

Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Eremurus* M. BIEB.

Príspevek ke květní morfologii a opylovací ekologii rodu *Eremurus* M. BIEB.

Erich D a u m a n n

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2

Eingegangen am 16. Juli 1968

A b s t r a k t — Bei zwei *Eremurus*-Arten (*E. spectabilis* M. BIEB., *E. himalaicus* BAK.) wurde an kultivierten Pflanzen der Blühverlauf sowohl der Einzelblüte, als auch der Infloreszenz verfolgt. Dabei auftretende zeitliche Unterschiede sowie solche in während der Anthese frühzeitig einsetzenden Welkungserscheinungen des Perigons bedingen zwei grundverschiedene Besuchsweisen der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), deren Fernanlockung zu den blühenden Infloreszenzen experimentell analysiert wurde. Diese erfolgt optisch durch das Perigon. Die Besuchsweise der Honigbiene an den Blüten von *E. spectabilis* stellt in gewisser Hinsicht eine Analogie zu der früher an den Blüten einer *Opuntia*-Art (*O. monacantha* HAW.) beobachteten dar.

HILDEBRAND (1881) beschrieb den eigenartigen Blühvorgang von *Eremurus spectabilis* M. BIEB., bei welcher Art sich die Antheren erst öffnen und die Narbe bestäubar wird, wenn sich das vorher geöffnete Perigon wieder geschlossen hat und die Blüte dadurch unanschaulich geworden ist. Um einen derartigen „sensationellen“ Ausnahmefall im Rahmen der bei verschiedenen Arten derselben Gattung oft unterschiedlichen Entfaltungserscheinungen in der Blütenregion besser verstehen zu können, verglich ich den Blühvorgang der genannten Art mit dem einer anderen, und zwar von *E. himalaicus* BAK., und analysierte in beiden Fällen nach Möglichkeit die mit jenem enge verknüpfte Bestäubungsökologie. Die Untersuchungen erfolgten an in botanischen Gärten (Wien, Prag) kultivierten Pflanzen.

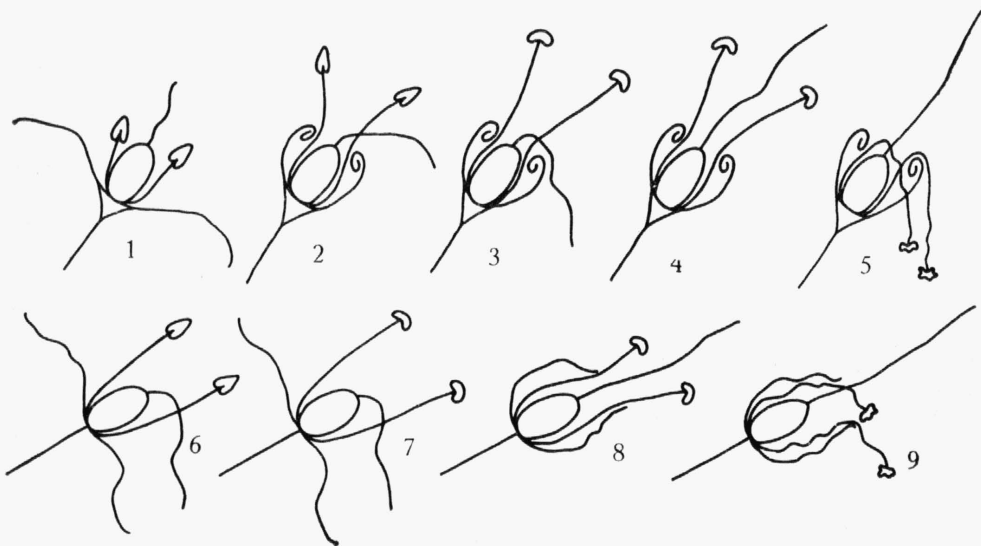
Blühvorgang

Bei beiden untersuchten Arten stehen die Blüten (meist weit über 100) in einer langgestreckten Traube an einem aufrechten, meist über 2 m hohen Schaft. Die Aufblühfolge ist akropetal. Im Blühvorgang zeigen beide untersuchten Arten nicht unwesentliche Unterschiede, die, wie im weiteren ausgeführt werden soll, nicht ohne Einfluss auf die Bestäubung sind.

