

Schwergängige Blütenmechanismen selektieren Bestäuber: Florale Filterwirkung bei den Blasensträuchern *Colutea arborescens* und *Colutea orientalis*

Hard-moving Floral Mechanisms Select Pollinators: Floral Filter Effect of the Bladder Sennas *Colutea arborescens* and *Colutea orientalis*

NICOLINE GAPPEL, PETRA WESTER & KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Die Blasensträucher (*Colutea* spp.) sind von Bienen bestäubte Schmetterlingsblütler (Fabaceae), die ihren Pollen in einem relativ schwergängigen Schiffchen der Blüte verbergen. Sowohl zum Nektartrinken als auch zum Pollensammeln müssen die Bienen das Schiffchen öffnen, indem sie es herunterdrücken. Feldbeobachtungen zeigten, dass nicht alle Bienen die Blüten der Arten *Colutea arborescens* und *C. orientalis* legitim besuchen, indem sie das Schiffchen öffnen. Es stellt sich die Frage, ob bei Blüten von *Colutea* spp. ein floraler Filter durch Kraft oder durch eine gewisse erforderliche Technik beim Blütenbesuch vorliegt, der nur wenigen Bienen den Zutritt zur Blüte erlaubt. Zur Beantwortung dieser Frage wurden Kräfte an Blüten von *C. arborescens* und *C. orientalis* gemessen, die erforderlich sind, um Nektar und Pollen freizulegen, sowie das Körpergewicht der Bienen und der Anteil legitimer Blütenbesuche bestimmt. Die Ergebnisse zeigten, dass die schweren Holzbiene (*Xylocopa violacea*) und die leichten Blattschneiderbienen (*Megachile ericetorum*) die Blasenstrauchblüten legitim besuchen, während Hummeln und Honigbienen das nicht tun. Berechnungen zeigen, dass die Kräfte, die erforderlich sind, um Nektar und Pollen an Blüten von *C. arborescens* und *C. orientalis* freizulegen, selbst von den Holzbiene allein durch ihr Körpergewicht nicht aufgebracht werden können. Die leichtgewichtigen Blattschneiderbienen scheinen ihre Kraft durch einen Hebelmechanismus zu vergrößern, wobei sie sich mit ihren kräftigen Mandibeln in Wülsten der Fahnenbasis festbeißen und verankern; dadurch können sie die Blüten problemlos legitim besuchen. Bei Blüten von *Colutea* liegt als floraler Filter eine Kombination aus Kraft und Technik vor, die einige Bienenarten vom Blütenbesuch abhält.

Schlüsselwörter: Legitimer Blütenbesuch, floraler Filter, *Colutea* spp., Kraft, Technik

Summary: *Colutea* spp. is a bee-pollinated Fabaceae that hides its pollen in the keel of the flower, the latter being hard to open. In order to drink nectar and to collect pollen, the bees have to open the keel by pressing it down. Field observations have shown that not all bees are able to legitimately visit the flowers of *Colutea arborescens* and *C. orientalis*. Thus, the question arises whether a floral filter through force or a certain handling technique during flower visits exists which only allows a few bees to enter the flowers. To answer this question, forces needed to gain access to nectar and pollen were measured in flowers of *Colutea* as well as the body weight and the proportion of legitimate flower visits were determined. The results of these measurements showed that only heavy carpenter bees (*Xylocopa violacea*) and light leafcutter bees (*Megachile ericetorum*) legitimately visit *Colutea* spp. flowers, but that bumblebees and honeybees do not. Calculations showed that even carpenter bees are not able to apply forces necessary to expose nectar and pollen from *C. arborescens* and *C. orientalis* flowers through their body weight alone. The light leafcutter bees appear to increase their physical strength by using a lever mechanism. With their strong mandibles, the leafcutter bees stabilise themselves by biting in

the humps of the flag base and thus are able to legitimately visit the flowers. Flowers of *Colutea* spp. feature a combination of force and handling technique as a floral filter which prevents some bee species from visiting the flowers.

Keywords: Legitimate flower visit, floral filter, *Colutea* spp., force, technique

1. Einleitung

Im Laufe der Evolution haben viele Pflanzen Mechanismen entwickelt, um nur bestimmte Blütenbesucher anzulocken und den Besuch anderer, unerwünschter Blütenbesucher zu vermeiden (CASTELLANOS et al. 2004). Diese sogenannten floralen Filter finden sich vor allem im äußeren Erscheinungsbild der Blüten (JOHNSON & STEINER 2000; JOHNSON et al. 2006). Zu den floralen Filtern zählen morphologische Filter, z. B. lange Nektarsporne (RAGUSO 2008; ALEXANDERSSON & JOHNSON 2001), physiologische Filter wie verdünnter oder für Bienen ungenießbarer Nektar (IRWIN et al. 2004; RHOADES & BERGDAHL 1981), sensorische Filter wie der Blütenduft oder die Blütenfarbe (RAGUSO 2008; JOHNSON et al. 2006; SCHIESTL 2010) und mechanische Filter.

Im Falle von melittophilen (bienenbestäubten) Pflanzen können feine florale Filter bewirken, dass einige Pflanzenarten nur noch von bestimmten Bienenarten besucht werden können, sodass sich diese Bienen auf Blüten bestimmter Pflanzen spezialisieren und somit oligolektisch sind (PRAZ et al. 2008). Oft sind Blüte und Bestäuber aneinander angepasst, ähnlich einem Schlüssel-Schloss-Prinzip (GRANT & GRANT 1965). Ein spezialisiertes Bestäubungssystem ist für Pflanzen von Vorteil, da oligolektische Bestäuber nur Blüten anfliegen, die ihrer präferierten Pflanzenart angehören, wodurch Pollenkörner mit höherer Wahrscheinlichkeit zu Blüten derselben Art transportiert werden und weniger Pollen verlorengeht (JOHNSON & STEINER 2000). Durch den alleinigen Besuch oligolektischer Bienen wird die Anzahl der blütenbesuchenden Bienenarten reduziert, wodurch der Verlust

des Pollens durch sie ebenfalls reduziert wird, sodass zusätzlich der Problematik des Pollendilemmas entgegengewirkt wird (TEPPNER 1988; WESTERKAMP 1993). Ein geringerer Pollenverlust und eine erfolgreiche Pollenübertragung durch geeignete Bestäuber wirken sich vorteilhaft auf die Reproduktion der Pflanzen aus. Jedoch treten bei oligolektischen Bienen als Bestäuber auch Nachteile auf, denn sie sammeln Pollen oft sehr gezielt und effizient, wodurch dieser dann doch für die Bestäubung der Blüten verloren geht (MÜLLER 1996; WESTERKAMP & CLASSEN-BOCKHOFF 2007).

