©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 28	Fasc. 2	321–336	15. 12. 1988

Lathyrus grandiflorus (Fabaceae-Vicieae): Blüten-Bau, -Funktion und Xylocopa violacea

Von

Herwig TEPPNER

Mit 10 Abbildungen

Key words: *Fabaceae, Lathyrus* sect. *Lathyrus, Lathyrus grandiflorus, Leguminosae, Vicieae.* – Chromosome number, flower ecology, morphology. – Hymenoptera: Anthophoridae, Xylocopa violacea; Megachilidae, Megachile sp.

Summary

TEPPNER H. 1988. *Lathyrus grandiflorus (Fabaceae-Vicieae):* flower structure, function and Xylocopa violacea. – Phyton (Austria) 28 (2): 321–336, 10 figures. – German with English summary.

The asymmetrical flowers of *Lathyrus grandiflorus* are Xylocopa blossoms with specialized adaptions. The two halves on both sides of the median plane of the flower are functionally different. Only on the right side the downwards movement of the wing-keel-complex is easily possible. Females of Xylocopa violacea are tilting to the right side while sucking the nectar. The style is reaching around the body of the bee and deposits the pollen which serves the pollination on her backside on the front edge of the abdomen and in the constriction. The pollen for storage is collected on the hind legs and in the crop. The development of this adaption of the flower is understandable from the conditions in some other species of *Lathyrus* sect. *Lathyrus*.

Zusammenfassung

TEPPNER H. 1988. *Lathyrus grandiflorus (Fabaceae-Vicieae):* Blüten-Bau, -Funktion und Xylocopa violacea. – Phyton (Austria) 28 (2): 321–336, 10 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Die asymmetrischen Blüten von *Lathyrus grandiflorus* sind Holzbienenblumen mit speziellen Anpassungen. Die Blüten-Hälften beiderseits der Mediane sind in funktioneller Hinsicht ungleichwertig. Das Abwärtsdrücken des Flügel-Schiffchen-Komplexes ist nur auf der rechten Blütenseite leicht möglich. Xylocopa violacea-Weibchen kippen beim Nektarsaugen auf diese Seite, der Körper wird vom gekrümmten Griffel umfaßt und der der Bestäubung dienende Pollen wird auf der Oberseite am Vorderrand des Abdomens und in der Taille aufgetragen. Der Vorratspollen wird auf den Hinterbeinen und im Kropf transportiert. Das Zustandekommen dieser

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Anpassung der Blüte wird aus den Verhältnissen bei einigen weniger spezialisierten Arten von *Lathyrus* sect. *Lathyrus* verständlich.

Lathyrus (sect. *Lathyrus*, vgl. KUPICHA 1983) *grandiflorus* SIBTH. & SM. ist eine durch ihre prächtig gefärbten, großen, in meist zwei bis fünfblütigen Blütenständen stehenden, mehrere Tage offenen Blüten sehr auffällige Art. Sie ist in den mittleren und oberen Waldstufen der Gebirge der südlichen Balkanhalbinsel, S-Italiens und Siziliens verbreitet.

Im Jahre 1977 gelang es auf einer Institutsexkursion im Pelister-Massiv in Mazedonien (Jugoslawien) zu einem Stück der holzigen Rübe von *L. grandiflorus* zu kommen. Die Pflanze entwickelte sich in den Folgejahren in einem Garten in Graz so gut, daß einige Beobachtungen, insbesondere blütenökologischer Art, angestellt werden konnten.

1. Material

Lathyrus grandiflorus, Herkunft: Jugoslawien, SW-Mazedonien, Umgebung von Bitola, Pelister, NO-Abfall, ca. 1650 m; Granit; Grobblockwerk mit *Corylus avellana*- und *Acer heldreichii*-Gebüsch in der Höhenstufe des *Pinus peuce*-Waldes; 13. 7. 1977; leg. H. TEPPNER.

Zunächst stand nur die in einem Garten in Graz-Gries, Florianigasse, aus dem transplantierten Stück gezogene Pflanze zur Verfügung, ab 1983 auch Sämlinge davon. Zur Hauptblütezeit im Juni sind täglich einige hundert Blüten offen.

Zu Vergleichszwecken wurden auch die folgenden Arten aus *L.* sect. *Lathyrus* untersucht:

L. odoratus L.: aus dem Blumenhandel.

L. sylvestris L.: Steiermark, Grazer Bergland, Graz-Straßgang, Florianiberg.

L. tuberosus L.: Steiermark, Graz-Gries, Staatsbahnstraße, Bahndamm.

L. undulatus BOISS., Herkunft: Türkei, Umgebung von Bursa, Ulu Dăg (Bithynischer Olymp), ca. 720 m; Randsaum eines *Castanea sativa*-Waldes mit *Fagus orientalis* und *Hypericum calycinum*; 8. 7. 1978; leg. H. TEPPNER. – Kult. in einem Garten in Graz-Gries, Florianigasse.

Die Xylocopa violacea-Individuen gehörten einheimischen Wildpopulationen an (*L. grandiflorus* wurde innerhalb des Areals von X. violacea verpflanzt) und wurden in keiner Weise beeinflußt. Das Bestimmen erfolgte nach den beim Beobachten registrierten Merkmalen und nach den Photos auf Grund der in FRIESE 1901: 198–205 enthaltenen Beschreibungen. Der Verfasser muß allerdings gestehen, daß keine Belegexemplare existieren, da er es angesichts der geringen Individuenzahl (maximal 4–5 Weibchen gleichzeitig im Garten, Männchen nur einzeln) nicht übers Herz gebracht hat, eines der Tiere zu töten.

2. Blütenbesuch

2.1. Xylocopa violacea-Weibchen

In den ersten Jahren wurde hin und wieder Besuch der Blüten durch eine Xylocopa beobachtet. Seit 1984 sind jedes Jahr mehrere Holzbienen ständige und regelmäßige Besucher der *L. grandiflorus*-Blüten. Die – jah-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

reszeitlich gesehen – ersten Flüge von Xylocopa wurden, selten und unregelmäßig, ab Anfang Mai an besonders warmen Tagen beobachtet. Die Hauptflugzeit deckte sich hier genau mit der Blütezeit von *L. grandiflorus*, die zwischen 20. Mai und den ersten Junitagen beginnt und Anfang Juli (spätestens etwa gegen den 10. Juli) endet. Danach war Xylocopa im Juli wieder nur sporadisch zu sehen. Schließlich wurden im September einige Flüge registriert.

Die Tiere fliegen bei schönem, warmen Wetter meist von ca. 7 Uhr 30 bis 18 Uhr, an vereinzelten Tagen sogar bis 19 Uhr. Einzelne Bienen beginnen die Sammeltätigkeit an *L. grandiflorus* schon ab 5 Uhr (MEZ). Die Holzbienen kommen auf ihren Runden durch das Gebiet laufend zum *Lathyrus,* um nach Besuch einer meist großen Zahl von Blüten wieder weiterzufliegen.