Wie bereits HILDEBRAND (1881) im wesentlichen richtig erkannt hat, verläuft bei *E. spectabilis* die Anthese folgendermassen. Zu Blühbeginn breiten sich die 6 lanzettlichen, hell-grünlichgelben Perigonzipfel horizontal aus und biegen sich mit ihren Spitzen noch etwas zurück. Zu dieser Zeit, wo die Blüte am augenfälligsten ist, sind die Antheren der 6 noch kurzen Staubblätter völlig geschlossen. Auch die Narbe des ebenfalls noch kurzen, aufwärts gerichteten Griffels funktioniert nicht (H_2O_2 -Reaktion, vgl. DAUMANN 1967a, b). KERNER (1891) vermutete irrtümlicherweise, dass bereits zu dieser Zeit die Narbe belegungsfähig und unsere Art¹⁾ demnach protogyn sei. Sie ist in Wirklichkeit ausgeprägt proterandrisch, ebenso wie *E. himalaicus*, ferner *E. robustus* REG. (A. GRAY zit. bei KNUTH 1904), *E. altaicus* PALL. (DAMMER 1888) und wohl auch die übrigen Arten der Gattung. Eine Nektarexkretion erfolgt noch nicht. Dieses Blütenstadium (Abb. 1) währt etwa 20 Stunden. Nun kommt es zur optischen Ausschaltung des Perigons; die freien Perigonblattabschnitte bräunen und rollen sich von der Spitze her nach innen ein. Gleichzeitig verlängern sich Filamente und Griffel, wobei sich dieser abwärts biegt (Abb. 2). Nach etwa 5 Stunden geht das seit Anthesebeginn anhaltende ungeschlechtliche Stadium in ein männliches

¹⁾ KERNER behandelte *E. caucasicus*, wobei (nach dem Ind. Kew.) *E. caucasicus* STEV. mit *E. spectabilis* synonym ist.

über, das etwa nur 9 Stunden dauert und durch Verlängerung der Filamente, das Öffnen der Antheren sowie durch ein weiteres Abwärtsbiegen des Griffels gekennzeichnet ist (Abb. 3). In diesem Stadium beginnt eine schwache Nektarexkretion, die bereits zu Beginn des nachfolgenden Zwitterstadiums rasch abklingt.²⁾ Dieses (in der Dauer von etwa 16 Stunden) ist dadurch charakterisiert, dass neben den geöffneten Antheren erst jetzt die Narbe des stark verlängerten und aufwärts rückgekrümmten Griffels zu funktionieren beginnt (H_2O_2 -Reaktion! Abb. 4). Demnach ist auch die bei der Beschreibung des ungeschlechtlichen Stadiums bereits erwähnte Angabe von KERNER (l. c.) über die Proterogynie und die aussergewöhnliche Langlebigkeit der Narbe unserer Art hinfällig. Das letzte, ungefähr 11 Stunden andauernde Blütenstadium kann als weibliches bezeichnet werden, da die verschrumpften Antheren an den verwelkten Filamenten abwärts hängen, die Narbe des voll turgeszenten Griffels jedoch noch funktioniert (H_2O_2 -Reak-



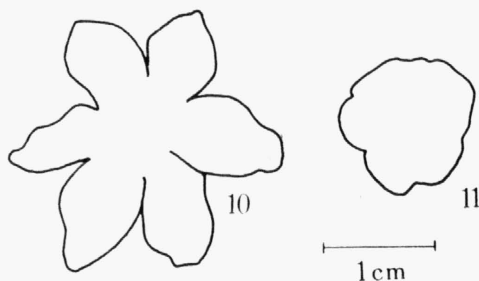
Eremurus spectabilis M. BIEB. (Abb. 1—5) und *E. himalaicus* BAK. (Abb. 6—9). Schematische Darstellung des Blühvorganges. — Abb. 1, 2 u. 6. Ungeschlechtliches Stadium. — Abb. 3 u. 7. Männliches Stadium. — Abb. 4 u. 8. Zwitterstadium. — Abb. 5 u. 9. Weibliches Stadium.