Bei mechanischen floralen Filtern benötigen Blütenbesucher beispielsweise eine gewisse Kraft, um zu Nektar und Pollen der Blüte zu gelangen (BRANTJES 1981). TEPPNER (1988) und REITH et al. (2006) beschrieben bereits verschiedene Pollenübertragungsmechanismen, welche von den Bienen Kraft erfordern. Durch diese Kraft erfordern Mechanismen entstehen florale Filter, weil nicht alle Bienen in der Lage sind, diese Kraft aufzubringen oder den jeweiligen Mechanismus auszulösen. Gerade bei der Pflanzenfamilie Fabaceae (Hülsenfrüchtler) sind solche mechanischen floralen Filter weit verbreitet, allerdings noch wenig erforscht (CORDOBA & COCUCCI 2011). Die Blüten der Fabaceae sind so aufgebaut, dass Nektar und Pollen nicht direkt zugänglich sind, sondern von Blütenteilen geschützt werden. Die Schmetterlingsblüten der Blasensträucher *Colutea* spp. haben einen für Fabaceae typischen Aufbau. Sie bestehen aus fünf Petalen: Das obere Petalum ist vergrößert, es bildet die Fahne der Blüte, die unteren beiden Petalen sind zu einem Schiffchen verbunden, worin sich Stamina und Stylus befinden, und die mittleren Petalen bilden jeweils

seitlich des Schiffchens sogenannte Flügel (TUTIN 1972). Somit liegen Stamina und Stylus inklusive Pollen und Nektar geschützt innerhalb des Schiffchens. Nur Blütenbesucher, die genug Kraft aufbringen, um das Schiffchen herunterzudrücken, können die Blüte öffnen und Nektar trinken oder Pollen sammeln. Illegitime Blütenbesucher sind höchstens mithilfe eines langen Rüssels oder durch Umgehen des Blüteneingangs und durch Beißen von Löchern am Blütengrund in der Lage Nektar zu trinken, übertragen aber keinen Pollen und sind somit vielmehr Nektardiebe.

Voruntersuchungen haben gezeigt, dass der Blütenmechanismus von *Colutea* spp. relativ schwergängig ist und die Blüten nur legitim von Blattschneiderbienen (*Megachile* sp.) besucht werden können. Andere blütenbesuchende Bienen wie die Westliche Honigbiene (*Apis mellifera*) und die Dunkle Erdhummel (*Bombus terrestris*) sind nicht in der Lage, die Blüten legitim zu besuchen, da sie den Blütenmechanismus anscheinend nicht auslösen können (LUNAU, unveröffentlichte Daten). Allerdings ist noch nicht bekannt, ob *Megachile* sp. die Blüte allein durch ihre Körperkraft öffnen kann oder ob sie zum Beispiel einen Hebelmechanismus nutzt, indem sie sich in den Höckern auf der Fahne der Blüte verbeißt und so das Schiffchen mit ihrem Körper leichter herunterdrücken kann.

Daher wurden folgende Hypothesen zur *Colutea*-Bestäubung überprüft: Laut der Krafthypothese können nur bestimmte Bienen aufgrund ihres Körpergewichts und/oder ihrer aufgebrachten Kraft die Blüten von *Colutea* spp. legitim besuchen. Die Technikhypothese besagt, dass nur bestimmte Bienen die von der Blüte angebotenen Hilfsmittel (Höcker) zur Verankerung nutzen können und mittels Hebeltechnik die Blüte von *Colutea* spp. legitim besuchen. Beide Hypothesen nehmen an, dass ein floraler Blütenmechanismus bei *Colutea* spp. vorliegt, wodurch selektiv bestimmten Blütenbesu-

chern das Fouragieren an der Blüte verwehrt wird und anderen Blütenbesuchern nicht.

2. Material und Methoden

2.1. Blütenmorphologie

Zur Klärung der Fragen, warum die Blüten von *Colutea* spp. nicht leicht zu öffnen sind und warum die Blütenbesucher bestimmte Positionen auf den Blüten einnehmen, wurde der morphologische Aufbau der Blüte untersucht. Dazu wurden mehrere Blüten von *C. orientalis* und *C. arborescens* präpariert und mit einer Kamera (iPhone 6, Apple Inc., Cupertino, USA) inklusive Makroobjektiv mit 7-, 14- und 21-facher Vergrößerung (Macro Pro Lens, Olloclip, Huntington Beach, USA) dokumentiert. Zusätzlich wurde untersucht, wie der Pollen in der Blüte präsentiert wird, wo sich der Zugang zum Nektar befindet und welche Bewegungen Blütenbesucher ausüben müssen, um optimal fouragieren zu können.

2.2. Kraftmessungen an Blüten

Für die Messung der notwendigen Kraft, welche die Blütenbesucher aufbringen müssen, um Blüten von *Colutea*-Arten legitim besuchen zu können, wurden frische Blüten von *C. orientalis* und *C. arborescens* im Botanischen Garten in Düsseldorf sowie frische Blüten von *C. arborescens* im Kaiserstuhl untersucht. Ein Präzisionskraftmessgerät (FMI-250 A5, Alluris, Freiburg) wurde auf einem Feintrieb montiert und mit einem Messaufsatz aus einem rechtwinklig gebogenen Stahldraht versehen. Der Federstahldraht des Messaufsatzes wurde so platziert, dass er sich möglichst weit distal auf der dorsalen Seite des Schiffchens befand. Aufgrund von Voruntersuchungen (TESCHKE 2014) ist davon auszugehen, dass Blütenbesucher diesen Punkt mit geringstem Widerstand während des Blütenbesuchs wählen, um möglichst wenig Kraft aufwenden zu müssen.

Während der Messungen wurde das Messgerät mittels des Feintriebes manuell herab bewegt, d.h. der Draht senkrecht nach unten auf das Schiffchen der Blüte gedrückt, bis dieses sich öffnete. Zur Auswertung der Kraftmessungen wurden jeweils nur die Maximalwerte jeder Messung verwendet.