Xylocopa landet ± parallel oder leicht schräg zur Längsachse der Blüte auf dem Flügel-Schiffchen-Komplex und zwängt den Kopf mit vorgestrecktem Rüssel (Stechsaugrüssel nach SCHREMMER 1972) unter den Nagel und die Plattenbasis der Fahne, die als Widerlager wirken, um zum Nektar zu gelangen. Die Hinterbeine umfassen den Flügel-Schiffchen-Komplex fest (und meist ohne oder ohne allzuviel nachgreifen zu müssen) von außen. (Werden im Öffnen begriffene Blüten besucht, werden die Hinterbeine abgespreizt und halten die nach abwärts gefalteten Seiten der Fahne auseinander.) Die Krallen der Mittelbeine greifen meist in die Gruben vor der Plattenbasis der Flügel, die der Vorderbeine meist im Bereich der Basis der Flügelplatten. Das Abdomen macht während des Nektarsaugens starke, „pumpende" Bewegungen. Durch die Biene wird der Flügel-Schiffchen-Komplex schräg nach links unten gedrückt und das Tier kippt, ja fällt geradezu auf die rechte Seite der Blüte (Abb. 1, 2). Dabei fährt der durch das Abwärtsdrücken des Schiffchens freigelegte, sichelförmig gekrümmte Griffel rechts zwischen dem 2. und 3. Beinpaar der Biene nach oben in die Einschnürung der Taille bis auf deren linke Seite. Der Griffel umgreift so den Insektenkörper in der Taille, die Biene wird wie von einem Arm aufgefangen. Der Griffel reibt dabei, mit der konkaven Seite der Griffelbürste, dorsal an der Vorderseite des Abdomens entlang und lagert in erster Linie hier, aber auch am dorsalen Hinterrand des Thorax und in der Taille große Mengen der etwas teigigen Pollenmasse ab (Abb. 1–3; über die Beschaffenheit des Pollens von *L. latifolius* vgl. KNOLL 1930: 659–660). Die Narbe kommt dabei mit dem hier schon vorhandenen Pollen in Kontakt. Ist schon eine größere Pollenmenge appliziert, werden durch die Griffelspitze bzw. Narbe oft Pollenbröckchen wieder losgelöst und fallen ab. Bei reichlichem Pollenangebot kann die Pollenmasse geradezu auf die angrenzenden Oberseiten von Abdomen und Thorax überquellen. Vom Vorbeistreifen des Griffels her bekommt die rechte Körperseite, insbesondere das rechte Hinterbein, direkt Pollen, und auch die Hinterseite des rechten Mittelschenkels

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

trägt meist reichlich Pollen; beim Verlassen der Blüte halten manche Individuen ihren Körper gestreckt und fliegen ohne weitere Tätigkeit ab. In der Regel jedoch krümmen die Bienen, nachdem sie sich der Umklammerung durch den Griffel entzogen haben und während das Schiffchen wieder aufsteigt, ihren Körper auf, fahren dabei mit der Zunge bzw. dem Rüssel von der Basis des Schiffchens entlang der offenen Oberseite in Richtung zur Schiffchenspitze, nehmen in dieser „aufgebäumten" Haltung durch einige rasche Bewegungen der dem Körper angewinkelten Vorderbeine mittels der Tarsen Pollen von der gerade noch aus dem Schiffchen ragenden Griffelbürste (Abb. 5) und fliegen rasch ab; die Griffelbürste wird wieder im Schiffchen eingeschlossen. Einzelheiten der folgenden Vorgänge waren wegen der Schnelligkeit der Bewegungen der Biene nicht genau zu verfolgen. Auf jeden Fall wird im Flug gehöselt, das ließ sich einige Male sicher beobachten. Der mit den Vorderbeinen abgenommene Pollen muß nach der ausführlichen Darstellung von SCHREMMER 1972 durch die Mundwerkzeuge abgekämmt werden und in den Kropf gelangen.

Sehr selten kommt der geschilderte Bewegungsablauf nicht zustande, so kann, besonders bei im Abblühen befindlichen Blüten, die Biene sich so verhalten, daß der Griffel unter ihrem Körper vorbeifährt.

Die Biene sammelt den Pollen, der vom Griffel auf Beine, Körperflanken und Unterseite abgegeben wird, auf Tarsus, Tibia und Femur der Hinterbeine, wobei stets das rechte Bein, das am Griffel vorbeistreicht,

---

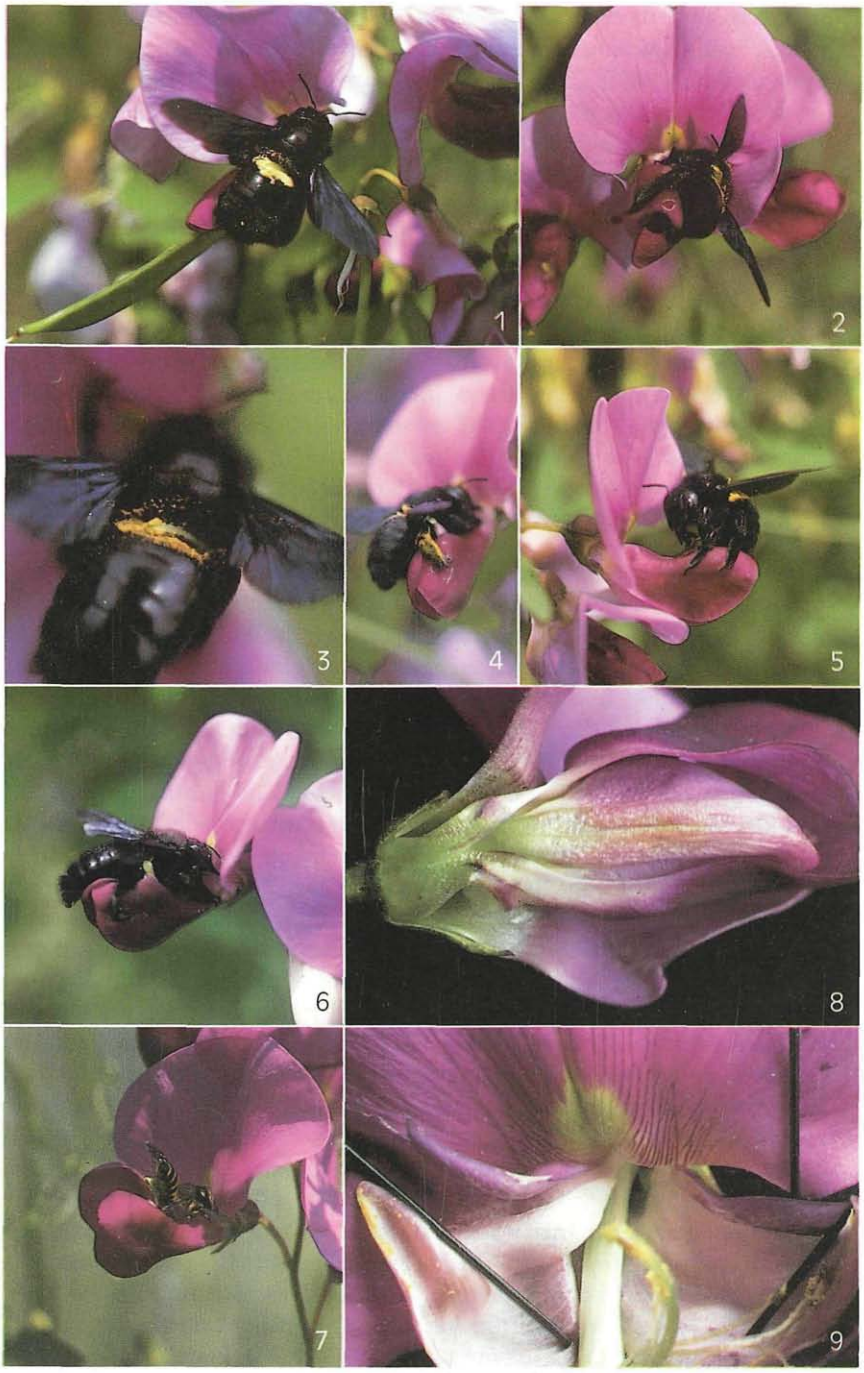
Abb . 1–5. Xylocopa violacea-Weibchen an *Lathyrus grandiflorus*. – Abb. 1. Beim Nektarsaugen fährt die Griffelbürste bei der nach rechts gekippten Biene am Vorderrand des Hinterleibes entlang; hier ist schon eine große Pollenmenge abgeladen. – Abb. 2. Stellung der Biene während des Nektarsaugens in der Ansicht von vorne (auf die Blüte bezogen); Spitze der Griffelbürste auf der linken Körperseite sichtbar. – Abb. 3. Die Griffelbürste in der Taille der Holzbiene. – Abb. 4. Eine Biene im Zurückweichen aus der Blüte, Höschen mit reichlich Pollen; Schiffchenspitze und Spitze der Griffelbürste sichtbar. – Abb. 5. Biene unmittelbar vor dem Abflug, mit den Vorderbeinen Pollen von der Griffelbürste abnehmend.

