

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

Blütenbiologische Beobachtungen an Labiaten*.

(Nektar- und Pollendiebstahl.)

Von

Fritz Schremmer, Wien.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Mai 1952.)

Die klassischen Blütenbiologen, deren hervorragende Beobachtungsgabe und umfangreiches Wissen wir keineswegs geringschätzen dürfen, sind mit ihren teleologischen Erklärungen vielfach übers Ziel geschossen. Sie haben in der Überzeugung von der Richtigkeit ihrer Ansichten — ihre Beobachtungen haben ihre Gültigkeit ja behalten — jede morphologische Besonderheit in der Blütenregion als im Dienste der Bestäubung stehend betrachtet oder als Schutzmittel der Blüten gegen ungerufenen Insektenbesuch angesehen. Bei der großen Fülle der Objekte, die sie bearbeiteten, ist eine detaillierte Beobachtung der Besucher einer Blütenart gar nicht zu verlangen. Sie haben offenbar, gestützt auf ihre Erfahrungen und Beobachtungen an anderen Blütenformen auch die Bestäubung von Blüten beschrieben, bei denen sie den Bestäubungsvorgang, d. h. die Tätigkeit der Insekten während des Blütenbesuches nicht oder nur flüchtig beobachtet hatten.

Die speziellen Angaben aus dieser Periode der klassischen Blütenbiologie, in der die Insekten zu sehr vermenschlicht gesehen wurden, bedürfen vielfach einer Revision. Dem heutigen Beobachter steht neben einer besser fundierten Kenntnis der sinnesphysiologischen Fähigkeiten wichtiger Blumenbesucher auch das technische Hilfsmittel der Photographie zur Verfügung, die in vielen Fällen erst ein objektives Erfassen der Tätigkeit blumenbesuchender Tiere erlaubt.

Die Kritik an der teleologischen Betrachtungsweise der klassischen Blütenbiologen soll keine Überheblichkeit diesen erfahrenen Beobachtern gegenüber sein, sondern soll nur anzeigen, daß eine Fortsetzung und Vertiefung ihrer Arbeit, jedoch ohne Teleologie, möglich und notwendig ist.

Herrn Prof. Dr. FRANZ RUTTNER zu seinem 70. Geburtstag gewidmet.

In den vergangenen Jahrzehnten hat die experimentelle Blütenbiologie die in Verruf geratene stark spekulative Richtung verdrängt. Es erscheint mir jedoch heute wieder notwendig, mit den erweiterten Kenntnissen ausgerüstet, in die freie Natur hinauszugehen und nochmals zu beobachten. Die Beobachtungen können neben ihrem unmittelbaren Wert auch Anstoß zu neuen Experimenten geben und so zu einer fortschreitenden Vertiefung unserer Kenntnisse der so rätselvollen mutualistischen Beziehungen zwischen Blumen und blumenbesuchenden Tieren führen. Die Wechselbeziehung zwischen Blumen und Insekten zeigt sich besonders markant in jenen Fällen, wo die Gestalt der Blume mit der Gestalt des Besuchers oder seinen Organen zum Nahrungserwerb harmoniert. Diese gestaltliche Korrelation ist es, welche uns vielfach erlaubt, aus der Blütenform auf den Bestäuber zu schließen. Diese Tatsache hat schon frühzeitig zu einer Gruppierung der tierblütigen Pflanzen geführt, die ökologisch betrachtet Lebensformtypen bezeichnen würde. Diese Blumentypen sind in ihrer Gestalt, Nektarbergung, Färbung, Duftabsonderung auf einen bestimmten Besucherkreis, manchmal nur auf eine oder wenige Besucherarten abgestimmt. Diese spezialisierten Blumen werden jedoch nicht nur von den mit ihnen gestaltlich korrelierten Besuchern (legitime Bestäuber) ausgebeutet, sondern vielfach auch von anderen Blumeninsekten (illegitime Besucher).

Gerade die Beobachtung jener illegitimen Besucher, die Nektar und Pollen aus den Blüten holen, ohne den Gegendienst der Bestäubung zu leisten, erscheint mir sehr wertvoll. Derartige Beobachtungen können uns Aufschlüsse z. B. über die Fähigkeiten der Blumenbesucher geben, wie wir sie sonst nicht erfahren. Es ist durchaus nicht so, daß alle Blumen jeden ihrer Besucher in den Dienst der Bestäubung zwingen. Gerade die speziell angepaßten Blüten werden besonders häufig ausgeraubt. Bei den nicht spezialisierten *Umbelliferen* z. B., die Nektar und Pollen allen Insekten frei zugänglich darbieten, kommt Nektar- oder Pollendiebstahl nicht vor, weil eben jeder Besucher auch als Bestäuber tätig ist. Wenn man gegenüber dem guten Samenertrag der *Umbelliferen* feststellt, wie oft die Bestäubung und Samenbildung bei hochspezialisierten Blumen ausbleibt, muß man sich fragen, ob z. B. die komplizierte Blüte eines Löwenmauls oder einer Orchidee allein im Kampf ums Dasein durch Auslese des Passendsten entstanden gedacht werden kann. Wenn man unter Anpassung die Lebenstüchtigkeit, die bessere Eignung im Kampf um die Arterhaltung versteht, so ist für den unvoreingenommenen Beobachter eine *Umbellifere* jedenfalls besser angepaßt als eine ausgesprochene Falter- oder Hummelblume.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen über die Besucher zweier hochspezialisierter Labiaten sollen einen Beitrag zu dem ange deuteten Problemkreis liefern.

Beobachtungen an *Salvia glutinosa* L.