2.3. Beobachtungen der blütenbesuchenden Bienen im Freiland

Zur Klärung der Frage, welche Bienen *Colutea*-Blüten bestäuben, wurden mehrere Sträucher beobachtet. Zum einen wurde jeweils ein Strauch von *C. orientalis* und *C. arborescens* im Freiland des Botanischen Gartens in Düsseldorf untersucht. Zum anderen wurden mehrere Sträucher im natürlichen Verbreitungsgebiet von *C. arborescens*, im Kaiserstuhl im Südschwarzwald, untersucht. Hier befinden sich viele Sträucher von *C. arborescens* am Büchsenberg (48° 4' 15" nördliche Breite, 7° 36' 28" östliche Länge, 280 m ü. NN) und an der Mondhalde (48° 6' 18" nördliche Breite, 7° 38' 46" östliche Länge, 354 m ü. NN).

Folgende Parameter wurden dokumentiert: Beobachtungsdauer der Sträucher, ungefähre Anzahl der beobachteten Blüten, Anzahl der Blütenanflüge (nach Arten der Bienen sortiert) und die Art des jeweiligen Blütenbesuches. Bei der Art des Blütenbesuches wurde in „legitim“, „Raub“ und „Diebstahl“ unterschieden. „Diebstahl“ und „Raub“ bezeichnen illegitime Blütenbesuche, bei denen die Bienen nicht zur Bestäubung der Blüten beitragen.

2.4. Gewicht der untersuchten Bienen

Die beobachteten Bienen wurden nach ihrem Blütenbesuch gefangen und gewogen (mittels einer Juwelier-Feinwaage FC-20 mit einer Graduierung von 0,001 g, G&G, Neuss) und anschließend wieder freigelassen.

2.5. Untersuchungen zum legitimen Blütenbesuch

Die Untersuchungen zum legitimen Blütenbesuch erfolgten in Düsseldorf und nur an Individuen von *Megachile ericetorum*, da andere legitime Blütenbesucher nur im Kaiserstuhl beobachtet werden konnten. Es wurde jeweils ein Individuum von *M. ericetorum* mit mehreren Blüten von *C. arborescens* in ein 53 x 100 mm großes Fangglas überführt und beobachtet. Die Versuche erfolgten an 15 Bienen, wobei jede Biene zunächst an naturbelassene Blüten gesetzt wurde und anschließend an Blüten, deren Höcker mit einer Rasierklinge abgeschnitten wurden. Es wurde beobachtet und protokolliert, ob Blüten ohne Höcker ebenfalls legitim von *M. ericetorum* geöffnet werden konnten und, falls ja, ob dies länger dauerte und eventuell schwieriger für die Bienen war. Die Dauer des Blütenbesuches wurde gemessen und zusätzlich gezählt, wie oft die Bienen ihre Mandibeln an der Blüte ansetzen mussten, bis sie sich einen festen Halt verschafft hatten.

2.6. Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte mit R 3.3.0 (R Development Core Team 2016) in RStudio 0.99.902 (RStudio 2016). Der Vergleich der Kraft- und Gewichtsmessungen erfolgte mittels des Mann-Whitney-U-Tests und des Kruskal-Wallis-Tests, auf den ein Mann-Whitney-U-Test als Post-hoc-Test folgte. Die verschiedenen Anflüge auf Blüten wurden mittels des Chi²-Tests verglichen.

3. Ergebnisse

3.1. Blütenmorphologie

Die Blüten von *Colutea arborescens* und *Colutea orientalis* haben denselben, für Fabaceae typischen Aufbau. Der einzige sichtbare

Unterschied der Blüten besteht darin, dass die Blüten von *C. orientalis* etwas kleiner sind als die von *C. arborescens* und zudem eine andere Färbung aufweisen. Die Blüten von *C. orientalis* sind orangerot gefärbt und ihre Fahne trägt mittig ein farbig deutlich abgesetztes, gelbes Blütenmal. Im Gegensatz dazu erscheint die Blüte von *C. arborescens* in einem leuchtenden Gelb und besitzt, an gleicher Stelle wie *C. orientalis*, auf der Fahne ein rotes Blütenmal.

Die Blüten bestehen jeweils aus fünf Petalen, wobei das obere Petalum stark vergrößert ist und die Fahne der Blüte bildet. Auf dieser Fahne befindet sich, eine Besonderheit bei den Blüten von *Colutea* spp., beidseits lateral der Mediane jeweils eine kleine, ca. 1 mm hohe Erhebung, hier als Höcker bezeichnet (Abb. 1A). Die Funktion dieser beiden Höcker ist noch nicht bekannt; sie könnten eventuell als Hilfe zum legitimen Blütenbesuch dienen oder auch bei der Stabilität der Blüte dienen. Die unteren beiden Petalen sind verbunden und bilden das Schiffchen der Blüte (Abb. 1B). Diese beiden Petalen sind jedoch nur an der ventralen Seite fest miteinander verwachsen; an der dorsalen Seite bilden sie eine kleine, schlitzförmige Öffnung. Die mittleren beiden Petalen liegen jeweils dorsolateral des Schiffchens; sie bedecken die Öffnung des Schiffchens und werden als Flügel bezeichnet (Abb. 1B). Flügel und Petalen des Schiffchens besitzen am jeweiligen proximalen Ende eine Art Gelenk, sodass ein mehrfaches Herunterdrücken von Flügel und Schiffchen möglich ist, ohne dass dabei die Blüte beschädigt wird (Abb. 1C, D).

Entfernt man vorsichtig die Flügel und das Schiffchen, so werden Stamina und Stylus der Blüte freigelegt (Abb. 1E). Jede Blüte besitzt zehn Stamina, wobei neun davon zu einer nach dorsal offenen Röhre verwachsen sind. Das zehnte Stamen liegt frei, wodurch dorsomedial die Öffnung der Staubblattröhre entsteht. Hier wird für Blütenbesucher der Zugang zum Nektar mög-

lich, der sich am Receptaculum der Blüte befindet (Abb. 1F). Blüten von *Colutea* spp. betreiben sekundäre Pollenpräsentation, d. h. Pollen befindet sich im Knospenzustand zunächst in den Antheren der Stamina und wird während der Blütereifung auf dem Stylus abgelagert. Erst von hier wird Pollen auf die Blütenbesucher übertragen und zwar indem manche Blütenbesucher den Pollen aktiv abbürsten.