Abb. 6. X. violacea-Männchen, die Griffelbürste an der rechten Körperseite.

Abb. 7. Megachile sp. – Weibchen beim Pollensammeln an der Griffelbürste.

Abb. 8. Die Asymmetrie der *L. grandiflorus*-Blüte in der Ansicht von unten. Die untere (abaxiale) Hälfte des Kelches ist entfernt, dadurch sind die Nägel sichtbar. – Abb. 9. Blick auf die Innenseiten der beiden Blätter des Schiffchens. Das linke Blatt vorne mit der Rinne, in der Griffel und Staubgefäße liegen, und mit der stark vorgewölbten Schwiele, die über die Filamentrinne ragt. Das rechte Blatt ist dagegen nur flach nach innen vorgewölbt. Zwischen dem Saftmal der Fahne und der Filamentrinne ist das hier eingeklemmte Horn des linken Flügels sichtbar. In der Mitte, außerhalb der Schärfenebene, die Griffelbürste.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at



©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zuerst bzw. mehr Pollen trägt. Es war unzählige Male zu sehen, wie mit dem ständigen Flug von Blüte zu Blüte die Pollenladung zunahm, bis schließlich dicke Höschen entstanden waren (Abb. 4). Unsicher blieb, ob alle Individuen auf den Beinen gleich intensiv sammeln. Ob aus der Taille ausgequetschter Pollen allenfalls den Weg auf die Hinterbeine findet, war nicht zu beobachten. Wie weit der dorsal in der Taille abgelagerte Pollen von den Beinen der Biene erreicht werden und auch als Vorratspollen genutzt werden kann, oder ob er ausschließlich als Reservoir für die Bestäubung dient, konnte ebenfalls nicht direkt beobachtet werden. Da jedoch auch die um 5 Uhr mit dem Sammeln beginnenden Bienen an dieser Stelle Pollen tragen, der zudem alt und verklebt wirkt, ist wohl sicher, daß dieser Bereich beim Putzen nicht erreicht wird. Trotz der ausgesprochenen Schmetterlingsblume von *L. grandiflorus* kommt es daher zu einem nototriben Transport des der Bestäubung dienenden Pollens (Abb. 1–5), während sich der Vorratspollen auf den Hinterbeinen (Ab. 4) und im Kropf findet. Ein erfolgter Blütenbesuch ist später an den markanten Kratzspuren (Griffmarken; Abb. 4) auf den Flügeln der Blüten leicht kenntlich.

Außer *L. grandiflorus* wurden wenige andere Blüten, meist nur vereinzelt, angeflogen. Lediglich *Campanula medium* und *Papaver orientale* s. l. sind noch relativ oft und regelmäßig aufgesucht worden; in letzterem wurde, ähnlich wie es Honigbienen und Hummeln tun, unter Vibrieren der Flügel Pollen gesammelt, in ersterer wurde Pollen und Nektar gesammelt und auch beobachtet, daß der Pollen anschließend im Flug durch gegeneinander gerichtete Bewegungen der Beinpaare gehöselt wird. Ganz vereinzelte Anflüge wurden an *Campanula persicifolia, Antirrhinum majus* (rote Kultursorte), *Rudbeckia hirta* cv. Tetra Gloriosa, *Raphanus sativus* var. *mougri, Pisum sativum* subsp. *sativum* (weißblütig), *Phaseolus coccineus* und an einer Garteniris-Sorte festgestellt. Die all die Jahre reichlich vorhandene *Salvia ringens* ist einmal von einer Holzbiene lediglich kurz angeflogen worden, wobei sie den Kopf in den Schlundeingang gesteckt hat, ohne sich niederzulassen; ein anderes Mal hat eine Biene zwei Blüten regelrecht besucht. Bei den selten zu beobachtenden Anflügen an *Lilium candidum* ließen sich die Bienen nicht nieder, sondern streiften im Flug mittels der Beine Pollen von den Staubbeuteln ab, was nach 4–5 Besuchen in kürzester Zeit dicke Höschen ergab. Besuch des neben *L. grandiflorus* wachsenden *L. undulatus* wurde nur ein einziges Mal beobachtet. In der zweiten Julihälfte, außerhalb der Blütezeit von *L. grandiflorus* wurden auch *Echinops bannaticus* (vgl. KUGLER 1979: 639: *Echinops ritro*) und *Consolida ajacis* besucht. *Asphodeline liburnica, Iris hollandica, Onosma polyphyllum* und *Salvia officinalis* wurden nie beflogen. Wohl wurde aber im Botanischen Garten in Graz einmal Nektarsaugen an *Asphodeline lutea* gesehen. In der Landesversuchsanlage für Spezialkulturen in Wies (West-Steiermark) wurden *Salvia sclarea* (vgl. KUGLER 1972), *Ononis arvensis* und

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Betonica officinalis besammelt. Im Nord-Adriaraum fliegt Xylocopa im Frühjahr viel an *Prunus dulcis*-Blüten. Im übrigen vgl. die Listen z. B. in SCHEDL 1967: 142–143 und KUGLER 1972: 84.