Salvia glutinosa L. ist unsere großblütigste *Salvia*art. Sie zeigt den bekannten und vielbesprochenen Schlagbaummechanismus in besonders klarer Ausprägung. Die ganze Pflanze, besonders Stengel und Blütenkelche, aber auch die Außenseite der Blüten ist drüsig-klebrig behaart. *Salvia glutinosa* L. ist im Gegensatz zu *Salvia pratensis* L. eine ausgesprochene Hummelblume, eng spezialisiert auf den Besuch unserer langrüsseligen Hummelarten. Nur diese wenigen Arten fungieren beim Nektarsaugen auch als wirkliche Bestäuber. Ich habe wiederholt und



Abb. 1. *Bombus mastrucatus* GERST. als Nektardieb an *Salvia glutinosa* L.

an verschiedenen Standorten *Bombus hortorum* L. und *Bombus agrorum* F. beim Nektarsaugen unter normaler Betätigung des Schlagbaummechanismus beobachtet. Im Gebiet von Lunz (Niederösterreich) beobachtete ich am Hang des Maiszinken auf einer Waldschlagfläche, auf der *Salvia glutinosa* L. reichlich blühte, häufig den kurzrüsseligen *Bombus mastrucatus* GERST. als Nektardieb. Diese bunt gezeichnete und struppig behaarte Hummelart besitzt kräftige, zum Anbeißen der Blumenkronröhren gut geeignete Mandibeln. Ich habe diese Hummelart noch niemals bei normalem Blütenbesuch beobachten können. Auch an *Salvia glutinosa* machte sie nie den Versuch, den Nektar auf normalem Wege zu erlangen; sie kroch nach der Landung auf der Außenseite der Blumenkrone (meist der Oberlippe) sofort zur Basis der Kronröhre und biß diese dorsolateral knapp über dem Kelchrand auf, um auf kurzem Weg zum Nektar zu gelangen. Das macht sie sehr geschickt und mit großer Ausdauer an zahlreichen Blüten. Die schon vorhandenen Bißlöcher werden jedesmal ausgenützt. Dabei war die Tatsache auffällig, daß die Tiere die Blüten nur links (von vorne gesehen) anbissen (Abb. 1). Auch nach Landung an der rechten Außenseite der Blüte kletterten sie über die Kronröhre nach links hinüber. Diese Beobachtung der „Rechts-“ bzw. „Linkshändigkeit“ der Hummeln wurde schon von SCHMUCKER (1930) an *Salvia Jurisicii* KOSANIN gemacht. Die Bißlöcher an den Blüten dieser *Salvia*art stammten

als Nektardieb. Diese bunt gezeichnete und struppig behaarte Hummelart besitzt kräftige, zum Anbeißen der Blumenkronröhren gut geeignete Mandibeln. Ich habe diese Hummelart noch niemals bei normalem Blütenbesuch beobachten können. Auch an *Salvia glutinosa* machte sie nie den Versuch, den Nektar auf normalem Wege zu erlangen; sie kroch nach der Landung auf der Außenseite der Blumenkrone (meist der Oberlippe) sofort zur Basis der Kronröhre und biß diese dorsolateral knapp über dem Kelchrand auf, um auf kurzem Weg zum Nektar zu gelangen. Das macht sie sehr geschickt und mit großer Ausdauer an zahlreichen Blüten. Die schon vorhandenen Bißlöcher werden jedesmal ausgenützt. Dabei war die Tatsache auffällig, daß die Tiere die Blüten nur links (von vorne gesehen) anbissen (Abb. 1). Auch nach Landung an der rechten Außenseite der Blüte kletterten sie über die Kronröhre nach links hinüber. Diese Beobachtung der „Rechts-“ bzw. „Linkshändigkeit“ der Hummeln wurde schon von SCHMUCKER (1930) an *Salvia Jurisicii* KOSANIN gemacht. Die Bißlöcher an den Blüten dieser *Salvia*art stammten

von Hummeln und waren stets (Ausnahmen 1%) rechts gelegen. Die Honigbienen, welche sich die Bißlöcher zunutze machten und die angebissenen Blüten reichlich besuchten, waren so stark an das Loch an der rechten Seite gewöhnt, daß sie sich schon im Anflug gegen die rechte Blütenflanke richteten.

Die Honigbiene *Apis mellifica* L., welche sehr häufig als sekundärer Nektardieb auftritt — sie selbst ist noch niemals beim Anbeißen von Blumenkronröhren beobachtet worden — konnte in dieser Eigenschaft an *Salvia glutinosa* L. bisher von mir nicht beobachtet werden. Ich vermute, daß es die klebrige Behaarung der Blumenkrone und des Kelches ist, welche der Honigbiene den Besuch verleidet. Dies erhellt auch aus den weiteren Beobachtungen über ihr Verhalten beim Pollendiebstahl.



Abb. 2. *Apis mellifica* L. kurz vor der Landung (beachte die Unschärfe der stark bewegten Vorderbeine!) an der Oberlippe einer Blüte von *Salvia glutinosa* L.

Als Pollendiebstahl bezeichne ich in Anlehnung an den gebräuchlichen Begriff Nektardiebstahl den Blumenbesuch eines Insekts, der zum Zweck der Pollentnahme ausgeführt wird, aber nicht zu einer Bestäubung führt. Pollendiebstahl an *Salvia* ist meines Wissens bisher nicht beschrieben worden.

Die Honigbiene fliegt die *Salviablüte* von vorne (Abb. 2) oder von der Seite her an und landet mit den Vorderbeinen außen an der sichelförmigen Oberlippe. In hängender Stellung, wobei sich das eine oder andere Hinterbein an der Unterlippe stützt, zwingt sie ihren Kopf und die Vorderbeine unter die Oberlippe, um aus den versteckt liegenden Antheren den Pollen herauszulösen (Abb. 3). Während des Fluges zur nächsten Blüte wird der Pollen gehösel. In beiden Abbildungen ist der Erfolg der Sammel­ tätigkeit an den gefüllten Körbchen an der Außenseite der Hinterschienen deutlich erkennbar. Die Honigbiene sammelt also den Pollen von *Salvia glutinosa*-Blüten, ohne den Schlagbaummechanismus zu betätigen. In der Regel kommt es dabei also nicht zu einer Bestäubung, da die Narbe der Blüte ziemlich weit vorragt und, wenn überhaupt, dann meist nicht mit einer pollenbelegten Körperstelle berührt wird.