tion! Abb. 5). Das merkwürdigste an dieser Blühweise von *E. spectabilis* ist, wie bereits HILDEBRAND (1881) betont, das Verwelktsein des Perigons, d. h. seine optische Ausschaltung, bereits im noch ungeschlechtlichen Anfangsstadium der Anthese, wo die Bestäubung ausgeschlossen ist. Ein ähnlicher Blühverlauf wie bei *E. spectabilis* wird von DAMMER (l. c.) für *E. altaicus* PALL. und von KERNER (l. c.) für *E. tauricus* STEV. angegeben.

Der Blühvorgang bei *E. himalaicus* weist bemerkenswerte Unterschiede von dem der vorhergehend behandelten Art auf. Das ungeschlechtliche Stadium mit schon zu Anthesebeginn abwärts orientiertem Griffel dauert etwa nur 4 Stunden (Abb. 6). Sodann öffnen sich die Antheren auf den durch Streckungswachstum verlängerten Filamenten und leiten dadurch das etwa

²⁾ Bei beiden untersuchten Arten ist ein schwach entwickeltes inneres Septalnektarium vorhanden, wobei besonders bei *E. himalaicus* nicht selten das Nektariumgewebe in einer Septe (manchmal auch in zwei oder allen drei Septen) mehr oder weniger verkümmert erscheint, was (in Verbindung mit den an anderen Arten gewonnenen Ergebnissen) in phylogenetischer Hinsicht auf den Übergang der Gattung zur sekundären Pollenblütigkeit hindeutet. Die Angabe von HILDEBRAND (1881) über eine „ausserordentlich starke Saftausscheidung am Grunde des Fruchtknotens“ von *E. spectabilis* kann ich nicht bestätigen. Nach meinen Beobachtungen ist die Exkretion auch bei dieser Art sehr gering bzw. fehlt sie überhaupt; ausserdem erfolgt die Nektarausscheidung keinesfalls am Grunde des Fruchtknotens sondern an seinem Gipfel, wo das innere Septalnektarium ausmündet. Über Einzelheiten, den Bau des Septalnektariums der beiden untersuchten und zweier weiterer *Eremurus*-Arten (*E. olgae* REG., *E. robustus* REG.) betreffend, vgl. man DAUMANN 1969.

20 Stunden währende männliche Stadium ein (Abb. 7).³⁾ Der Griffel mit noch nicht funktionierender Narbe (H_2O_2 -Reaktion!) ist ständig abwärts gekrümmt. Auch das weissliche Perigon ist ebenso wie im ungeschlechtlichen Stadium ausgebreitet und demnach in voller Masse optisch wirksam. Nur in diesem Blütenstadium ist, allerdings nicht in allen Blüten, eine sehr schwache Nektarexkretion erkennbar. Nach etwa 24 Stunden seit Anthesebeginn kommt es zu einer Aufkrümmung und Verlängerung des Griffels und spitzwärts zu einem Zusammenneigen (nicht Einrollen wie bei *E. spectabilis*) der auch abaxial weisslichen Perigonblätter, wodurch die optische Wirkung des nun bauchig aufgeblähten Perigons erheblich verringert wird (Abb. 8, 10, 11). Erst jetzt wird die Narbe funktionsfähig (H_2O_2 -Reaktion!) und da auch die Antheren noch intakt sind, kann dieses etwa 24 Stunden anhaltende Blütenstadium als Zwitterstadium bezeichnet werden (Abb. 8). Nachfolgend verwelken die Staubblätter, auch die zusammenneigenden Perigonblätter beginnen sich von der Spitze her zu bräunen, die Narbe des turgeszenten Griffels ist jedoch in diesem etwa 10 Stunden andauernden weiblichen Stadium noch funktionsfähig (H_2O_2 -Reaktion, Abb. 9). Das Ende der bei beiden untersuchten Arten etwa 60 Stunden dauernden Anthese der Einzelblüte ist durch das Aufhören der Funktionsfähigkeit der Narbe (H_2O_2 -Reaktion!) gegeben.