Bestäuber von *Colutea* spp. sind Bienen, die in der Lage sind, die Blüte legitim zu besuchen. Ein legitimer Blütenbesuch bedeutet, dass die blütenbesuchende Biene das Schiffchen herunterdrückt und so während des Blütenbesuchs Kontakt zu den Reproduktionsorganen (Stamina und Stylus) hat. So kann sowohl Pollen auf dem Körper der Biene abgelagert werden, als auch Pollen von dem Körper der Biene auf die Narbe der Blüte gelangen, sodass es zur Bestäubung kommt.

Der Zugang zum Nektar, den Bienen trinken, liegt genau so, dass die Biene auf der Blüte eine bestimmte Position einnehmen muss. Um mit ihrem Rüssel durch die Staubblattröhre zu dem Nektar zu gelangen, muss die Biene mit ihrem Kopf zur Fahne gerichtet auf dem Schiffchen sitzen. In dieser Position können Bienen Pollen, der sich so unter ihnen im Schiffchen befindet, mit ihren Beinen abbürsten und auf ihrem Körper ablagern.

3.2. Kraftmessungen an Blüten

Bei Blüten von *Colutea orientalis*, die in Düsseldorf gesammelt und vermessen wurden, wurde eine durchschnittliche Maximalkraft von $18 \text{ mN} \pm 6 \text{ mN}$ Standardabweichung ($n = 20$, je drei Messwiederholungen) benötigt, um den Blütenmechanismus auszulösen und den Griffel sichtbar austreten zu lassen. Bei der schwergängigsten Blüte wurden 72 mN , bei der leichtgängigsten Blüte 6 mN gemessen. Blüten von *Colutea arborescens*, ebenfalls von einem Strauch in Düsseldorf,



Abb. 1: Blütenaufbau von *Colutea* spp. **A** Teil der Fahne der Blüte von *Colutea arborescens* mit Erhebungen (Höckern) lateral der Medianen. **B** Schiffchen mit verborgenem Stylus und Stamina (1) und Flügel (2) der Blüte. **C** Gelenk proximal des Schiffchens. **D** Gelenk proximal des Flügels. **E** Stamina (1) und Stylus mit sekundärer Pollenpräsentation (2) befinden sich innerhalb des Schiffchens und Eingang zum Nektar (3). **F** Eingang zum Nektar (3) am Receptaculum.

Fig. 1: Flower structure of *Colutea* spp. **A** Part of a standard of a flower of *Colutea arborescens* with two raisings (humps) flanking the median. **B** Keel with concealed stylus and stamina (1) and wings (2) of the flower. **C** Joint proximal of the keel. **D** Joint proximal of the wings. **E** Stamina (1) and stylus with secondary pollen presentation (2) are located inside the keel, entrance to the nectar (3). **F** Entrance to nectar (3) at the receptacle.

waren schwerer zu öffnen, hier wurde eine durchschnittliche Maximalkraft von $35 \text{ mN} \pm 18 \text{ mN}$ ($n = 20$, je drei Messwiederholungen) gemessen. Zum Auslösen des Blütenmechanismus benötigte die schwergängigste

Blüte einen Kraftaufwand von 85 mN , die leichtgängigste Blüte benötigte 13 mN . Bei Blüten von *C. arborescens*, die im Kaiserstuhl getestet wurden, wurde eine durchschnittliche Maximalkraft von $31 \text{ mN} \pm 15 \text{ mN}$

($n = 22$, je drei Messwiederholungen) gemessen. Hier wurden bei der schwergängigsten Blüte 65 mN benötigt und bei der leichtgängigsten Blüte 7 mN. Die gemessenen Kräfte bei Blüten von *C. arborescens*, sowohl in Düsseldorf als auch im Kaiserstuhl, sind signifikant höher als die Kräfte, die nötig sind, um Blüten von *C. orientalis* (Düsseldorf) zu öffnen (Kruskal-Wallis-Test: $FG = 2$, $p < 0,001$; Mann-Whitney-U-Test, $p < 0,05$). Bei den Blüten von *C. arborescens* wurde unabhängig vom Fundort der Sträucher gleich viel Kraft benötigt, um die Blüten zu öffnen.

Bei den Kraftmessungen an den Blüten von *C. arborescens* im Kaiserstuhl fiel auf, dass zwischen benötigter Maximalkraft und Intensität des Blütenmals auf der Fahne der Blüte ein Zusammenhang besteht. Blüten mit einem verblassten Blütenmal ließen sich viel leichter öffnen als Blüten mit einem intensiven Blütenmal. Daraufhin wurden Blüten getrennt nach Intensität ihres Blütenmals (verblasst oder intensiv) gesammelt und vermessen. Bei Blüten mit intensivem Blütenmal wurde eine durchschnittliche Maximalkraft von $63,0 \text{ mN} \pm 20,8 \text{ mN}$ benötigt, um das Schiffchen herunterzudrücken. Zum Öffnen von Blüten mit verblasstem Blütenmal hingegen wurden durchschnittlich nur $14,6 \text{ mN} \pm 5,4 \text{ mN}$ benötigt. Blüten mit einem intensiven Blütenmal sind mit signifikant höherer Kraft zu öffnen als Blüten mit einem verblassten Mal (Kruskal-Wallis-Test, $FG = 3$, $p < 0,001$; Mann-Whitney-U-Test, $p < 0,05$; $n = 15$).

3.3. Gewicht der untersuchten Bienenarten

Das Gewicht, das die blütenbesuchenden Bienen aufbrachten, unterschied sich nach Art der Blütenbesucher; aber auch individuell gab es deutliche Unterschiede (Abb. 3). Bei Vertretern der Dunkeln Erdhummel (*Bombus terrestris*) konnte ein durchschnittliches Gewicht von $211 \text{ mg} \pm 69 \text{ mg}$ ge-

messen werden ($n = 20$ Individuen). Ein ähnliches durchschnittliches Körpergewicht zeigten Vertreter der Ackerhummel (*Bombus pascuorum*) mit $192 \text{ mg} \pm 29 \text{ mg}$ ($n = 10$ Individuen). Die Westliche Honigbiene *Apis mellifera* wiegt mit $98 \text{ mg} \pm 9 \text{ mg}$ ($n = 10$ Individuen) nur etwa die Hälfte einer Hummel. Bei Vertretern von *Megachile ericetorum* konnte ein ähnliches Gewicht von durchschnittlich $104 \text{ mg} \pm 16 \text{ mg}$ gemessen werden. Die großen Bienen von *Xylocopa violacea* waren mit $761 \text{ mg} \pm 75 \text{ mg}$ die schwersten der hier untersuchten Arten.