Wenn die Biene eine Blüte verläßt, bemerkt man nicht selten, daß sie an den klebrigen Blüten mit ihren Beinen leicht haften bleibt und daß es

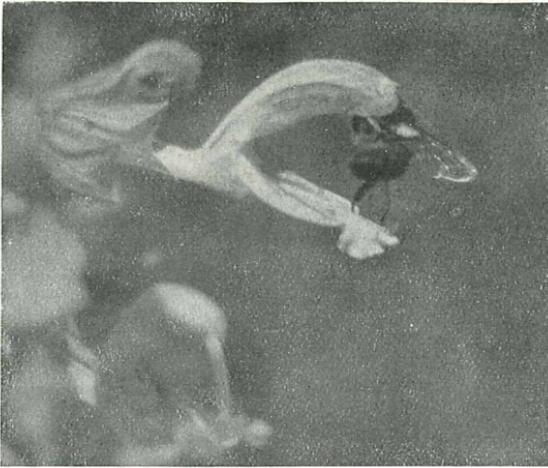


Abb. 3. Eine Honigbiene holt den Pollen direkt aus den von der Oberlippe überdachten Antheren einer Blüte von *Salvia glutinosa* L. (Pollendiebstahl).



Abb. 4. Eine Honigbiene betätigt den Schlagbaummechanismus beim Saugen an *Salvia pratensis* L.

ihre immerhin eine, wenn auch nicht große Anstrengung kostet, wieder loszukommen. Man gewinnt dabei den Eindruck, daß es ihr unangenehm ist. Aus diesem Verhalten ist zu schließen, daß ihr das Nektarsaugen aus den Hummelbißblöchern wegen der starken Klebrigkeit der Blüten verleidet ist.

Ein ganz anderes Verhalten beim Pollen- und Nektardiebstahl zeigt die Bauchsammelbiene *Megachile circumcincta* K. Ich habe den Vorgang schon 1941 kurz beschrieben. *Megachile* kriecht so in die *Salvia*-Blüte hinein, daß die Bauchbürste, der Pollensammelapparat dieser solitären Apide, dicht an die Antheren angelegt wird. Sie dreht sich nach der Landung so, daß der Rücken gegen die Unterlippe zeigt, ihre Beine die oberen Konnektivschenkel umklammern und die Antheren an die Bauchbürste angeedrückt werden. Unter der Last der Biene neigen sich die Konnektive gegen die

Unterlippe. Durch pumpende Bewegungen des Abdomens wird der Pollen aus den Antheren herausgebürstet und bleibt in den Haarkämmen der Bauchseite haften. Die gleiche Biene sammelt auch den Nektar der

Salvia-Blüten. In der verkehrten Lage, die sie beim Pollensammeln einnimmt, dringt sie tiefer gegen den Blütengrund vor, um mit ihrem kurzen Saugrüssel den Nektar zu erlangen. Da für diese Biene die Kronröhre viel zu eng ist, wird sie beim Vordringen gegen den Nektar der Länge nach seitlich aufgeschlitzt.

Eine kurze Mitteilung über Beobachtungen von *Apis mellifica* L. an *Salvia pratensis* L. soll hier vor allem deshalb angeführt und mit einer photographischen Aufnahme belegt werden, weil im „Handbuch der Blütenbiologie“ von P. KNUTH, das immer noch als wertvolles Nachschlagewerk benützt wird, die Honigbiene in der reichhaltigen Besucherliste von *Salvia pratensis* nicht aufscheint (KNUTH, II, 2. Teil, S. 229). Schon FRITSCH (1906) weist besonders auf diesem Umstand hin und berichtet (1906, 1927 bis 1933), daß er an *Salvia pratensis* auch regelmäßige *Apis mellifica* beobachtete. Ich selbst habe in der Gegend von St. Christofen (Niederösterreich) in verschiedenen Jahren *Apis mellifica* wiederholt und manchmal sogar als häufigen Besucher beobachten können. Die Biene betätigt den Schlagbaummechanismus ganz regulär, wobei der Pollen am Rücken des Abdomens zwischen den Flügeln aufgeladen wird (Abb. 4).

Beobachtungen an *Galeopsis speciosa* MILL.

Die an *Salvia glutinosa* L. gemachten Feststellungen über das Verhalten der Blumenbesucher beim Nektar- und Pollendiebstahl konnten durch Beobachtungen an *Galeopsis* ergänzt werden.

Die Blüten von *Galeopsis speciosa* MILL. sind ihrer Form nach reine Hummelblumen, ebenso eng spezialisiert für den Besuch langrüsseliger Hummelarten wie die von *Salvia glutinosa* (stenobomboide Hummelfutterpflanze, PITTIONI, 1942).

Die Blüten des bunten Hohlzahns waren an dem Standort¹, an dem die Beobachtungen gemacht wurden, durchschnittlich 30 bis 35 mm lang, gemessen vom Scheitel der Oberlippe bis zum Blütengrund innerhalb des Kelches. Das obere Drittel der geschlossenen Kronröhre ist deutlich erweitert, während der proximale Abschnitt eine enge (im Durchschnitt 2 mm Durchmesser) Röhre bildet (Abb. 5). Die Oberlippe bildet eine breit gewölbte Kuppe, welche die vier Staubblätter und die zweispitzige Narbe des Griffels überdacht. Auf die Besonderheit der reizbaren Narbenäste und die Antheren mit Deckel-

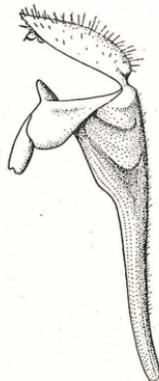


Abb. 5. Seitenansicht einer Blüte von *Galeopsis speciosa* L.