Eremurus himalaicus BAK. Die optische Wirkung des Perigons als Farbfleck verschiedener Grösse und Gestalt (Projektion in die Grundebene). — Abb. 10. Im ungeschlechtlichen und männlichen Stadium, wobei die adaxiale Seite optisch wirksam ist (Abb. 6 u. 7 entsprechend). — Abb. 11. Im Zwitterstadium, wobei die abaxiale Seite wirksam ist (Abb. 8 entsprechend).

Abgesehen von der unterschiedlichen Dauer der einzelnen Blütenstadien ist der Hauptunterschied im Blühverlauf beider untersuchten, ausgeprägt proterandrischen Arten der, dass bei *E. spectabilis* die optische Wirkung des Perigons bereits im noch ungeschlechtlichen Stadium vollständig ausgeschaltet wird, während bei *E. himalaicus* das Perigon im ganzen männlichen Stadium in voller Masse wirksam bleibt und seine optische Wirkung im darauf folgenden Zwitterstadium und zum Teil auch noch im weiblichen Stadium der Blüte lediglich verringert erscheint (Tabelle).

Die im vorhergehenden beschriebenen Blütenstadien bilden am Blütenstand Zonen, deren Lage und Länge je nach seiner Mächtigkeit und seinem Alter recht verschieden sind und die sich bei akropetaler Aufblühfolge allmählich aufwärts verlagern. Zu Blühbeginn einer jeden Infloreszenz ist an ihr (ausser der langen Knospenzone) nur eine, bei *E. spectabilis* durch das ungeschlechtliche, bei *E. himalaicus* durch das ungeschlechtliche und männliche Stadium gebildete Zone vorhanden. An einem Blütenstand, der die Halbzeit seiner etwa 2—3 Wochen anhaltenden Gesamtblütendauer bereits überschritten hat, findet sich im Gipfelteil eine Zone mit noch geschlossenen Knospen (Abb. 12a, 13a), tiefer folgt die 6—10 cm lange, bei *E. spectabilis* einzig und allein optisch wirksame, bei *E. himalaicus* optisch wirksamste Zone mit Blüten, die ein ausgebreitetes Perigon besitzen [bei *E. spectabilis* durch Blüten im ungeschlechtlichen Stadium (Abb. 12b), bei *E. himalaicus* durch Blüten im ungeschlechtlichen und männlichen Stadium (Abb. 13b) gebildet], zu unterst befindet sich schliesslich eine ausgedehntere Zone mit bei *E. spectabilis* völlig unscheinbaren Blüten (mit Teilzonen folgender Blütenstadien in basipetaler Folge: Endphase des ungeschlechtlichen Stadiums, männliches Stadium, Zwitterstadium, weibliches Stadium; Abb. 12c), bei *E. himalaicus* mit Blüten, deren optische Wirkung mehr oder

³⁾ Nach dem Öffnen der Antheren und im Hauptteil des männlichen Stadiums ist der Pollen von *E. himalaicus* satt orangefarben und ausgeprägt klebrig. Gegen Ende des männlichen und während des Zwitterstadiums geht seine Färbung allmählich in ein leichtes Gelb-Braun über und gleichzeitig lässt seine Klebrigkeit nach. Dies hängt mit dem allmählichen Schwinden der Pollenkittstoffe während der Anthese zusammen, die in diesem Falle die Träger der Farbstoffe sind. Ähnlich wie in anderen Fällen (*Cyclamen*, DAUMANN 1966) dürften auch hier in den Kittstoffen flüchtige Bestandteile (hauptsächlich wohl ätherische Öle) vorwiegen.