3.4 Beobachtungen der blütenbesuchenden Bienen im Freiland

Blüten von *Colutea arborescens* in Düsseldorf wurden von anderen Bienen besucht als Blüten von *Colutea orientalis*, die sich am selben Fundort befanden. Die Blüten von *C. arborescens* wurden signifikant häufiger von *Apis mellifera* (Chi²-Test, $X^2 = 66,0$; $p < 0,0001$) und *Bombus terrestris* (Chi²-Test, $X^2 = 68,9$; $p < 0,0001$) besucht. Vertreter der Heide-Blattschneiderbienen (*Megachile ericetorum*) hingegen wurden signifikant häufiger an Blüten von *C. orientalis* beobachtet (Chi²-Test, $X^2 = 141$; $p < 0,0001$). Bienen der Art *Bombus pascuorum* wurden an beiden Arten etwa gleich häufig angetroffen (Chi²-Test, $X^2 = 1,4$; $p > 0,2$; Abb. 2A). Es konnte weiterhin beobachtet werden, dass nur *M. ericetorum* die Blüten bei jedem Blütenbesuch legitim öffneten und somit potenzielle Bestäuber von *C. orientalis* sind. Sie drückten das Schiffchen herunter und konnten so Nektar trinken und auch Pollen aktiv sammeln. Bei Blütenbesuchen von Westlichen Honigbienen (*A. mellifera*) und Hummelartigen (*B. terrestris* und *B. pascuorum*) hingegen konnten keine legitimen Blütenbesuche beobachtet werden. Sie setzten sich nicht auf das Schiffchen, sondern seitlich auf die Blüte und versuchten von dort mit ihrem Rüssel zwischen den Petalen hindurch Nektar zu trinken.

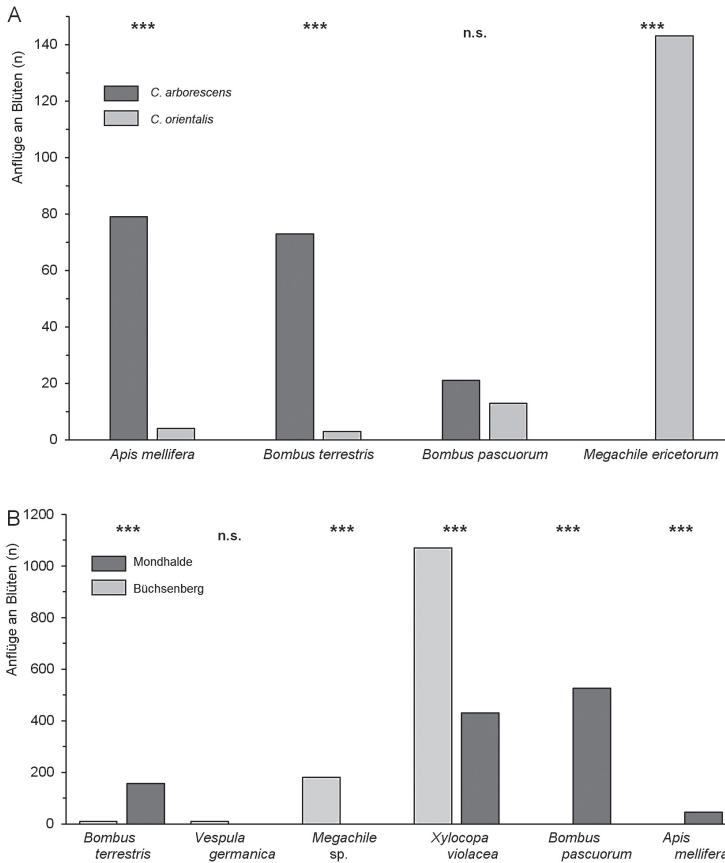


Abb. 2: A Anzahl beobachteter Blütenbesuche an *Colutea orientalis* und *Colutea arborescens* in Düsseldorf unterschieden nach Art der Blütenbesucher. Beobachtungszeit $t = 5 \times 30$ min. **B** Anzahl beobachteter Blütenbesuche an *Colutea arborescens* im Kaiserstuhl an zwei verschiedenen Fundorten, Mondhalde und Büchsenberg, unterschieden nach Art der Blütenbesucher. Beobachtungszeit $t = 5 \times 30$ min.

Fig. 2: A Number of observed flower visits on *Colutea orientalis* and *Colutea arborescens* in Düsseldorf for different flower visitors. Observation time $t = 5 \times 30$ min. **B** Number of observed flower visits on *Colutea arborescens* in the Kaiserstuhl at two different locations, Mondhalde and Büchsenberg, for different flower visitors. Observation time $t = 5 \times 30$ min.

Bei Beobachtungen der Blütenbesuche im Kaiserstuhl zeigten sich mehr potenzielle Bestäuber als in Düsseldorf. Sträucher von *C. arborescens* am Büchsenberg wurden vor allem von Vertretern von *B. pascuorum* (Chi²-Test, $X^2 = 132,0$; $p < 0,0001$), *B. terrestris* (Chi²-Test, $X^2 = 69,2$; $p < 0,0001$) und *A. mellifera* (Chi²-Test, $X^2 = 66,0$; $p < 0,0001$) besucht. Verglichen mit Blütenbesuchen dieser Arten wurden viele Blüten von *C.*

arborescens auch von Vertretern von *X. violacea* besucht. Allerdings konnten an der Mondhalde noch mehr Blütenbesuche von *X. violacea* an Blüten von *C. arborescens* beobachtet werden (Chi²-Test, $X^2 = 167$; $p < 0,0001$) als an Sträuchern am Büchsenberg (Abb. 2B). Eine geringe Anzahl an Vertretern von *Vespa germanica* konnte an der Mondhalde ebenfalls beobachtet werden (Chi²-Test, $X^2 = 3,65$; $p > 0,3$). Hier konnten jedoch nur Blütenbe-

suche von *Xylocopa violacea* und *Megachile* sp. als legitim eingestuft werden, Blütenbesuche von allen anderen Bienen waren illegitim.

