata</i>	10,4	21	35	1,8	13	116	18,7

Tab. IX: Samen und Früchte pro Pflanze, Mittelwerte für die untersuchten Populationen, Stichprobenzahl (n) und Variationskoeffizienten (cv %)

Art	Samengewicht			Fruchtgewicht			Frucht/Pflanze
	[mg]	n	cv%	[g]	n	cv%	[g]
<i>T.caraiba</i>	100,4	67	25	10,2	16	17	44,9
<i>T.ochracea</i>	11,5	25	38	4,6	16	30	18,4
<i>T.serratifolia</i>	39,5	25	41	13,9	13	25	236,3
<i>T.impetiginosa</i>	134,5	20	49	36,2	15	24	1.875,2
<i>T.rosea</i>	25,8	25	30	7,7	19	34	557,5
<i>T.roseo-alba</i>	11,1	25	31	2,4	19	21	104,6
<i>C.antisiphilitica</i>	21,1	50	12	20,8	19	35	1.863,7
<i>S.campanulata</i>	6,9	50	13	21,4	22	27	5.944,9
<i>T.stans</i>	5,5	25	50	0,9	20	11	340,7
<i>J.caroba</i>	3,4	25	45	1,5	24	47	20,4
<i>J.ulei</i>	8,3	25	60	1,4	21	43	12,0
<i>J.rufa</i>	12,4	54	17	2,5	2	37	0,8
<i>J.simplicifolia</i>							0
<i>A.brachypoda</i>	13,7	51	38	2,0	25	29	54,3
<i>A.sceptrum</i>	46,5	21	28	2,3	14	19	2,3
<i>A.glaucum</i>	108,5	25	11	10,6	20	39	59,5
<i>A.arvense</i>	97,9	42	23	8,4	15	28	19,3
<i>Z.digitalis</i>	20,8	47	39	5,7	13	50	9,7
<i>M.pedunculata</i>	292,1	20	34	16,1	13	10	29,1

**Tab. X:** Samengewicht, Fruchtgewicht und Gesamtfruchtgewicht pro Pflanze (Mittelwerte für die untersuchten Populationen)

Art	Blüte Nektar			Pflanze		Population	Blütenzuwachs		
	Blüte Tage	Nektar Tage		Tage		Wochen	b	R	
<i>T.caraiba</i>	5	6	2	20	30	9	131	99	0,1
<i>T.ochracea</i>	4	5	2	15	20	9	61	98	0,5
<i>T.serratifolia</i>	2	3	1	15	25	8	730	99	0,1
<i>T.impetiginosa</i>	2	3	1	15	20	7	564	97	0,1
<i>T.rosea</i>	4	6	1	25	30	10	390	97	0,5
<i>T.roseo-alba</i>		1	1	6	8	3	721	99	0,1
<i>C.antsyphilitica</i>	2	3	1	25	5	9	158	99	0,1
<i>S.campanulata</i>	2	3	1	90	120	35	27	99	0,1
<i>T.stans</i>	2	3	1,5	350	360	50	132	96	0,1
<i>J.caroba</i>	3	4	1	20	25	11	4,5	99	0,1
<i>J.ulei</i>		2	1	15	20	26	2,6	97	0,5
<i>J.rufa</i>	2	3	1	25	30	9	8,2	99	0,1
<i>J.simplicifolia</i>		1	1	60	80	22	0,9	97	0,1
<i>A.brachypoda</i>		1	1	20	30	24	12,2	98	0,1
<i>A.sceptrum</i>	1	2	1	20	5	28	9,1	96	0,1
<i>A.glaucum</i>	1	2	1	5	25	23	0,9	95	0,1
<i>A.arvense</i>	1	2	1	1	4	7			
<i>Z.digitalis</i>	4	6	1	50	70	21	11,3	99	0,1
<i>M.pedunculata</i>	1	2	1	90	120	40	2,5	98	0,1

Tab. XI: Blühdauer einer Blüte, Dauer der Nektarproduktion, Blühdauer einer Pflanze und der Population und Zuwachs neuer Blüten mittelgroßer Pflanzen pro Tag (b, nach linearer Regression:  $Y = a + bX$ , R = Bestimmtheitsmaß ( $r^2$ ))

Art	Länge [mm]				Durchmesser [mm]			
	Rüssel cv%	Kopf cv%	Thorax cv%	Gesamt cv%	Kopf cv%	Thorax cv%		
<i>Centris</i>								
<i>collaliris</i>	10,5 8	7,0 11	10,5 8	28,0 5	5,0 14	10	19	
<i>trigonoides</i>	9,0 7	5,0 10	9,0 9	27,0 7	4,0 17	8,0	23	
<i>violcea</i>	11,0 6	5,6 11	9,0 8	25,4 5	4,6 12	8,5	5	
<i>albopilosa</i>	9,3 5	4,1 6	6,4 7	19,8 6	3,4 14	6,6	11	
<i>discolor</i>	8,8 11	4,0 10	5,9 11	19,3 6	3,2 9	6,3	9	
<i>fuscata</i>	7,0 12	3,6 21	5,5 10	15,8 6	2,5 16	4,5	13	
<i>tarsata</i>	6,0 17	2,8 17	4,1 19	11,8 8	2,1 14	3,5	27	
<i>Euphresia</i>								
<i>violacens</i>	20,0 5	7,0 11	9,0 6	25,0 6	3,5 15	9,0	17	
<i>Eulaema</i>								
<i>nigrita</i>	16,2 3	5,4 8	8,6 6	19,8 7	3,3 13	6,8	12	
<i>Euglossa</i>								
sp. 1,2,3	11,2 9	3,8 10	4,1 9	12,7 11	2,2 12	3,7	11	
<i>Ceratina</i>								
sp.	6,0 7	2,4 16	2,9 7	11,2 12	1,4 15	2,0	10	
<i>Bombus</i>								
<i>morio</i>	7,0 3	4,8 9	6,8 7	15,7 9	2,0 7	4,8	10	
<i>Exomalopsis</i>								
sp.	5,0 6	2,5 8	3,5 6	10 8	1,5 9	3,0	13	

Tab. XII: Bestäubermaße und Variationskoeffizienten (cv %, n jeweils 10)