2.2. Xylocopa violacea-Männchen

Die Männchen konnten in der zweiten Junihälfte einige Male beobachtet werden, waren aber viel viel seltener anzutreffen als die Weibchen (in den meisten Beobachtungsjahren wurden überhaupt keine Männchen gesehen). Die Männchen fielen durch behäbiges, ungeschickteres Verhalten – so erschien es zumindest aus der menschlichen Perspektive – auf. Sie landen gerade auf der Blüte, es bereitet ihnen anscheinend viel mehr Mühe als den Weibchen, in die Blüte einzudringen und sich der Blütenfunktion anzupassen; dementsprechend dauert ein Blütenbesuch wesentlich länger. Auch rutscht die Biene anscheinend mit den Beinen ab, jedenfalls muß sie mit den Beinen dauernd nachgreifen. Schließlich findet sie doch rechts unter der Fahne ausreichend Zugang zum Nektar und kippt dabei etwas nach rechts. Der Griffel bleibt dabei aber an der Körper-Seite (Abb. 6) oder die Bürste dringt nur wenig in die Taille ein; daher finden sich hier auch keine Pollenmassen. Wegen der wenigen Anflüge konnten die Details nicht so genau verfolgt werden. Neben *L. grandiflorus* haben die Männchen auch in *Campanula persicifolia* Nektar gesaugt. In der Landesversuchsanlage in Wies, wo einmal Anfang Juli *Salvia sclarea* die „Lieblingsblume" von Xylocopa gewesen ist, waren die Männchen in ihren Bewegungen an bzw. in den Blüten ebenfalls auffallend langsamer als die geradezu blitzartig von Blüte zu Blüte wechselnden Weibchen. Damit verhielten sich die Tiere ganz anders, als dies KUGLER 1972: 81, ebenfalls an *S. sclarea*, beobachtete („Die Tiere stürmten mit hoher Geschwindigkeit ... durch den Bestand ..."). Auch bei der Kopula sind nach FRIESE 1923: 195 die Weibchen träge und viel langsamer als die rasch fliegenden Männchen. Sollte sich gegen Ende der Flugzeit ein anderes Verhalten der Männchen einstellen?

2.3 Megachile sp.

Weibchen von Megachile sp. sind zwar für die *L. grandiflorus*-Blüten viel zu klein, haben aber doch die Kraft, das Schiffchen auf der rechten Seite abwärts zu drücken, wobei die Narbe am Körper (Abdomen) an- oder vorbeistreift. Häufig bringen sie die Griffelbürste genau unter das Abdomen (Abb. 7) und streifen dann den Pollen unter Beteiligung der Bauchbürste und der Hinterbeine gezielt ab. Da die Griffelbürste wegen der geringeren Körpergröße nur das Abdomen (Unterseite oder Seitenrand) berühren kann, entfällt hier die auffällige räumliche Trennung von Bestäubungs- und Vorratspollen.

Manche Weibchen gelangen bei den Versuchen, zum Nektar vorzudringen, soweit auf die rechte Seite der Blüte, daß Kontakt mit dem Griffel nicht

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

mehr in Frage kommt. (Im seltenen Extremfall steht die Körperachse im Winkel von 90° zur Längsachse der Blüte; möglicherweise suchen diese Tiere den Nektar an der falschen Stelle, nämlich am Grunde der Blüte außerhalb der Filamentrinne.) Megachile-Weibchen sind gelegentliche Besucher der *L. grandiflorus*-Blüten, auf die sie von *Salvia, Lupinus, Campanula* u. a. überwechseln. Selten saugen Männchen aus *L. grandiflorus* Nektar; sie dringen rechts seitlich am Grunde der Blüte ein, ohne den Blütenmechanismus in irgendeiner Weise zu betätigen.

2.4. Apis mellifera

Die Honigbiene versucht sich gelegentlich als Nektardieb, indem sie durch den Spalt zwischen Fahnen- und Flügelnagel einzudringen sucht. Meist sammelt sie am Ende der Anthese oder danach, solange die gewelkten und verfärbten Kronblätter noch im Kelch haften und zwängt sich am Grunde zwischen Kelch und Krone zum Nektar. Die Honigbiene ist offenbar nicht in der Lage, den Mechanismus der Blüte zu betätigen.

2.5. Hummeln

Sehr selten drangen Hummeln ebenfalls von der Seite oder von unten zwischen den Nägeln der Petalen in die Blüte ein, um Nektar zu saugen.

3. Blütenbau

Das stets exakt erfolgende Kippen der X. violacea-Weibchen in den haltenden „Arm" des Griffels und die damit verbundene Applikation des Pollens auf der Dorsalseite warfen die Frage auf, ob dies durch eine Verhaltensweise der Biene bedingt, oder durch den Bau der Blüte vorgegeben ist.

Die Blüten sind ca. 3–3,5 cm lang (Schiffchenlänge ca. 2,2–2,3 cm), (3–)3,5–4 cm hoch und ca. 3,8–4,5 cm breit. Die Platte der Fahne ist vom Saum gegen die Plattenbasis zunehmend dunkler rötlichlila gefärbt, ist eine Spur dunkler geadert und weist in der Mitte ober der Plattenbasis ein gelbes Saftmal auf. Die Flügel sind dunkelrot gefärbt, das Schiffchen ist hellila, mit weißlichgrüner Spitze. Die Blüten besitzen einen feinen, wohl am besten als honigartig zu bezeichnenden Blütenduft, der an den bekannten Geruch von *Trifolium montanum* erinnert, aber weit weniger intensiv ist.

In der steifen, ca. 5 mm langen Kelchröhre ist der ebenfalls steife, an seinem oberen Ende noch durch 2 Schwielen verstärkte Nagel der Fahne so eingefügt, daß er kaum Bewegungsspielraum aufweist. Die von ihrer Insertionsstelle zunächst abwärts gekrümmten und dann wieder aufwärts gebogenen Nägel der Flügel (gestreckt ca. 6 mm lang) umspannen die Schiffchennägel und am tiefsten Punkt auf der abaxialen Seite umgreift der linke Flügelnagel etwas den rechten (Abb. 8)! Die untereinander verbundenen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Nägel des Schiffchens (ca. 7 mm lang) sind stark nach links außen verbogen und dort versteift. Dadurch ergibt sich eine sehr derbe, feste Basis der Blüte, die dadurch, daß die beiden, relativ nahe beisammen stehenden Schwielen am oberen Ende des Nagels der Fahne in Buchten distal von den Hörnern an der Basis der Flügelplatte greifen, zusätzlich fest verschlossen ist. Der distale Bereich der Flügel- und Schiffchennägel stellt das Gelenk für die Ab- und Aufwärtsbewegung dar. Die Platten der Flügel sind etwas unsymmetrisch. An der Basis übergreift der obere Rand des rechten Flügels den linken und der große, nach innen vorgewölbte Buckel (ca. 6 mm über der Plattenbasis) ist beim rechten Flügel wesentlich schwächer entwickelt und liegt etwas tiefer als beim linken. Die Plattenbasis ist am oberen (hinteren) Rand zu einem dicken, breit dreieckigen Horn ausgezogen (ca. 0,5–1 cm über der Blütenbasis). Das Horn (Basallappen bei TAUBERT 1891: 87, Fortsatz des Flügels bei MÜLLER 1873: 245) des linken Flügels ragt schräg nach hinten über Staubblattrinne und Gynözeum (Abb. 9) und wird in dieser Position durch den darüberliegenden Fahnennagel festgehalten, es hat keine Bewegungsmöglichkeit. Das Horn des rechten Flügels dagegen liegt etwas tiefer, ist nach hinten gerichtet bis aufrecht und hat freien Bewegungsspielraum. Vor den Hörnern liegen die Buchten, in welche die Schwielen des Fahnennagels greifen. Darunter in den Seiten der Plattenbasis liegen die Falten, die nach innen vorspringen und als Buckel in die entsprechende Vertiefung des Schiffchens greifen und an denen Schiffchen und Flügel fest verbunden (verklebt) sind. An der Spitze ist meist der linke Flügel lose über den rechten gebogen (Abb. 4, 6; z. T. auch umgekehrt).