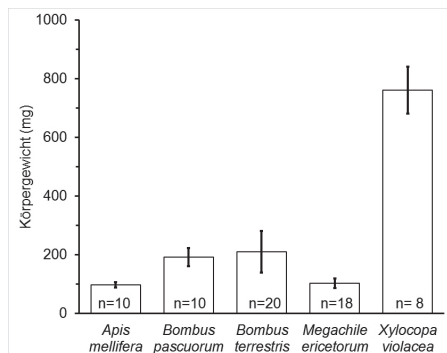


Abb. 3: Durchschnittliches Körpergewicht der beobachteten Blütenbesucher. Kruskal-Wallis-Test: $FG = 4$; $p < 0,001$; Mann-Whitney-U-Test; $p < 0,05$. Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

Fig. 3: Average body weight of the observed flower visitors. Kruskal-Wallis-Test: $df = 4$; $p < 0.001$; Mann-Whitney-U-Test; $p < 0.05$. Different letters indicate significant differences.

3.5 Untersuchungen zum legitimen Blütenbesuch

Die untersuchten Blattschneiderbienen benötigten bei einem legitimen Blütenbesuch an den Kontrollblüten (mit Höckern) eine durchschnittliche Zeit von $2,09 \text{ s} \pm 0,59 \text{ s}$ und durchschnittlich $1,33 \pm 0,47$ Ansätze der Mandibeln, bis sie sich einen festen Halt an der Blüte verschafft hatten. Bei präparierten Blüten (ohne Höcker) wurde mit einer durchschnittlichen Zeit von $7,81 \text{ s} \pm 1,87 \text{ s}$ signifikant mehr Zeit benötigt. Mit durchschnittlich $3,33 \pm 0,94$ Ansätzen der Mandibeln an der Fahne der Blüte waren auch hier signifikant mehr Ansätze nötig als bei einem Blütenbesuch an Kontrollblüten (Mann-Whitney-U-Test; $p < 0,001$; $n = 15$).

Alle beobachteten Bienen öffneten die Blüten auf dieselbe Art und Weise: Die Höcker auf der Fahne der Blüte werden zuerst beim Aufhebeln der Blüte als Führungsrinne

(Abb. 4) für ihre Mundwerkzeuge genutzt. So fanden die Bienen anscheinend leichter und schneller den Weg zum Nektar. Hatten die Bienen ihre Mandibeln zwischen den Höckern nach unten (Richtung Schiffchen) geschoben, dann hebelten sie die Blüte mit ihrem Körper auf. Dabei drückten die Mandibeln von unten gegen die Fahne, während gleichzeitig das Abdomen der Bienen nach unten bewegt wurde. Zusätzlich wurde das Schiffchen mit den Beinen nach unten weggedrückt. Hatten die Bienen so den Weg zum Nektar gefunden und konnten diesen durch ihren Rüssel aufnehmen, positionierten sie ihre Mandibeln um, sodass sie sich jeweils rechts und links von einem der beiden Höcker mit ihren Mandibeln festbissen (Abb. 4). Nach der Nektaraufnahme folgte das Pollensammeln durch Abbürsten. Blattschneiderbienen besitzen eine Ventralscopa, in der sie Pollen sammeln. Während eines Blütenbesuchs bürsteten sie den Stylus, an dem sich aufgrund der sekundären Pollenpräsentation der Pollen der Blüte befindet, mit ihren Beinen ab. Dieser Pollen sammelte sich in den feinen Härchen an der Bauchseite in der ventralen Scopa und kann so sicher ins Nest transportiert werden.

4. Diskussion

Die bislang umfassendsten Untersuchungen zu Kraftmessungen an Blüten der Fabaceae haben CORDOBA & COCUCCI (2011) durchgeführt. Vergleicht man die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit Ergebnissen dieser Autoren, fällt auf, dass die benötigte Kraft zum Öffnen einer Blüte von *Colutea* spp. höher ist als die von einigen anderen Fabaceae. Um Blüten von *Galactia latisiliqua* ($5 \text{ mN} \pm 2 \text{ mN}$) oder *Tipuana tipu* ($9 \text{ mN} \pm 4 \text{ mN}$) zu öffnen, welche ebenfalls einen reversiblen Blütenmechanismus wie *Colutea*-spp.-Blüten besitzen, wurden deutlich geringere Kräfte gemessen als die in der vorliegenden Arbeit gemessenen Kräfte zum Öffnen der Blüten von *Colutea arborescens* ($35 \text{ mN} \pm 18 \text{ mN}$) und



Abb. 4: Legitimer Blütenbesuch von *Megachile ericetorum* an *Colutea arborescens*. Die Biene nutzt den Höcker der Fahne zunächst als Führungsrinne (links), um mit dem Rüssel leichter den Weg zum Nektar zu finden. Hat die Biene den Nektar erreicht und kann diesen aufnehmen, greift die Biene mit ihren Mandibeln um. Sie beißt sich an einem Höcker fest (rechts) und kann sich so einen sicheren Halt an der Blüte verschaffen.

Fig. 4: Legitimate flower visit from *Megachile ericetorum* on *Colutea arborescens*. First, the bee uses humps on the flag as a kind of guide channel (left) to find the way to the nectar of the flower more easily. If the bee has found the nectar with her trunk and can ingest it, the bee encompasses her mandibles. The bee bites into one of the humps (right) and thus provides a safe support on the flower.

Colutea orientalis ($18 \text{ mN} \pm 6 \text{ mN}$). Allerdings gibt es auch Fabaceae, deren Blüten sich mit ähnlich viel Kraft öffnen lassen wie Blüten von *Colutea* spp. Bei Blüten von *Lathyrus odoratus* ($38 \text{ mN} \pm 6 \text{ mN}$), deren Blüten ebenfalls ihren Pollen sekundär auf dem Stylus präsentieren, an dem Blütenbesucher Pollen abbürsten müssen, wurden ähnlich hohe Kräfte zum Auslösen des Blütenmechanismus gemessen wie bei Blüten von *Colutea* spp. (CORDOBA & COCUCI 2011). Die benötigte Kraft zum Auslösen des Blütenmechanismus der Blüten von *Colutea* spp. hängt mit dem Aufbau der Blüten zusammen. Denn wie CORDOBA & COCUCI (2011) bereits beschrieben, besteht ein Zusammenhang zwischen morphologischem Aufbau und mechanischen Eigenschaften von Blüten. Die Blüten von *C. arborescens* und *C. orientalis* zeigen den gleichen morphologischen Aufbau. Allerdings sind Blüten von *C. arborescens* größer als Blüten von *C. orientalis*, was wahrscheinlich der Grund dafür ist, dass

zum Öffnen der Blüten von *C. arborescens* signifikant mehr Kraft benötigt wird als zum Öffnen der Blüten von *C. orientalis*.