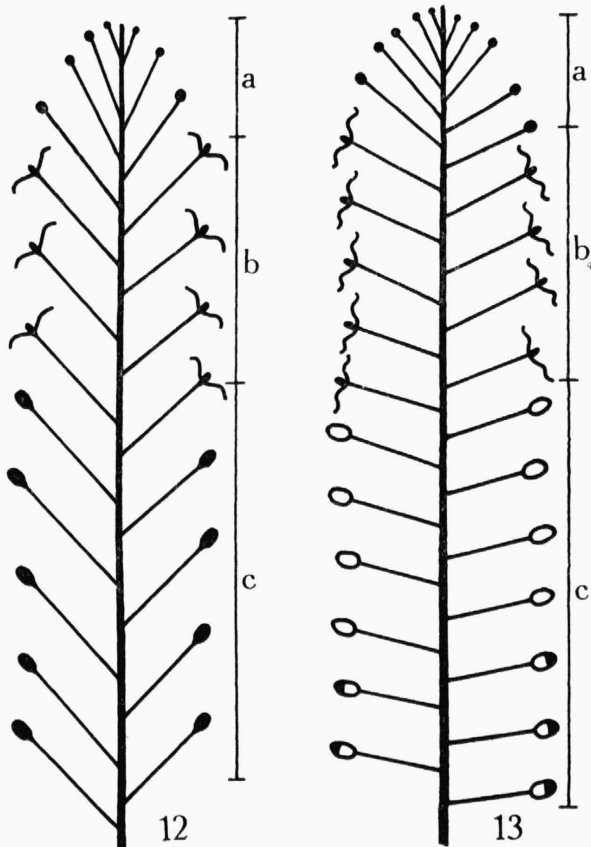
	<i>Eremurus spectabilis</i>	<i>Eremurus himalaicus</i>
Ungeschlechtliches Stadium	25 	4
Männliches Stadium	9	20
Zwitterstadium	16	24
Weibliches Stadium	11	10
Anthese	61	58

Anmerkungen zur Tabelle: bedeutet bei *E. spectabilis* die optische Ausschaltung des Perigons (nach etwa 20 Stunden von Anthesebeginn), bei *E. himalaicus* die Verringerung der optischen Wirkung des Perigons (nach etwa 24 Stunden von Anthesebeginn). — Die Zeitangaben sind Durchschnittswerte, die durch Beobachtung von je 24 Blüten (an 6 verschiedenen Blütenständen) gewonnen wurden.

weniger herabgemindert erscheint (Teilzonen in basipetaler Folge: Zwitterstadium und weibliches Stadium; Abb. 13c).⁴⁾

Eremurus M. BIEB. Schematische Darstellung der Zonierung des Blütenstandes. — Abb. 12. *E. spectabilis* M. BIEB. — a Knospenzone — b optisch wirksame Zone (ungeschlechtliches Stadium) — c optisch unwirksame Zone (Endphase des ungeschlechtlichen Stadiums, männliches Stadium, Zwitterstadium, weibliches Stadium). — Abb. 13. *E. himalaicus* BAK. — a Knospenzone — b optisch wirksamste Zone (ungeschlechtliches und männliches Stadium) — c Zone mit herabgeminderter optischer Wirkung (Zwitterstadium durch Ellipsen, weibliches Stadium durch halb schwarz ausgefüllte Ellipsen angedeutet).

⁴⁾ Diese Zonierung der Infloreszenz, insbesondere die durch Blüten mit ausgebreitetem Perigon gebildete, optisch wirksamste Zone, ist in einem Lichtbild zweier blühender Pflanzen von *E. robustus* REG. sehr gut ersichtlich (BLAŽKOVÁ 1967); diese mit *E. himalaicus* nahe verwandte und derselben Sektion *Henningia* O. FEDTSCH. angehörige Art (KRAUSE 1930) weist nach meinen Untersuchungen einen ähnlichen Blühvorgang wie *E. himalaicus* auf.