Das Schiffchen, dessen Blätter auf der Unterseite in der ganzen Länge bis zur Spitze verwachsen sind, ist stark asymmetrisch (Abb. 8, 9); die stark nach links verbogenen Nägel wurden schon erwähnt. Der Spitzenteil ist stark seitlich verbogen, mit der konvexen Seite nach rechts. Die lange Falte, in die die Flügel greifen, ist auf der linken Seite viel stärker als rechts und ihre nach innen gerichtete Vorwölbung liegt links über Staubblattrinne und Gynözeum, rechts dagegen ist die entsprechende Vorwölbung nur flach und gleitet leicht an der Staubblattrinne vorbei (Abb. 9). Auf der linken Seite ist die Schiffchenspitze noch parallel zum Außenrand, ca. 1,5–2 mm vom Rand entfernt, eingefaltet (gefalzt), sodaß eine Röhre entsteht, in der die Griffelbürste mit dem Pollen liegt.

Die sehr steife Staubblattrinne hat am Grunde zu beiden Seiten des basal breit geflügelten Filamentes des freien Stamens etwas erweiterte Ränder, sodaß hier der Zugang zum Nektar durch einen schmalen Spalt möglich ist. Darüber ist die Rinne durch ihre steifen, übereinander greifenden Ränder und das darüber liegende freie Filament relativ fest verschlossen. Der Nektar wird vom schmalen Diskus, der die Gynözeumbasis ringförmig umgibt, sezerniert.

Das Gynözeum ist kurz gestielt (Gynophor ca. 3–4 mm lang). Der Fruchtknoten selbst ist dicht sehr kurz drüsenhaarig und hat vereinzelte

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Deckhaare in der oberen Hälfte entlang der Bauchnaht. Der Griffel ist um mehr als 90° verdreht, sodaß die Griffelbürste auf der konkaven Seite schräg zur Spitze der Blüte gewendet ist (Abb. 1–3, 7), und er ist überdies in seiner ganzen Länge gleichmäßig sichelförmig gebogen (konvexe Seite rechts). Die Narbe bildet ein kleines, querovales Scheibchen auf der konkaven Seite an der Spitze des löffelförmigen Griffels. Sie ist anfangs von der papillösen, leicht abreibbaren Epidermis bedeckt. Bleibt das Epidermishäutchen einmal erhalten, liegt der durch die offene Spitze aufgenommene Pollen wie in einer Tasche. Die Griffelbürste (konkave Seite) ist mit langen, weichen Haaren besetzt, ebenso die Griffelränder in der oberen Hälfte des Griffels. Die konvexe Seite des Griffels ist ebenfalls behaart, was bei *Lathyrus* anscheinend ungewöhnlich ist; die Haare haben hier etwa ein Drittel der Länge der Bürstenhaare.

Insgesamt ergibt sich somit, daß Staubblattrinne und Gynözeum einen steifen, kaum zu bewegenden Apparat bilden. Weiters sind die beiden Hälften des Flügel-Schiffchen-Komplexes im Hinblick auf die Funktion völlig ungleichwertig. Die linke Hälfte ist viel steifer und vor allem durch das über die Staubblattrinne ragende und hier vom Fahnennagel festgehaltene Horn des linken Flügels und die über der Staubblattrinne liegende Schiffchenschwiele an einer Abwärtsbewegung gehindert. Dagegen ist die weniger steife rechte Seite der Blüte, auf der Flügelhorn und schwache Schiffchenschwiele an der Staubblattrinne vorbeigleiten, relativ leichter abwärts zu bewegen. Die Bewegung führt zum Ausweichen des Flügel-Schiffchen-Komplexes nach links unten. Das dabei ebenfalls abwärts bewegte rechte Flügelhorn gibt den Zugang zur Basis der Filamentrinne, und damit zum Nektar, frei. Nach Aufhören des Druckes kehrt der Flügel-Schiffchen-Komplex in die Ausgangslage zurück.

4. Fertilität

Die Individuen der vorliegenden Population von *L. grandiflorus* sind voll selbstfertil und geben mit eigenem Pollen 100% Samenansatz und keimfähige Samen. Allerdings erfolgt, was im Prinzip (Blüten bewegen fördert Fruchtansatz) schon DARWIN 1858: 460 wußte, die Bestäubung nicht spontan, sondern es ist eine Abwärtsbewegung des Schiffchens notwendig, die man im Falle des Ausbleibens von Bestäubern händisch durchführen müßte, um zu Samenansatz zu kommen.

5. Meiose

Die Meiose in den PMZ verläuft normal und ergibt vollkörnigen Pollen. Die Chromosomenzahl beträgt n=7, eine Zahl die schon früher für diese Art angegeben worden ist und die der bei weitem größte Teil der *Lathyrus*-Arten aufweist (vgl. FEDOROV & al. 1969: 301–305 und die nachgefolgten

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Chromosomenzahlenverzeichnisse). In der Metaphase I werden durchgehend Ringbivalente gebildet. Die Chiasmata liegen terminal bis weit interstitiell; z. T. gibt es auch mehr als ein Chiasma pro Chromosomenarm (Abb. 10).

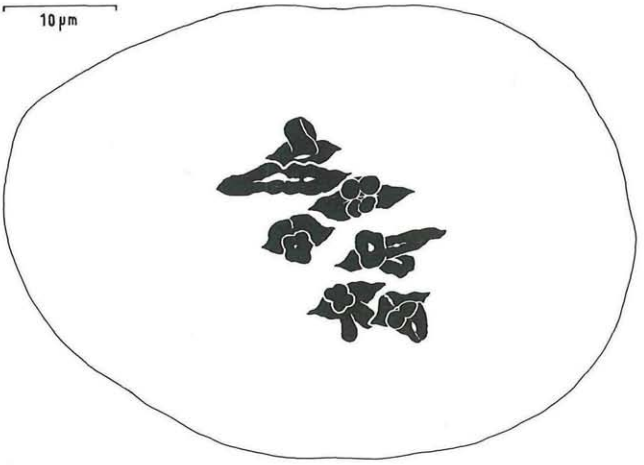


Abb. 10. *Lathyrus grandiflorus*. Meiose in einer Pollenmutterzelle, Metaphase I mit 7 Bivalenten, gequetscht.

6. Diskussion

Die Blumenklasse bzw. der Blumenstil Holzbienenblume wurde entsprechend der Mannigfaltigkeit der Holzbienen in den Tropen zunächst dort erkannt und erstmals von CAMMERLOHER 1931: 64–48 an Hand der Beispiele *Thunbergia grandiflora* und *Canavalia ensiformis* diskutiert. VAN DER PIJL 1954 behandelt die Holzbienenblumen der Tropen ausführlich, definiert sie näher und bringt viele Beispiele. Wesentliche Gesichtspunkte und Diskussionen trägt auch SCHREMMER 1960 und 1972 bei. Als in Europa einheimische Holzbienenblumen gelten vor allem *Spartium junceum, Acanthus mollis* et al. spec., *Salvia sclarea, Phlomis fruticosa* und vielleicht *Dictamnus albus* (CAMMERLOHER 1931: 64–65, SCHREMMER 1960, 1972: 286, VAN DER PIJL 1972: 96–97, VOGEL 1980: 27). Daneben und im Falle des Fehlens von Holzbienenblumen verköstigen sich und sammeln die beiden nach Mitteleuropa reichenden Arten Xylocopa violacea und X. valga an sonstigen Immenblumen und anderen, allenfalls auch durch Nektarraub (SCHEDL 1967, KUGLER 1970: 128–129, 1972: 84, SCHREMMER 1972, PAMMEL 1888: 273–277).