Es besteht ein Zusammenhang zwischen dem Zustand des Blütenmals auf der Fahne der Blüte und der benötigten Kraft zum Öffnen der Blüte von *C. arborescens*. Bei Blüten mit intensivem Blütenmal auf der Fahne wird signifikant mehr Kraft zum Öffnen der Blüte benötigt als zum Öffnen von Blüten mit verblasstem Blütenmal. Es ist zu vermuten, dass das Blütenmal den Blütenbesuchern einen optischen Hinweis auf den Bestäubungszustand der Blüte gibt. Demnach würde eine noch nicht bestäubte Blüte von *C. arborescens* ein sehr ausgeprägtes Blütenmal auf der Fahne tragen, um möglichst viele Bestäuber anzulocken.

Es ist zu berücksichtigen, dass die alleinige Auswertung der gemessenen Kräfte an Blüten und des Körpergewichts der Bienen nicht ausreichend für eine Beurteilung der floralen Filter bei *Colutea* spp. ist. Im Freiland zeigte

sich, dass nur *Megachile* sp. und *Xylocopa violacea* Blüten von *Colutea* spp. legitim besuchen. Alle anderen Bienen können die Blüten nur illegitim besuchen. Es ist wahrscheinlich, dass florale Filter von *Colutea* spp. hier eine Rolle spielen und so einige Bienen vom legitimen Blütenbesuch ausschließen.

Megachile ericetorum besitzt, verglichen mit *Xylocopa violacea*, ein signifikant geringeres Körpergewicht. Bei legitimen Blütenbesuchen von *M. ericetorum* an Blüten von *C. arborescens* konnte beobachtet werden, dass die Heide-Blattschneiderbienen eine bestimmte Position auf dem Schiffchen der Blüte einnehmen und die Mundwerkzeuge einsetzen, um optimal foragieren zu können. Es scheint, als würden Vertreter von *M. ericetorum* eine bestimmte Technik anwenden, um einen legitimen Blütenbesuch zu erreichen. Bei genauerer Betrachtung des legitimen Blütenbesuchs von *M. ericetorum* zeigte sich, dass Blattschneiderbienen die Blüten von *C. arborescens* mit ihren Mandibeln aufhebeln und so das Schiffchen mit ihrem Körper, beziehungsweise mit ihren Beinen, herunterdrücken können. Die Höcker der Blüte dienen dabei als Hilfestellung zum Aufhebeln des Schiffchens. Der legitime Blütenbesuch von *Megachile* sp. spricht für die Technikhypothese, schließt aber die Krafthypothese nicht aus, denn Kraft ist ebenfalls zum Öffnen der Blüten nötig. Ausschlaggebende Faktoren des legitimen Blütenbesuchs von *Megachile* sp. sind die genutzte Technik und die Inanspruchnahme der Höcker auf der Fahne der Blüte.

Berechnet man das durchschnittliche Körpergewicht von *X. violacea* von 761 mg \pm 75 mg mit der Formel $F = m * g$ in Kraft um, so beträgt die Gewichtskraft lediglich 7 mN \pm 1 mN. Das alleinige Gewicht der Großen Holzbiene ist kleiner als die Kraft, die nötig ist, um den Blütenmechanismus auszulösen, sodass das alleinige Gewicht selbst der großen und schweren Biene nicht ausreicht, um die Blüten von *Colutea* spp. legitim zu besuchen. Auch Individuen von

X. violacea sind darauf angewiesen, ihre Kraft mittels geeigneter Technik zu erhöhen, um den legitimen Blütenbesuch zu ermöglichen. Bei Beobachtungen des legitimen Blütenbesuchs von *X. violacea* fiel auf, dass die Bienen eine gewisse Technik beim Blütenbesuch anwenden. Auch sie landen mit dem Kopf zur Fahne gerichtet auf dem Schiffchen der Blüte und nutzen ihre großen Mundwerkzeuge, um die Blüte am Grund der Fahne, wo sich die Höcker befinden, aufzuhebeln.

4.1. Floraler Filter bei *Colutea*: Kombination aus Kraft und Technik

Aufgrund der Ergebnisse der Kraftmessungen an Blüten und der zusätzlichen Beobachtungen der legitimen Blütenbesuche von *Megachile ericetorum* an Blüten von *Colutea arborescens* kann man darauf schließen, dass es sich bei Blüten von *Colutea* spp. um einen floralen Filter durch eine Kombination aus Kraft und Technik handelt. Besitzen blütenbesuchende Bienen weder ausreichend Kraft noch die Technik, um die Blüten zu öffnen, indem das Schiffchen der Blüte heruntergedrückt wird, so werden sie vom legitimen Blütenbesuch ausgeschlossen und können die Blüte höchstens illegitim besuchen. Dieser florale Filter führt dazu, dass Blüten von *Colutea* spp. nur von *Xylocopa* spp. und *Megachile* spp. legitim besucht werden und nur diese als Bestäuber der Blüte wirken können.

Durch mechanische florale Filter wird nur bestimmten Bienen der Zugang zu den Blüten gewährt, was zum reproduktiven Vorteil der Pflanze ist (CASTELLANOS et al. 2004). Florale Filter können aber auch vorteilhaft für die Reproduktion der Bestäuber sein, denn eine Spezialisierung von Blüte und Bestäuber bedeutet eine Konkurrenzvermeidung für beide. Durch florale Filter bei Blüten von *Colutea* spp. werden nur Blattschneiderbienen und Holzbiene zum legitimen Blütenbesuch zugelassen, sodass nur ihnen der Zugang zu Nektar und zum