Blumenbesuch durch Insekten

An blühenden Pflanzen beider untersuchten Arten konnte, besonders bei sonnigem und windstillem Wetter, ein reichlicher Blumenbesuch vor allem der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), weniger schon verschiedener Hummel-Arten (*Bombus* LATREILLE) und Schwebfliegen (*Syrphidae*) beobachtet werden. Alle diese Besucher ernteten in den Blüten in erster Linie Pollen und nur vereinzelt Nektar, was mit Hinblick auf die reichliche Pollenproduktion und die geringe Nektar-ausscheidung verständlich ist. Besonderes Augenmerk wurde dem Anflug und Besuch der Honigbiene an den in den verschiedenen Stadien befindlichen Blüten beider untersuchten *Eremurus*-Arten gewidmet, wobei auch eine hinreichende Individualstatistik ihres Blumenbesuches (nach dem Muster von PORSCH 1922) zur Auswertung kam.⁵⁾ Es sei bemerkt, dass dabei immer nur die eine oder die andere der beiden Arten an einer Örtlichkeit (also niemals beide gleichzeitig) studiert wurden.

An Blütenständen von *E. spectabilis* erfolgt zu Blühbeginn, wo an der Infloreszenz ungefähr in den ersten 20 Stunden zu unterst nur eine einzige Zone von im ungeschlechtlichen Stadium befindlichen Blüten mit ausgebreitetem Perigon vorhanden ist, an diesen ein verhältnismässig schwacher Bienenbesuch (im Laufe von 2 Stunden 5—10 Anflüge auf diese Zone mit unmittelbar anschliessendem Besuch meist nur einer ihrer Blüten). Die Tiere nähern sich im Flug meist schräg von oben oder von der Seite kommend, mehr oder weniger geradlinig und unabhängig von der jeweiligen Windrichtung (Windfahnenkontrolle nach KNOLL 1921) der genannten Blütenzone, lassen sich auf einer ihrer Blüten nieder und verlassen diese meist schon nach etwa 3—6 Sekunden vergeblichen „Umherschens“ (die Antheren sind noch geschlossen, Nektar wird noch nicht ausgeschieden).⁶⁾ Ganz anders ist das Verhalten der Honigbiene an schon einige Zeit blühenden Infloreszenzen, an denen die Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon bereits gipfelwärts emporgerückt erscheint und unter ihr, also tiefer, eine weitere Zone unscheinbarer Blüten mit eingerolltem Perigon entstanden ist (Abb. 12). Der Anflug erfolgt wiederum auf die Zone der im ungeschlechtlichen Stadium befindlichen Blüten mit ausgebreitetem Perigon, an diesen kommt es jetzt jedoch in der Regel zu keinem Besuch. Die Tiere schwenken im Flug wenige Zentimeter vor einer Blüte mit ausgebreitetem Perigon abwärts ab und lassen sich sodann auf einer unscheinbaren, meist im männlichen Stadium befindlichen Blüte nieder, wo sie Pollen sammeln. Anschliessend umfliegen sie meist langsam in nächster Nähe der Blüten (1—2 cm Entfernung) und diesen den Kopf zukehrend, in sinkenden und oft auch wieder steigenden Schraubenlinien die Infloreszenz im Bereiche der 3 unscheinbaren Blütenstadien (Abb. 12c), wo sie zahlreiche Blüten besuchen und Pollen (seltener Nektar) ernten. Selbst von den mehr oder minder vertrockneten Antheren der im weiblichen Stadium befindlichen Blüten werden dabei Pollenreste eingesammelt. Es kommt auch hier und da vor, dass eine Biene nach dem Anflug der auffälligen Zone des Blütenstandes beim Abschnellen nach abwärts eine bereits unscheinbare, jedoch noch im ungeschlechtlichen Stadium befindliche Blüte (mit schon eingerolltem Perigon aber noch geschlossenen Antheren) besucht. In einem derartigen Falle wird diese nach kurzem und erfolglosem Besuche verlassen und das Tier wendet sich weiteren, in nächster Nähe stehenden Blüten zu, bis es eine solche mit bereits geöffneten Antheren bzw. Nektar ausbeutet. Unmittelbar nach Anflug auf die Zone b der Infloreszenz (Abb. 12) kam es nur bei 4% der beobachteten Bienen zu einem kurzandauernden Besuch einer ihrer Blüten, bei 96% erfolgte unmittelbar nach Anflug auf die genannte Blütenzone ein Abschnellen nach abwärts und ein nachfolgender Besuch einer bis meist zahlreicher Blüten der Blütenstandszone c (Abb. 12) in der Art und Weise, wie im vorhergehenden beschrieben wurde.⁷⁾