Lathyrus grandiflorus ist zweifellos eine ausgesprochene Holzbienenblume, deren Größe und Form mit dem Körper von X. violacea genau zusammenpaßt. Darüber hinaus treffen von den neun Merkmalen, die VAN

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

DER PIJL 1954: 423, 559 als Charakteristika für Holzbienenblumen ansieht, folgende fünf voll zu: Blüten geräumig, Blütenteile („Blütenwände") kräftig, Nektar geschützt, meist nur durch Kraftanstrengung zugänglich, Nektarraum vom „Vorraum" der Blüte getrennt und derbwandig, mäßige Nektarmenge. Die Kriterien nototrib, lebhafter Geruch, vergängliche Tagblüten treffen teilweise zu. Nicht zutreffend ist lediglich ein Punkt: blasse, ungesättigte Farben: doch wird die Blüte vermutlich UV reflektieren, welches die Farbe für Xylocopa bestimmen wird, und nicht das Rot.

Die Abwärtsbewegungen des fest gefügten Flügel-Schiffchen-Komplexes nach links unten und damit das Kippen der Biene nach rechts sind durch den Blütenbau vorgegeben. Wie die Beobachtungen an den Männchen zeigen, ist darüber hinaus aber noch die Fähigkeit und/oder „Bereitschaft" der Biene, sich im Verhalten dem Blütenbau anzupassen, erforderlich, damit der leichteste Zugang zum Nektar rechts unter der Fahne frei wird bzw. optimal benützt werden kann. Jedenfalls ist die Asymmetrie der Blüte, insbesondere des Flügel-Schiffchen-Komplexes und des Griffels, eine ganz wesentliche Voraussetzung für die beschriebene Funktion.

Die hier registrierte Flugzeit deckt sich im wesentlichen mit den Angaben in der Literatur (FRIESE 1923, MALYSHEV 1931: 759), nur wurden die ersten Flüge der überwinternden Tiere von anderen Autoren meist schon viel früher (meist März) festgestellt; diese habe ich möglicherweise übersehen. Ab Mai bis etwa Juli wird die Brut versorgt. Die im September fliegenden Holzbienen gehören schon der nächsten Generation an, die im Herbst nicht mehr sammelt, sondern nur für den Eigenbedarf Blüten besucht.

Die Tatsache, daß zur Blütezeit von *L. grandiflorus* dieser mit Abstand am meisten beflogen wurde und in dessen Umgebung außer *Campanula medium* und *Papaver orientale* s. l. alle anderen Blüten weitgehend oder ganz unbeachtet geblieben waren, dürfte ein Konkurrenzphänomen sein, indem sich der an Xylocopa angepaßte *L. grandiflorus* durch eine ganz besondere Attraktivität für diese Bienen auszeichnet. Zumindest ein Grund dafür könnte die relativ große Nektarmenge sein, die mangels anderer Besucher Xylocopa fast alleine zugute kommt. In der Landesversuchsanlage in Wies, wo großblütige Lathyri fehlten, wurde eine ähnlich starke Bevorzugung von *Salvia sclarea* festgestellt.

Sehr umstritten war lange das Pollensammeln von Xylocopa, insbesondere waren die Meinungen darüber, ob und wie weit die Hinterbeine zum Transport von Vorratspollen dienen, gegensätzlich (vgl. die Diskussionen bei VAN DER PIJL 1954: 415–416 und SCHREMMER 1972), bis schließlich SCHREMMER 1972 zu dem Ergebnis kam, daß bei nototriber Pollenapplikation (was bei den meisten Holzbienenblumen der Fall sei) der Pollen über Mittel- und Vorderbeine vorwiegend in den Kropf gelange, während bei sternotriber vorwiegend in den Bürsten der Hinterbeine gesammelt und

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

transportiert werde. Im Falle von *L. grandiflorus* wird der Pollen, der vom Griffel an der Körperflanke etc. abgegeben wird, in zuletzt meist sehr dicken Höschen auf den Hinterbeinen transportiert. Da außerdem am Ende fast jeden Blütenbesuches die Vorderbeine noch Pollen vom Griffel abnehmen, wandert sicherlich viel Pollen in den Kropf, wenn auch über die genaue Menge keine Angaben gemacht werden können. Übrigens hat HOFFER 1908 einmal in Graz X. violacea demonstriert, darunter waren viele Weibchen „. . . mit Pollenballen an den Füßen". Eindrucksvoll, wenn auch selten zu sehen, war das Pollensammeln im Fluge an *Lilium candidum*.

Ähnlich große Blüten wie *L. grandiflorus* hat *L. odoratus*, von dem allerdings nur Kultursorten untersucht werden konnten. Die Blüten sind hier schwächer asymmetrisch; die Schiffchen-Schwiele ist zwar links stärker als rechts, gleitet aber auch leicht an der Filamentrinne vorbei; die schräg nach hinten gerichteten Hörner der Flügel sind rechts und links ungefähr gleich. Der Griffel ist nicht seitlich gebogen, sondern von vorne gesehen gerade. Die beiden Schwielen an der Grenze zwischen Platte und Nagel stehen scharf vor und sind weit voneinander entfernt. Beim manuellen Abwärtsdrücken war kein Unterschied zwischen rechter und linker Blütenhälfte zu bemerken. Zwei kurz dauernde Besuche durch X. violacea im Herbst reichten nicht aus, um irgendwelche Verhaltensweisen an dieser Blüte zu beobachten. Auf die Anatomie des Griffels (Festigkeit!) weist SCHOENICHEN 1922: 99, 100 hin.

Einige andere Arten aus derselben Sektion *(Lathyrus* sect. *Lathyrus)* mit wesentlich kleineren Blüten wurden zum Vergleich ebenfalls untersucht, nämlich *L. sylvestris, L. undulatus* und *L. tuberosus*. Entsprechend den Sektionsmerkmalen finden wir auch hier dasselbe Syndrom der asymmetrischen Blüten mit der seitlich gekrümmten Schiffchenspitze und dem seitlich gebogenen und verdrehten Griffel. Auch hier ist die linke Hälfte des Flügel-Schiffchen-Komplexes an der Bewegung gehindert, während die rechte Blütenhälfte leicht abwärts gleiten kann. Der Griffel fährt allerdings eher gerade aus dem Schiffchen, einmal weil er nicht so stark seitlich gekrümmt ist und in Teilbereichen auch gerade läuft, und zum anderen, weil der Flügel-Schiffchen-Komplex weniger fest ist und von den Bienen leichter gespreizt werden kann. Daß der Griffel seitlich am Körper vorbeifährt und die Bestäubung daher mit Pollen von der Körperseite erfolgt, hat bereits DELPINO 1868: 57–58 von *L. sylvestris* beschrieben (impollinazione pleurotriba, DELPINO 1874: 264). Er gab übrigens X. violacea als Bestäuber dieser *Lathyrus*-Art an. WESTERKAMP 1979 beschrieb den Besuch der *L. latifolius*-Blüten durch Megachile sehr genau, hob insbesondere die Trennung von Bestäubungspollen (an den Thoraxflanken) und Vorratspollen (an der Unterseite des Abdomens) hervor und sah Megachile-Arten als die legitimen Bestäuber an. KOFLER 1971 berichtete über einen Fang von X. violacea an *L. latifolius*. Die eigenen Beobachtungen über den Blütenbe-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

such – vorwiegend Megachiliden – wurden an *L. undulatus* und vor allem an *L. tuberosus* gemacht.