Pollen gelingt und sie mit keinen weiteren Bienenarten um diese Ressourcen konkurrieren müssen. Durch den Einsatz von mechanischen floralen Filtern durch Kraft und Technik bei Blüten von *Colutea* spp. werden kleinere und somit auch schwächere Bienen wie *Apis mellifera* vom legitimen Blütenbesuch ausgeschlossen. Größeren Bienenarten wie der Holzbiene wird der legitime Blütenbesuch durch ihr hohes Körpergewicht und zusätzlich angewandte Technik ermöglicht. Diese haben solch eine Körpergröße, dass ein Kontakt zwischen dem Körper der Biene und den Reproduktionsorganen der Blüten während des legitimen Blütenbesuchs unvermeidlich ist. *Xylocopa* spp. sammelt Pollen überwiegend in ihrem Kropf; allerdings besitzt sie an den Beinen eine kräftige und dichte Behaarung, sodass während eines Blütenbesuchs dort Pollen hängenbleibt, welcher dann zur nächsten Blüte getragen wird (SCHREMMER 1972). Auch bei Blütenbesuchen von *Megachile* spp. findet eine gezielte Pollenablagerung und ein Kontakt zu den Reproduktionsorganen statt, denn die Blattschneiderbienen gehören ebenfalls zu den Spezialisten und garantieren mit ihren immer gleichen Bewegungsabläufen während der Blütenbesuche eine gezielte Anbringung und vor allem auch Weitergabe des Pollens (WESTERKAMP 1993). Die Blattschneiderbiene gehört zu den Bauchsammlern und transportiert den gesammelten Pollen in ihrer ventralen Scopa, wodurch sie sich als Bestäuber für Blüten von *Colutea* spp. sehr gut eignen. Dadurch, dass Blattschneiderbienen während des legitimen Blütenbesuchs mit ihrer Scopa direkt oberhalb des Schiffchens sitzen und die Reproduktionsorgane während des Nektartrinkens freilegen, können diese Kontakt zum Pollen in der Scopa haben.

5. Fazit

Anhand unserer Kraftmessungen an *Colutea* spp.-Blüten und den Beobachtungen der

Blütenbesuche kann eine Beurteilung des mechanisch floralen Filters von *Colutea* spp. dahingehend getroffen werden, dass dieser aus einer Kombination von Kraft und Technik besteht. Es ist zwar eine gewisse Kraft nötig, um Blüten von *C. arborescens* und *C. orientalis* legitim besuchen zu können, aber auch die große und starke *Xylocopa violacea* wendet ebenso wie *Megachile* sp. eine spezielle Technik an, um erfolgreich fouragieren zu können.

Danksagung

Gedankt sei CLAUDIA GACK, ARNO BOGENRIEDER und ALBERT REIF für Fundort- und Flugzeitinformationen sowie dem Regierungspräsidium Freiburg und der Unteren Landschaftsbehörde Düsseldorf für Genehmigungen.

Literatur

- ALEXANDERSSON, R., & JOHNSON, S.D. (2001): Pollinator mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society* 269: 631-636.
- AMARAL-NETO, L., WESTERKAMP, C., & MELO, G. (2015): From keel to inverted keel flowers: functional morphology of 'upside down' papilionoid flowers and the behavior of their bee visitors. *Plant Systematics and Evolution* 301: 2161-2178.
- CASTELLANOS, M.C., WILSON, P., & THOMSON, J.D. (2004): 'Antibee' and 'pro-bird' changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 876-885.
- CORDOBA, S.A., & COCUCCI, A.A. (2011): Flower power: its association with bee power and floral functional morphology in papilionate legumes. *Annals of Botany* 108: 919-931.
- GRANT, V., & GRANT, K.A. (1965): Flower pollination in the *Phlox* family. Columbia University Press, New York.
- IRWIN, R.E., ADLER, L.S., & BRODY, A.K. (2004): The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology* 85: 1503-1511.

- JOHNSON, S.D., HARGREAVES, A.L., & BROWN, M. (2006): Dark, bitter-tasting nectar functions as a filter of flower visitors in a bird-pollinated plant. *Ecology* 87: 2709-2761.
- JOHNSON, S., & STEINER, K. (2000): Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140-143.
- MÜLLER, A. (1996): Convergent evolution of morphological specializations in central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 235-252.
- PRAZ, C.J., MÜLLER, A., & DORN, S. (2008): Specialized bees fail to develop on non-host pollen: do plants chemically protect their pollen? *Ecology* 89: 795-804.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Wien, Österreich.
- RAGUSO, R.A. (2008): Start making scents: the challenge of integrating chemistry into pollination ecology. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 196-207.
- REITH, M., CLASSEN-BOCKHOFF, R., & SPECK, T. (2006): Biomechanics of *Salvia* flowers: the role of lever and flower tube in specialization on pollinators. Pp. 123-145 in: HERREL, A., SPECK, T., & ROWE, N.P. (eds): *Ecology and biomechanics. A mechanical approach to the ecology of animals and plants*. Taylor & Francis; Boca Raton.
- RHOADES, D.F., & BERGDAHL, J.C. (1981): Adaptive significance of toxic nectar. *American Naturalist* 117: 798-803.
- RSTUDIO (2016): RStudio: Integrated development for R. RStudio, Inc., Boston, USA.
- SCHIESTL, F.P. (2010): The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters* 13: 643-656.
- TEPPNER, H. (1988): *Lathyrus grandiflorus* (Fabaceae-Vicieae): flower structure, function and *Xylocopa violacea*. *Phyton (Horn)* 28: 321-336.
- TUTIN, T.G. (1972): *Flora Europaea*. Cambridge University Press (New York) 2, 107.
- WESTERKAMP, C. (1993): The co-operation between the asymmetric flower of *Lathyrus latifolius* (Fabaceae-Viaceae) and its visitors. *Phyton (Horn)* 33: 121-137.
- WESTERKAMP, C., & CLASSEN-BOCKHOFF, R. (2007): Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? *Annals of Botany (Oxford)* 100: 361-374.

B. Sc. Nicoline Gappel
 Dr. Petra Wester
 Prof. Dr. Klaus Lunau
 Institut für Sinnesökologie
 Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
 Universitätsstraße 1
 D-40225 Düsseldorf
 E-Mail: lunau@uni-duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Gappel Nicoline, Wester Petra, Lunau Klaus

Artikel/Article: [Schwergängige Blütenmechanismen selektieren Bestäuber: Florale Filterwirkung bei den Blasensträuchern *Colutea arborescens* und *Colutea orientalis*. Hard-moving Floral Mechanisms Select Pollinators: Floral Filter Effect of the Bladder Sennas *Colutea arborescens* and *Colutea orientalis* 69-81](#)