¹ Die Beobachtungen wurden Ende August bis anfangs September 1951 bei St. Christofen im Wienerwald gemacht.

einrichtung sei hier nur hingewiesen¹. Die Unterlippe ist insofern auffällig, als von ihr zwei hohle, zuckerhutförmige Zapfen aufragen, die gegen die Oberlippe weisen; man kann von unten her in sie hineinsehen. Diese vorragenden Zapfen engen den Eingang zum Blütengrund seitlich etwas ein. Sie dienen nicht, wie KERNER (1876) meinte, dazu, kleinere Insekten beim Hineinkriechen in die Blüte zu zwingen, an den Antheren vorbeizukriechen, sondern stellen nach allen meinen Beobachtungen eine Einrichtung dar, die eine streng mediane Führung der legitimen Bestäuber bewirkt. Diese strenge Führung hat zur Folge, daß der Pollen dem Insekt



Abb. 6. *Bombus hortorum* L. beim Nektarsaugen an einer Blüte von *Galeopsis speciosa* MILL.

stets an der gleichen Rückenstelle aufgeladen wird. Kleinere Insekten kriechen, wie ich an *Prosopis communis* NYL. und an *Halictus pauxillus* S.Н.К. wiederholt beobachtete, zwischen beiden Höckern einfach durch, ohne die Antheren zu berühren. Die Unterlippe zeigt eine deutliche Saftmalzeichnung, bestehend aus einem violetten Mittelfleck, der von den weißlich-gelben Seitenlappen der Unterlippe begrenzt wird. Dieser dunklere Fleck zeigt dem anfliegenden Insekt die Mitte der Landungsstelle und den Eingang zum nektarbergenden Blütengrund an.

Als legitime Bestäuber beobachtete ich *Bombus hortorum* L. (Abb. 6) und *Bombus humilis* ILL. Während *Bombus humilis* nur in den ersten Vormittagstunden bis gegen 10 Uhr an den Blüten zu sehen war, konnte ich *Bombus hortorum* bis zum Nachmittag beobachten, solange die Pflanzen nicht im Schlagschatten des nahen Auwaldes lagen. *Bombus agrorum* F. besuchte nur die Blüten der vereinzelt zwischen *Speciosa*-Pflanzen stehenden *Galeopsis pubescens* BESS. Die beiden langrüsseligen Hummelarten (*B. hortorum* und *B. humilis*) sammelten Nektar und Pollen gleichzeitig. Der Blütenstaub, der beim Einfahren in die Blüte mit der Thoraxbehaarung aus den Antheren herausgefegt wird, wird beim Zurückkriechen kurz vor dem Verlassen der Blüte mit den Mittelbeinen aus dem Haarpelz herausgebürstet. Die Abb. 7 läßt deutlich erkennen, wie das linke Mittelbein der Hummel gerade über den Thoraxrücken streicht, um den Pollen einzusammeln.

¹ Diese Besonderheiten waren mir zur Zeit meiner Beobachtungen noch nicht bekannt und ich habe sie daher damals nicht beachtet.

Neben diesen langrüsseligen Hummelarten, die sich als legitime Bestäuber an der Blüte betätigten, trat *Bombus terrester* L. als Nektardieb auf. Diese kurzrüsselige Hummel beißt die Kronröhre unterseits an der Basis knapp über dem Kelchrand an und saugt durch das Bißloch Nektar (Abb. 8). Warum diese Bißlöcher nicht auch von Honigbienen ausgenützt wurden, ist schwer zu entscheiden, wahrscheinlich hatten sie sie, da sie nicht allzu häufig waren, gar nicht entdeckt. Es ist aber durchaus zu erwarten, daß an andern Standorten oder vielleicht zu anderer Zeit die Honigbiene auch an *Galeopsis speciosa*-Blüten als sekundärer Nektardieb auftritt.

Das Verhalten der Hummeln an *Galeopsis*-Blüten bietet nur Allzubekanntes. Die anderen Besucher dagegen verdienen um so mehr Beachtung. In dem dichten Bestand von blühenden *Galeopsis speciosa*-Pflanzen hörte ich zunächst nur eifriges Bienengesumm, ohne jedoch Bienen an den Blüten zu sehen. Erst genaueres Beobachten und Verfolgen einzelner Bienen gab darüber Aufschluß. Die Honigbienen durchflogen langsam das Stengel- und Blattgewirr des Pflanzenbestandes und suchten die frisch abgefallenen, auf Blättern und am Boden liegenden *Galeopsis*-Blüten. An diesen suchten sie die offene Basis der Kronröhre auf und saugten daraus die noch vorhandenen Nektarreste. Diese Bienenschar sammelte offenbar mit solchem Erfolg, daß sie im Stock durch Tanz



Abb. 7. *Bombus hortorum* L. beim Pollensammeln kurz vor dem Verlassen einer *Galeopsis*-Blüte. Das linke Mittelbein hüstet den an der Thoraxbehaarung haftenden Pollen aus.



Abb. 8. *Bombus terrester* L. beißt die Kronröhre einer *Galeopsis*-Blüte unterseits knapp über dem Kelchrand auf, um zum Nektar zu gelangen.

ihren Genossen die ergiebige Trachtquelle mitteilte. So ist es wahrscheinlich zu verstehen, daß ich eine Zeitlang einige Honigbienen beobachtete, die sich an den noch an der Pflanze befindlichen Blüten zu schaffen machten und Saugversuche auch außen an der Kuppe der Oberlippe unternahmten. Die Mitteilung „an *Galeopsis speciosa* ist Nektar zu holen“ war offenbar zu ungenau.

Vereinzelt waren Honigbienen jedoch auch beim Pollensammeln an diesen Blüten zu sehen. Sie sammelten den Blütenstaub aber nicht auf die Art, wie ich sie vorhin für die Hummeln beschrieben habe, sondern verfuhrten ganz ähnlich wie beim Pollendiebstahl an *Salvia glutinosa*-Blüten; sie holten den Pollen direkt aus den Antheren. Dabei richtet sich die im Blüteneingang befindliche Honigbiene so auf, daß sie mit Kopf und Vorderbeinen unter die Oberlippe kommt und den Pollen aus den Antherenfächern herauslösen kann (Abb. 9). Da die Bienen bei dieser Tätigkeit den Kopf zwischen die Staubbeutel schieben, ist es wahrscheinlich, daß sie den Pollen beim Einsammeln mit er-



Abb. 9. *Apis mellifica* L. beim Pollensammeln an einer *Galeopsis*-Blüte.

brochenem Kropfinhalt anfeuchten und klebriger machen. Obwohl sich die Bienen beim Pollensammeln nicht dem Blütenbau entsprechend verhalten, so sind sie dabei doch als Bestäuber tätig, denn die Narbenspitzen stehen zwischen den Staubbeuteln und ragen nur wenig über sie nach unten vor, so daß eine Belegung der Narbe mit Pollen, der noch von einem früheren Besuch her an der Biene haftet, durchaus möglich und sehr wahrscheinlich ist.