L. tuberosus, von dem es an einem Bahndamm, ca. 200 m vom *L. grandiflorus*-Standort entfernt – einen reichen Bestand gibt, wurde in erster Linie von Megachiliden, wohl alles *Megachile* sp., besucht. Leider bin ich nicht in der Lage, die Arten zu unterscheiden. Ein Teil der Megachiliden läßt sich zum Nektarsaugen zwar in Längsrichtung der Blüte nieder, tut dies aber fast stets soweit rechts, daß die Tiere sehr rasch auf die rechte Seite kippen und daher schnell und leicht zum Nektar gelangen; dementsprechend fährt der Griffel meist an der linken Körperseite vorbei nach oben. Andere (cf. Megachile ericetorum) setzen sich gerade und oben auf den Flügel-Schiffchen-Komplex, der Griffel streift vorwiegend an der rechten Körperseite vorbei. Meist fährt der Griffel – je nachdem rechts oder links – zwischen dem 1. und 2. Beinpaar und vor den Flügeln, bei kleinen Tieren auch zwischen dem 2. und 3. Beinpaar, entlang der Thoraxflanke nach oben. Nach dem Nektarsaugen wird vielfach der Pollen unter Anheben des Körpers mittels der Beine abgenommen. Anscheinend wird z. T. auch nur Pollen gesammelt; dabei setzen sich die Bienen gerade auf den Flügel-Schiffchen-Komplex, spreizen mit dem Kopf an der Fahne die Blüten auseinander und nehmen den Pollen mit Mittel- und Hinterbeinen ab. Die Männchen verhalten sich im Prinzip ähnlich – abgesehen davon, daß sie natürlich keinen Pollen sammeln. Honigbienen und Hummeln sind viel weniger häufige Besucher, bei ihnen kann der Griffel rechts oder links vom Körper entlangfahren. Seltene Besucher sind Tagfalter und Oxythyrea funesta (Coleoptera; als blütenzerstörender Nektarräuber). Xylocopa wurde nie beobachtet, auch nicht an der in Menge daneben stehenden *Saponaria officinalis*, die nach KUGLER 1970: 128–129 durch Nektarraub ausgebeutet wird.

Am Rande sei angemerkt, daß die rotblühenden *Pisum-sativum*-Formen (unter den kultivierten z. B. cv. Schweizer Riesen) ähnliche, gerne von Megachiliden besuchte Blumen besitzen. Allerdings sind hier Schiffchen und Griffel gerade, dennoch werden die Blüten ebenfalls seitlich der Mediane angegangen und der Griffel fährt häufig weit am Körper vorbei und kommt mit diesem oft erst beim Pollensammeln in Kontakt. Die Ursache für das seitliche Eindringen der Bienen dürfte hier entweder darin liegen, daß von der Seite der Weg zum Nektar kürzer ist, oder daß als notwendiges Widerlager zum Spreizen der Blüte an der Plattenbasis der Fahne zwei seitlich liegende, weit (ca. 5 mm) voneinander entfernte und durch eine tiefe Bucht getrennte Schwielen vorhanden sind.

Pollentransport auf der linken Kopfseite wurde übrigens kürzlich für Megachiliden, die asymmetrische *Lotus*-Blüten in Kalifornien besuchen, beschrieben (COOPER 1985). Bei den bekanntesten asymmetrischen Fabaceenblüten der Gattung *Phaseolus* ist die Schiffchenspitze aufgerichtet (in

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

den oberen Blütenteil gehoben) und schraubig gedreht; die Blütenbesucher zwängen sich meist auf der linken Blütenseite zwischen den Flügel und das Schiffchen. In den stark asymmetrischen Blüten von *Vigna vexillata* sind die Schiffchenspitze und der darin eingeschlossene Griffel hoch aufgerichtet und übergebogen, sodaß die Spitze über dem Zentrum der Blüte zu liegen kommt. Die ausfahrende Griffelbürste mit der Narbe trifft von oben auf Kopf und Thorax von beim Nektarsaugen auf einem Flügel der Blüte sitzenden Weibchen einer tropischen Xylocopa (nototrib, HEDSTRÖM & THULIN 1986; *Vigna* sp. VOGEL 1980: 19, Abb. 11).

Die genannten kleinerblütigen *Lathyrus*-Arten geben mehreren, verschiedenen Bienen inkl. Xylocopa und Hummeln die Möglichkeit zum Blütenbesuch und lassen auch ein breiteres Spektrum von Verhaltensweisen zu. Sie sind in diesem Sinne wohl als ursprünglich anzusehen. Da die Griffelbürste auf der linken Seite des gedrehten Griffels sitzt, sind Verhaltensweisen, die dazu führen, daß der Griffel an der rechten Körperseite entlangfährt, als am ehesten dem Blütenbau entsprechend anzusehen, denn nur so kann die Bürste direkt den Insektenkörper berühren. Davon ausgehend wäre das Zustandekommen der Verhältnisse bei *L. grandiflorus* relativ leicht verständlich. Im Falle einer Radiation in Blütengröße sowie Krümmung von Schiffchen und Griffel im Zuge der Evolution von *Lathyrus* sect. *Lathyrus* können in der beschriebenen Weise an Xylocopa angepaßte Blütentypen ausgelesen worden sein. Die Spezialisierung trifft v. a. die Blütengröße, den gleichmäßig gekrümmten Griffel und den fester gefügten Flügel-Schiffchen-Komplex, der Bewegungsvarianten kaum mehr zuläßt.

Ein Teil der Eigenschaften der *L. grandiflorus*-Blüte liegt schon im Grundbauplan von *L.* sect. *Lathyrus*. Bei Betrachtung des Gesamtsyndroms und der ausgesprochenen hohen Attraktivität der Blüte für Xylocopa rechne ich im übrigen mit einer starken adaptiven Komponente. Prädisposition (Präadaptation), was bedeuten würde, das Xylocopa „zufällig" in die *L. grandiflorus*-Blüte paßt, erscheint mir höchst unwahrscheinlich.

In der Applikation des Bestäubungspollens an den Körperflanken im Falle der genannten kleinerblütigen *Lathyrus*-Arten und erst recht im Pollentransport auf der Körperoberseite in der Taille im Falle von X. violacea und *L. grandiflorus* kann man eine Anpassung im Hinblick auf effektive Bestäubung sehen. Da die zur Diskussion stehenden Bienen keine besondere Blütentreue zeigen, ist der Pollentransport an einer Körperstelle, die bei zwischendurch erfolgenden Besuchen anderer Blüten nicht oder wenig abgerieben wird und überdies beim Putzen nicht oder schlecht erreicht wird, wohl als günstig für die Sicherung der Bestäubung anzusehen. Dafür ist hier die Asymmetrie der Blüten entscheidende Voraussetzung und sie hat damit doch adaptiven Wert. Wenn man sieht, daß sich bei *Lathyrus* aus einer größeren Zahl von Ausbildungsformen der Griffel und Schiffchen die gegenständliche Merkmalskombination unter Bestäubung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

bauchsammelnder Bienen als erfolgreich erwiesen, gehalten und evolutionär weiterentwickelt hat, darf man wohl von Anpassung sprechen. Ich kann daher GOEBEL 1924: 285–286 und TROLL 1928: 343, die meinen, daß die Asymmentrie der Blüte bei *Lathyrus* ohne Bedeutung sei und hier und bei anderen Fabaceen nur „ohne Schaden" eintreten konnte, nicht folgen.