⁵⁾ Die Bezeichnungen „Anflug“ und „Besuch“ werden in der vorliegenden Studie im Sinne der Definition von KNOLL (1921) verwendet, wobei allerdings für die diesmaligen Zwecke nur die aus der Ferne kommenden Anflüge auf eine der beiden Blüten zonen Berücksichtigung fanden. Wenn eine Biene nach ihrem aus der Ferne kommenden Anflug auf die Infloreszenz bei ihrer Tätigkeit auf dieser von einer Blüte abflog und auf wenige Zentimeter Entfernung eine weitere Blüte anflog und besuchte, soll kurzweg nur von einem Besuch gesprochen werden.

⁶⁾ Eine derartige Besuchsweise ist deutlich nur dann zu erkennen, wenn die ersten Pflanzen im botanischen Garten zu blühen beginnen. An mit dem Blühen später einsetzenden Infloreszenzen, in deren näherer oder weiterer Umgebung sich schon länger blühende Pflanzen befinden, ist die Besuchsweise, anscheinend unter dem Einfluss „erfahrener“ Bienen, meist der im weiteren für ältere Blütenstände beschriebenen mehr oder weniger ähnlich, was dann oft zur Folge hat, dass die anfliegende Biene nach abwärts „ins Leere“ abschnellt.

⁷⁾ Die hier wie im folgenden angeführten, auf Einer abgerundeten Prozentzahlen von Anflügen stützten sich auf arithmetische Mittel aus 6 an verschiedenen Tagen je eine Stunde andauernden und vormittags bei günstiger Witterung angestellten Beobachtungen.

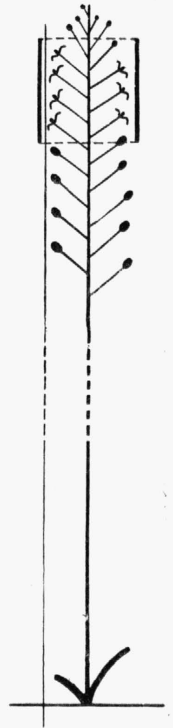
An Blütenständen von *E. himalaicus* erfolgt nur in den ersten Stunden der Anthese ein überaus schwacher Bienenbesuch in der für den Blühbeginn der Infloreszenz von *E. spectabilis* bereits beschriebenen Art und Weise (für die Beobachtung dieser Besuchsweise gilt analog das in der Fussnote 6 Gesagte). Bei fortschreitendem Blühen ändert sich jedoch sehr bald und auffällig das Verhalten der Bienen selbst zu einer Zeit, wo am unteren Rande des Blütenstandes erst eine einzige Zone von Blüten mit weit ausgebreitetem Perigon vorhanden ist. Ihr Besuch nimmt merklich zu, wobei die Tiere die Zone mit weit geöffneten Blüten nicht nur anfliegen, sondern auch regelmässig nach jedem Anflug meist mehrere ihrer Blüten besuchen, was verständlich erscheint, da sich bei dieser Art die Antheren bereits öffnen und eine zwar geringe Nektarabscheidung einsetzt, wenn das Perigon noch weit ausgebreitet ist (männliches Stadium). An schon einige Zeit blühenden Infloreszenzen, an denen die Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon bereits akropetal verlagert erscheint und tiefer eine weitere Zone weniger auffälliger Blüten mit zusammenneigendem Perigon entstanden ist (Abb. 13), verhielten sich die blumenbesuchenden Honigbienen folgendermassen: es wurden regelmässig beide Zonen b und c (Abb. 13) angefliegen und unmittelbar nachfolgend meist zahlreiche Blüten der angeflogenen Zone (anschliessend auch solche der benachbarten Zone) besucht. Dabei umflogen die Tiere die Infloreszenz meist in engen Schraubenlinien in einer Art und Weise, wie dies bereits für *E. spectabilis* geschildert wurde. Ein regelmässiges Abschnwenken beim Anflug mit nachfolgendem Besuch einer Blüte der benachbarten und nicht angeflogenen Zone konnte bei *E. himalaicus* zum Unterschied von *E. spectabilis* nicht beobachtet werden. Im Bereiche der Zone c (Abb. 13) erfolgt der Anflug bei weitem vorherrschend auf ihren oberen Teil, wo das zwar schon zusammenneigende Perigon der im Zwitterstadium befindlichen Blüten noch nicht gebräunt erscheint. In der Häufigkeit der Anflüge beider Zonen (und damit zusammenhängend wohl mehr oder weniger auch der Besuche ihrer Blüten) besteht ein merklicher Unterschied: die Zone b erhielt 79%, die Zone c nur 21% aller beobachteten Anflüge der Honigbiene.