Die an *Salvia glutinosa* in ganz gleicher Weise pollensammelnden Honigbienen sind dort dagegen nicht als Bestäuber tätig, da bei diesen Blüten die Narben in reifem Zustand weit aus der Oberlippe vorragen, so daß sie normalerweise von der Biene nicht berührt werden. An *Salvia glutinosa* betätigt sich die Honigbiene also als Pollendieb.

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten von *Megachile circumcincta* K. an *Galeopsis speciosa*. Zunächst ist hervorzuheben, daß verschiedene Individuen der gleichen Art sich an den Blüten durchaus verschieden benehmen. Während die einen sich als regelrechte Nektardiebe betätigen,

treten die anderen wohl als Bestäuber auf, aber sie zerschlitzen die Blüte beim Vordringen zum Nektar, so wie sie es an *Salvia glutinosa*-Blüten tun.

Die nektarraubenden *Megachile* landen außen an der Blüte und kriechen seitlich oder unterseits, an der Kronröhre hängend, bis zum Kelchrand hinunter und beißen dort mit ihren kräftigen Kaumandibeln ein Loch in die Blüte, durch welches sie den Nektar erreichen. (Abb. 10 und Abb. 14 c). Solche Individuen zeigten niemals eine mit Pollen beladene Bauchbürste. Wahrscheinlich dient der Nektarraub nur der Stillung des individuellen Nahrungsbedürfnisses und nicht der Futterkuchenbereitung für die Brut.

Viel häufiger ist *Megachile* beim gleichzeitigen Pollen- und Nektarsammeln zu beobachten. Das Verhalten dabei ist bemerkenswert gleichartig dem beim Besuch von *Salvia glutinosa*. Die Biene dreht sich nach der Landung im Blüteneingang so, daß sie mit dem Pollensammelapparat an ihrer Bauchseite die unter der Oberlippe stehenden Antheren ausbürsten kann. Das Herausbürsten des Pollens aus den Dekkelantheren geschieht durch pumpende Bewegungen des Abdomens. Pollensammelnde



Abb. 10. *Megachile circumcincta* K. beim Anbeißen der Kronröhre von *Galeopsis speciosa* MILL. (Beachte die dunkle — pollenleere — Bauchseite!)

Tiere zeigen eine durch die Pollenfüllung helle, weißliche Bauchseite. Nach dem Ausfeigen der Staubbeutel wird noch der Nektar gesammelt. Die Biene kriecht in der Pollensammelstellung, also mit dem Rücken zur Unterlippe zeigend, gegen den Blütengrund. Sie stemmt sich dabei mit den Hinterbeinen so fest an die Oberlippe, daß diese an dem quergelagerten „Gelenk“ (KERNER, 1876, S. 52 bis 53) nach oben aufgeklappt wird. Die Biene stemmt und drängt sich mit solcher Gewalt weiter in die Tiefe der Kronröhre hinein, daß diese regelmäßig einseitig aufgeschlitzt wird. Dabei entsteht aber nicht wie bei *Salvia glutinosa* ein durchgehender Riß, sondern die Blüte platzt nur seitlich auf; vorne bleibt eine Verbindungsbrücke zwischen Ober- und Unterlippe bestehen (Abb. 11, 14 a). Die Flanke der saugenden Biene ragt aus dem entstandenen Schlitz heraus; an der Haltung der Beine erkennt man deutlich die Rückenlage der Biene (Abb. 11). Die Biene verläßt die Blüte nicht etwa durch Zurückkriechen, sondern

gleich durch den entstandenen Schlitz. Das eigenartige Verhalten von *Megachile* beim Pollensammeln an *Salvia glutinosa* und *Galeopsis speciosa* gibt Anlaß zu einem kurzen Seitenblick auf das Problem der Bedeutung der Resupination von Blüten. In der älteren blütenbiologischen Literatur wird die Resupination als eine im Dienste der Bestäubung stehende Stellungsänderung (Drehung) betrachtet, weil man die Meinung vertrat, daß die Blüte erst nach ihrer Drehung dem Bestäuber eine geeignete

Anflug- und Sitzfläche darbietet. GOEBEL (1924), der die Resupination der Blüten als Entfaltungsbewegung auffaßt, kommt bei seinen Untersuchungen über die ältere Deutung dieser Erscheinung zu dem Ergebnis, daß bisher kein einziger Fall sicher nachgewiesen ist, bei dem die Resupination für die Bestäubung notwendig wäre.

Die ältere Deutung könnte nur dann richtig sein, wenn die Blütenbesucher stets raumorientiert, d. h. immer mit dem Rücken nach oben die Blüten besuchen würden. Wie verhalten sich aber tatsächlich die Insekten an resupinierten Blüten? SCHMUCKER (1930) berichtet vom Besuch der Honig-



Abb. 11. *Megachile circumcincta* K. beim Nektarsaugen an *Galeopsis speciosa* MILL. Die Biene hat beim Vordringen zum Nektar die Blüte seitlich aufgesprengt und ist durch den Spalt sichtbar.

biene an resupinierten Blüten von *Salvia Jurisicii* KOSANIN, daß sich die Bienen an diesen Blüten blütengerecht orientierten, d. h. beim Saugen mit dem Rücken nach unten zeigten. Die Raumorientierung spielte bei den erfahrenen Individuen keine Rolle. Neulinge allerdings versuchten zuerst raumorientierte Besuche, erlernten aber sehr rasch, sich blütengerecht zu benehmen, weil diese Art des Besuches, mit normaler Betätigung des Schlagbaummechanismus (nototribe Pollenaufladung), offenbar bequemer war.