Einige Fabaceen, die auf andere Weise an diverse Xylocopa-Arten angepaßt erscheinen, seien noch erwähnt: *Wisteria* (FRIESE 1923: 195, VOGEL 1980: 27), *Spartium junceum* (DELPINO 1868: 53, CAMMERLOHER 1931: 64–65, SCHREMMER 1972: 286, VAN DER PIJL 1972: 97 und vor allem WESTERKAMP 1987; 72, 119) *Canavalia* sp. und *Centrosema* sp. (CAMMERLOHER 1931: 66–68, VAN DER PIJL 1972: 449–551, GOTTSBERGER & al. 1988: 479–483, 485–489), *Vigna (Phaseolus) caracalla* (VAN DER PIJL 1954: 553, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979: 145, 186) und vielleicht auch *Vigna sinensis* (VAN DER PIJL 1954: 552).

7. Dank

Mein besonders herzlicher Dank gilt Herrn Mag. Fritz GUSENLEITNER (Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz), der mir in überaus entgegenkommender Weise ein ganzes Paket Xylocopa-Literatur zukommen ließ. Für Hilfe beim Beschaffen von Literatur danke ich auch den Herren Dr. H. BRADACS (Institut für Zoologie, Graz), Dr. R. STANGL (Institut für Botanik, Wien) und meinem Mitarbeiter Dr. W. WETSCHNIG. Herrn Dr. Ch. WESTERKAMP (Institut für spezielle Botanik, Mainz), der mir seine Diplomarbeit und Dissertation zur Verfügung gestellt hat, gilt ebenfalls mein herzlicher Dank.

8. Literatur

CAMMERLOHER H. 1931. Blütenbiologie I. Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. – Sammlung Borntraeger 15. – Berlin.

COOPER K. W. 1985. Asymmetrical marking of bees of the family Megachilidae by certain species of *Lotus:* complementation of flower asymmetry and bee behavior. – Lotus Newsletter 16: 51–53.

DARWIN Ch. 1858. On the agency of bees in the fertilization of papilionaceous flowers, and on the crossing of kidney beans. – Annals Magazine nat. Hist., Ser. 3,2: 459–465.

DELPINO F. 1868–1874. Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. I und II. – Milano. – Separat paginierter Abdruck aus: Atti Soc. Ital. Sci. nat. 11 (1868), 12 (1869), 16 (1873) und 17 (1874).

FAEGRI K. & PIJL L. VAN DER 1979. The principles of pollination ecology. Ed. 3. – Oxford . . .

FEDOROV A. (Ed.) 1969. Chromosome numbers of flowering plants. – Acad. Sci. USSR. – Leningrad.

FRIESE H. 1901. Die Bienen Europa's (Apidae europaeae) nach ihren Gattungen, Arten und Varietäten . . . 6.

– 1923. Die Europäischen Bienen (Apidae). Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen . . . – Berlin und Leipzig.

GOEBEL K. 1924. Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. – Ergänzungsband zur „Organographie der Pflanzen". 2. Aufl. – Jena.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

GOTTSBERGER G., CAMARGO J. M. F. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. 1988. A bee-pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luis, Maranhão, Brazil. – Bot. Jahrb. Syst. 109 (4): 469–500.

HEDSTRÖM I. & THULIN M. 1986. Pollination by a hugging mechanism in *Vigna vexillata* (*Leguminosae – Papilionoideae*). – Plant Syst. Evol. 154: 275–283.

HOFFER E. 1908. . . . Xylocopa violacea . . . – Mitt. naturwiss. Ver. Steierm. 44: 459–460.

KNOLL F. 1930. Über Pollenkitt und Bestäubungsart. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. – Z. Bot. 23: 609–675.

KOFLER A. 1971. Zum Vorkommen der Bergzikade und Holzbiene in Osttirol. – Osttiroler Heimatblätter 39: 4.

KUGLER H. 1970. Blütenökologie. 2. Aufl. – Stuttgart.

– 1972. Zur Bestäubung von *Salvia sclarea* L. durch Holzbienen (Xylocopa violacea L.). – Österr. bot. Z. 120: 77–85.

– 1979. Zur Bestäubung von *Echinops ritro* L. – Ber. deutsch. bot. Ges. 92: 637–643.

KUPICHA F. L. 1983. The infrageneric structure of *Lathyrus*. – Notes roy. bot. Garden Edinb. 41: 209–244.

MALYSHEV S. J. 1931. Lebensgeschichte der Holzbienen, Xylocopa LATR. (Apoidea). – Z. Morph. Ökol. Tiere 23: 754–809.

MÜLLER H. 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. – Leipzig.

PAMMEL L. H. 1888. On the pollination of *Phlomis tuberosa*, L., and the perforation of flowers. – Trans. Acad. Sci. St. Louis 5: 241–277.

PIJL L. VAN DER 1954. Xylocopa and flowers in the tropics. I–III. – Koninklijke nederl. Akad. Wetensch., Ser. C, 57: 413–423, 541–551, 552–562.

– 1972. Functional considerations and observations of the flowers of some *Labiatae*. – Blumea 20 (1): 93–103.

SCHEDL W. 1967. Blütenbiologische Beobachtungen an *Jasminum nudiflorum* LINDL. in Nordtirol (Nektarraub). – Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck 55: 139–144.

SCHOENICHEN W. 1922. Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. – Leipzig.

SCHREMMER F. 1960. *Acanthus mollis*, eine europäische Holzbienenblume. – Österr. bot. Z. 107: 84–105.

– 1972. Der Stechsaugrüssel, der Nektarraub, das Pollensammeln und der Blütenbesuch der Holzbienen (Xylocopa) (Hymenoptera, Apidae). – Z. Morph. Tiere 72: 263–294.

TAUBERT P. 1891. *Leguminosae*. – In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien . . . 3 (3). – Leipzig.

TROLL W. 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. – Monogr. Gesamtgebiet wiss. Botanik 1. – Berlin.

VOGEL St. 1980. Florengeschichte im Spiegel blütenökologischer Erkenntnisse. – Rheinisch-westfälische Akad. Wiss., Vorträge N 291: 7–48.

WESTERKAMP Ch. 1979. Über die Pollenernte bauchsammelnder Bienen (Hymenoptera: Megachilidae) insbesondere an Compositen. – Diplomarbeit, Inst. syst. Bot., Freie Univ. Berlin.

– 1987. Das Pollensammelverhalten der sozialen Bienen in Bezug auf die Anpassung der Blüten. – Diss., Fachbereich Biol., Johannes Gutenberg-Universität Mainz.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 28_2

Autor(en)/Author(s): Teppner Herwig

Artikel/Article: Lathyrus grandiflorus (Fabaceae-Vicieae): Blüten-Bau, -Funktion und Xyloclopa violacea. 321-336