HILDEBRAND (1865/66) beobachtete an *Salvia nutans* L., bei welcher infolge des Überhängens der ganzen Infloreszenz die Blüten rauminvers stehen, daß auch diese verkehrt stehenden Blüten von den Bienen blütenorientiert besucht wurden.

NOLL (1888) hat an künstlich verkehrten Blüten von *Aconitum* L. beobachtet, daß die Hummeln verkehrt einsteigen.

Auch CAMMERLOHER (1925) zeigt, daß für *Xylocopa* die Stellung der Blüte der Papilionacee *Canavalia ensiformis* D. C. belanglos ist.

Schon diese Beispiele widerlegen die alte Deutung der Resupination als zweckmäßige Einrichtung für den Insektenbesuch. Zumindest für die blumentüchtigsten Apiden dürfen wir also annehmen, daß sie imstande sind, sich den zygomorphen Bau einer Blüte auf Grund von Erfahrungen einzuprägen, d. h., daß sie es lernen, sich blütengerecht zu orientieren. Dafür spricht auch das Verhalten der pollensammelnden *Megachile*. Die an einer Labiatenblüte pollensammelnde *Megachile* ist im Vergleich zur Orientierung der legitimen Bestäuber (*Apis*, *Bombus*) dieser Blütenbauart um 180° gedreht. Für *Megachile* ist diese Haltung die allein zweckmäßige, denn nur in dieser verkehrten Lage bekommt sie den Pollen in ihren auf der Bauchseite gelegenen Sammelapparat. Würde sie wie die Hummeln in die *Salvia*-Blüte einfahren und den Schlagbaummechanismus betätigen, so wäre sie vielleicht ein geeigneter Bestäuber, aber sie würde den am Rücken abgeladenen Pollen nicht in die Bauchbürste befördern können, da ihre Beine nicht wie die der Hummeln zum Pollensammeln eingerichtet sind.

Wenn es demnach verschiedene Apiden (*Megachile*, *Apis*, *Bombus*, *Xylocopa*) erlernen, sich der Blütenform entsprechend zu benehmen, wenn sie also beim Besuch Ober- und Unterlippe unterscheiden lernen, so ist es verständlich, daß die ältere teleologische Deutung der Resupination zumindest für den Apidenbesuch nicht brauchbar ist.

Kehren wir zur Beobachtung der *Galeopsis*-Besucher zurück. Ein sehr auffälliger und an mehreren Tagen beobachteter Besucher war *Xylocopa valga* GERST. Es handelte sich stets um das gleiche Tier; es war leicht kenntlich an den ausgefransten Flügelrändern. Die kräftige, stahlblaue Holzbiene versuchte niemals auf normalem Wege den Nektar zu erreichen — was ihr wegen des kurzen Rüssels und des großen Körpers auch gar nicht möglich gewesen wäre — sondern setzte sich oben auf die Blüte; unter der Last der großen Biene wurde die Kronröhre etwas unterhalb der kelchartigen Erweiterung abgeknickt. Nachdem sich die Biene so auf der Blüte postiert hat, durchsticht sie mit den vorgestreckten Maxillen dorsal oder dorsolateral die Kronröhre und kriecht dann mit vorgestrecktem Kopf gegen den Blütenkelch; die eingestochenen Maxillen schneiden dabei wie ein Pflugscharmesser die Kronröhre der Länge nach auf. Am Kelchrand muß die Biene haltmachen, aber von hier aus erreicht sie schon den Nektar (Abb. 12). Die Abbildung zeigt die Biene in hängender Stellung — diese Lage ist viel seltener zu beobachten als die beschriebene —, aber die Blüte oberhalb der Biene ist noch vom vorhergehenden typischen *Xylocopa*-Besuch abgeknickt. Bald nach dem Verlassen der Blüte richtet sich diese wieder gerade, eine Verletzung ist nicht ohne weiteres erkennbar. Erst wenn man die Kronröhre zwischen zwei

Fingern seitlich etwas zusammengedrückt, klaffen die Ränder der Schnittlinie (Abb. 14 b) etwas auseinander.

Während meiner mehrtägigen *Galeopsis*-Beobachtungen stellte sich regelmäßig auch unser gewandtester Blütenbesucher, *Macroglossum stellatarum* L. ein. Mit erstaunlicher Schnelligkeit und Sicherheit findet er den Blüteneingang und holt den Nektar vom Grund der Kronröhre. Sein langer Saugrüssel erreicht den Nektar schon, bevor er noch mit Kopf oder Fühlern die Antheren berührt. Auch ein Abstreifen von Pollen mit dem Rüssel konnte ich nicht feststellen. Es mag jedoch vorkommen, daß er beim Zurückziehen des Rüssels auch die Antheren streift. Meinen Beobachtungen zufolge ist der Taubenschwanz an *Galeopsis speciosa*-Blüten reiner Nektardieb.



Abb. 12. *Xylocopa valga* GERST. als Nektarräuber an einer Blüte von *Galeopsis speciosa* MILL. Die oberhalb des Tieres stehende Blüte ist vom kurz vorher erfolgten Besuch noch etwas nach unten geknickt.

Es gibt also Nektardiebe mit zu kurzem und zu langem Rüssel. Daneben waren noch zwei kleine Apiden, eine Maskenbiene, *Prosopis communis* NYL. und eine Furchenbiene (*Halictus parvillus* SCHCK.) als Nektardiebe zu beobachten. Beide, nur 6 mm lang und sehr schmal, konnten ohne Schwierigkeit und ohne jedes Hindernis auch durch den

engen Röhrenteil der Blüte bis zum Nektar vordringen. Dabei zeigte sich, daß die Bienen nicht, wie KERNER (1876) annahm, über die vorspringenden Unterlippenhöcker kriechen und dabei die Antheren berühren, sondern daß diese kleinen Bienen einfach zwischen beiden Hohlzähnen durchlaufen, ohne jemals als Bestäuber zu wirken. Die Saftmalzeichnung der Unterlippe trägt offenbar zur guten Orientierung auch dieser Bienen bei, während die Hohlhöcker nur eine mechanische Führung für die legitimen Bestäuber darstellen.

KERNER (1898, II, S. 116) gibt für *Galeopsis speciosa* an, daß die Antheren einer durch einen Deckel verschlossenen Büchse gleichen und daß der Deckel nur von kräftigen Insekten aufgestoßen werden kann. Die Deckel, so meint KERNER, hätten den Zweck, unberufene Gäste vom Pollen fernzuhalten. Diese Annahme konnte durch Beobachtung im Freiland nicht bestätigt werden. Eine kleine Syrphide, *Sphaerophoria*

scripta L., beobachtete ich wiederholt beim Pollenfressen (Abb. 13). Es ist nicht anzunehmen, daß KERNER diese wenige Millimeter große Fliege zu den kräftigen Insekten oder berufenen Gästen gezählt hat. Es ist jedoch auch in diesem Fall gelegentlich eine Bestäubung durch diese Syrphide möglich, wenn nämlich am Labellum oder außen am Rüssel vom vorhergehenden Besuch Pollen haftet und an der Narbe abgestreift wird. Bei diesem kleinen Insekt ist jedoch das Nahrungsbedürfnis bald gestillt und in den Zwischenpausen sind die Tiere eifrig mit dem Reinigen ihres Körpers beschäftigt, so daß eine Pollenübertragung nur ausnahmsweise stattfinden wird.

Der Besucherkreis der sehr eng spezialisierten Blüten von *Galeopsis speciosa* L. ist also größer als man von vorneherein erwarten sollte. Der Morphologie der Blüte nach muß man langrüsselige Hummeln als legitime Bestäuber fordern. Die Blüte ist nämlich so gebaut, daß ihr distaler Teil kelchartig erweitert ist und den Körper einer großen Hummel aufnehmen kann. Die Erweiterung ist aber derart, daß der Hummelkörper, vor allem der Thorax, beim Einfahren in die



Abb. 13. Eine kleine Syrphide (*Sphaerophoria scripta* L.) beim Pollenfressen an *Galeopsis speciosa* MILL.

Blüte die Antheren und die Narbe streifen muß. Da bei den langrüsseligen Hummeln auch der ganze Kopf gestreckt ist, reicht er auch noch in den oberen Teil der verengten Kronröhre hinein und die Hummel erreicht dann mit gestrecktem Rüssel den Nektar auch im tiefsten Grund der Blüte.

Die Beobachtungen zeigten jedoch, daß nicht nur die legitimen, d. h. gestaltlich korrelierten Besucher als Bestäuber auftreten, sondern daß auch eine *Megachile*-Art häufig die Blüten bestäubt, obwohl sie beim Vordringen zum Nektar die Blütenkronröhre zersprengt.

Auch die pollensammelnde Honigbiene ist als Bestäuber tätig, sie zeigt aber keinerlei gestaltliche Korrelation mit der *Galeopsis*-Blüte. Die kleinen Apiden *Prosopis communis* NYL. und *Halictus pauxillus* SCHÖCK. und der langrüsselige Taubenschwanz sind als Nektardiebe zu bezeichnen, obwohl sie nicht in die *Galeopsis*-Blüten einbrechen. *Xylocopa valga* GERST., die die Kronröhre schlitzt, *Megachile circumcincta* K., *Bombus terrester* L., die sie aufbeißen, um zum Nektar zu gelangen, sind Nektar-

räuber. Die Syrphide *Sphaerophoria scripta* L. ist vorwiegend Pollendieb und nur gelegentlich auch Bestäuber.

Es erhebt sich nun die Frage, ob der Nektardiebstahl (Abb. 14) so verschiedener Insekten irgendeinen Nachteil für die Pflanze hat. Die Freilandbeobachtung zeigte, daß auch angebissene oder von *Xylocopa* geschlitzte Blüten von den langrüsseligen *Bombus*arten besucht und bestäubt wurden. Bei der Frage, ob der Nektardiebstahl von Nachteil ist, darf man nicht vergessen, daß die Nektarsekretion meist auch nach dem Diebstahl weitergeht, daß also auch ein späterer Besucher, wenn er nicht gerade unmittelbar

nach dem Nektarräuber ankommt, noch Nahrung findet.

Es ist daher eine Fehlspekulation, wenn WORGITZKY (1906) meint, daß bei *Salvia glutinosa* gegen den „beispiellosen Nektarraub der Steinhummel“ eine wenn auch geringfügige Kompensation dadurch geschaffen wurde, daß offenbar durch eine beginnende Neuanpassung das Nektarium vergrößert und die Sekretion gesteigert wurde. „Auch nach wiederholtem Besuch von Steinhummeln kann immer noch genügend frischer Nektar abgeschieden werden, um die neu ankommende Gartenhummel zu sättigen und sie so zu befriedigen, daß sie gerne die Blüten der Nachbarpflanzen aufsucht und daß sie die Fremdbestäubung vollzieht.“

Was WORGITZKY hier als Neuanpassung deutet, ist das normale Verhalten der Blüten. Auch bei sehr starkem Auftreten von Nektardieben, wenn also fast alle Blüten eines Standortes angebissen sind, bleiben nicht alle Blüten zur gleichen Zeit nektarleer.

An dem Standort, wo ich die mitgeteilten *Galeopsis*-Beobachtungen machen konnte, zeigten fast ausnahmslos alle Blütenkelche normalen Samenansatz. Die legitimen Bestäuber ließen sich durch gelegentlichen Mißerfolg beim Besuch der Blüten nicht abhalten, ihre Bemühungen fortzusetzen.

Die bisher mitgeteilten Beobachtungen zeigen aber auch, daß die Insekten gewissermaßen auf verschiedene Art und Weise mit den Blüten fertig werden, daß die Blüten nicht alle ihre Besucher in den Dienst der Bestäubung zwingen können. Spezialisierung auf einen engen Besucher-

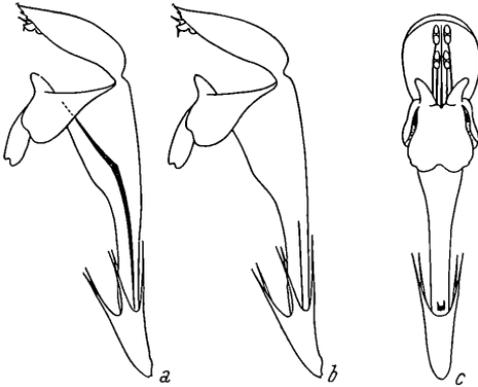


Abb. 14. Blüten von *Galeopsis speciosa* (halbschematisch). *a* durch *Megachile circumcincta* K. aufgeschlitzt, *b* Lage der Schnittlinie, wie sie von *Xylocopa valga* GERST. erzeugt wird, *c* von *Megachile circumcincta* K. erzeugtes Bißloch.

kreis birgt die Gefahren in sich, die jede Einseitigkeit mit sich bringt. Hätten z. B. langrüsselige Hummeln gerade in der Umgebung, wo die Pflanze blühte, aus irgendwelchen Gründen gefehlt, so wäre die Bestäubung wahrscheinlich weniger erfolgreich gewesen, denn die *Megachile*- und *Apis*-Besuche waren im Vergleich zum Hummelbesuch recht selten.

Eine Sammlung von Beobachtungen über das Verhalten gestaltlich nicht korrelierter Blütenbesucher scheint mit deshalb von Wert, weil wir daraus vielleicht ersehen, ob die phylogenetische Entstehung und das Erhaltenbleiben von „Spezialisten“ unter den Blüten denkbar ist, ohne daß gleichzeitig der korrelierte Bestäuber auftritt.

Zusammenfassung.

Es werden Freilandbeobachtungen über normalen und anormalen Blütenbesuch von *Salvia glutinosa* L. und *Galeopsis speciosa* MILL. mitgeteilt. An *Salvia glutinosa* L. wurden beobachtet: *Bombus hortorum* L. und *Bombus agrorum* F. als legitime Bestäuber; *Bombus mastrucatus* GERST. als Nektarräuber; *Apis mellifica* L. als Pollendieb; *Megachile circumcincta* K. als Pollen- und Nektardieb.

Über *Salvia pratensis* L. wird bemerkt, daß auch die Honigbiene als regelmäßiger Bestäuber auftritt.

An *Galeopsis speciosa* Mill. wurden beobachtet: *Bombus hortorum* L. und *Bombus humilis* SCHMIEDEKN. als legitime Bestäuber; *Bombus terrester* L. als Nektardieb; *Apis mellifica* L. a) beim Pollensammeln und b) beim Nektarsammeln an abgefallenen Blüten; *Megachile circumcincta* K. a) als Nektarräuber, b) beim Pollen- und Nektarsammeln, wobei die Blüte beim Vordringen zum Nektar seitlich aufgeschlitzt wird; *Xylocopa valga* GERST. als Nektardieb; *Macroglossum stellatarum* L. als Nektardieb; *Prosopis communis* NYL. und *Halictus pauxillus* SCHÖCK. als Nektardiebe; *Sphaerophoria scripta* L. beim Pollenfressen.

Literaturverzeichnis.

- CAMMERLOHER, H.: Blütenbiologie I. Sammlung Bornträger, 15, Berlin 1931.
 FRITSCH, K.: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1904. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1906. 135—160.
 — Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1906 bis 1914. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Kl., Abt. I, 136 bis 142 (1927—1933).
 GOEBEL, K.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. 2. Aufl., Jena: Fischer 1924.
 HILDEBRAND, F.: Über die Befruchtung der Salviaarten mit Hilfe von Insekten. Pringsheim Jahrb. f. wiss. Bot., 4, Leipzig 1865/66.
 HIMMELBAUR, W. und E. STIBAL: Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion der Gattung *Salvia* L. Teil I—III, Biol. gen. 8, 9, 10 (1932—34).
 KERNER, A.: Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Festschr. zum 25jähr. Bestehen der k. k. Zool. Bot. Ges. Wien 1876, 1—75.

- KERNER, A.: Pflanzenleben II, 2. Aufl. Leipzig und Wien: Bibliograph. Inst., 1898.
- KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie, 1, 2. Leipzig: Engelmann, 1898/99.
- KUGLER, H.: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln. V. Der Blütenbesuch von *Bombus terrester* L. *Planta*, Arch. f. wiss. Bot. 19, 279—298 (1933).
- Hummeln und Hummelblumen. *Naturwiss. Rundschau*, H. 6, 269—273 (1951).
- MÜLLER, H.: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig: Engelmann 1873.
- NOLL, F.: Über die normale Stellung zygomorpher Blüten. *Arb. Bot. Inst. Würzburg*, hrg. v. Sachs, 3 (1888).
- PITTIONI, B.: Hummeln als Blütenbesucher. *Mitteil. Bulg. Entomol. Ges. Sofia*, 12, 63—126 (1942).
- SCHMUCKER, TH.: Blütenbiologische und -morphologische Beobachtungen. *Planta*, Arch. f. wiss. Bot. 9, H. 4, 718—747 (1930).
- SCHREMMER, F.: Eine Bauchsammelbiene (*Megachile circumcincta* K.) als Zerstörer der Blüten von *Salvia glutinosa* *Zool. Anz.* 133, 230—232 (1941).
- TROLL, W.: *Roscoea purpurea* SM., eine Zingiberacee mit Hebelmechanismus in den Blüten. Mit Bemerkungen über die Entfaltungsbewegungen der fertilen Staubblätter von *Salvia*. *Planta*, Arch. f. wiss. Bot. 7, H. 1, 1—28 (1929).
- URBAN, S.: *Salvia* und Hummeln. *Naturwiss. Wochenschr. N. F.* 5, 473 (1906).
- WORGITZKY, G.: Zur Bestäubung von *Salvia glutinosa*. *Naturwiss. Wochenschr. N. F.* 5, 728—729 (1906).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1953

Band/Volume: [100](#)

Autor(en)/Author(s): Schremmer Fritz

Artikel/Article: [Blütenbiologische Beobachtungen an Labiaten*. 8-24](#)