Als notwendige Ergänzung der eben geschilderten Beobachtungen wurden von mir einfache Versuche zur Klärung der Fernanlockung der Honigbiene zu den blühenden Infloreszenzen beider berücksichtigten *Eremurus*-Arten durchgeführt.

Dabei wurden mittels beiderseitig offener, aus dünnem und durchsichtigem Glas bestehender Zylinder von entsprechender innerer Weite und Länge bestimmte Partien (Zonen) der Blütenstände überdeckt. In manchen Versuchen erhielt der Glaszylinder eine Einlage von undurchsichtigem Graupapier. Er wurde mit einem dünnen, festen Bindfaden an einem in die Erde eingesteckten dünnen Metallstab in gewünschter Höhe befestigt (Abb. 14). Ausserdem wurden in manchen Versuchen an einzelnen Blütenständen alle Blüten bestimmter Zonen entfernt. Je 6 an verschiedenen, etwa in der Halbzeit des Blühens befindlichen Infloreszenzen ausgeführte Versuche bildeten eine Versuchsreihe, deren Ergebnisse nach Bedarf statistisch ausgewertet wurden.

1. Versuchsreihe (*E. spectabilis*). Durch den Glaszylinder wurde die Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon (entsprechend Abb. 12b) überdeckt. Die Tiere stossen beim Anflug auf die überdeckte Blütenzone meist an das Glas an und schwenken „erschreckt“ ab. In diesen Fällen kommt es zu keinem Besuch einer Blüte der tiefer gelegenen und vom Glas unbedeckten Zone. Nur vereinzelt erfolgt das geschilderte Abschnwenken mit nachfolgendem Besuch einer bis mehrerer Blüten dieser Zone, und zwar dann, wenn der Anflug der Biene auf die unteren Randpartien des Glaszylinders gerichtet war und so ihr Abschnwenken nach abwärts durch das Glas nicht behindert wurde.

2. Versuchsreihe (*E. spectabilis*). Versuchsanordnung wie bei der 1. Versuchsreihe, nur wurde der Glaszylinder an seiner Innenseite mit undurchsichtigem Graupapier ausgekleidet. Es erfolgte überhaupt kein Anflug inner Honigbiene.



Eremurus M. BIEB. Abb. 14. Schematische Darstellung einer Versuchsanordnung zwecks Prüfung der Fernanlockung blumenbesuchender Insekten. An einem dünnen, in die Erde eingesteckten Metallstab ist ein beiderseits offener Glaszylinder befestigt, der im vorliegenden Falle die durch Blüten mit ausgebreitetem Perigon gebildete Zone des Blütenstandes überdeckt.

3. **Versuchsreihe** (*E. spectabilis*). Durch den Glaszylinder wurde die Zone der Blüten mit eingerolltem Perigon (entsprechend Abb. 12c) überdeckt. Der Anflug auf die vom Glas freie Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon ist ebenso reichlich wie an durch keine Versuchsanordnung veränderten Infloreszenzen. Abgesehen von einigen wenigen Besuchen auf einer Blüte dieser Zone (in 3—5 % aller beobachteten Anflüge) kommt es zu keinem Blumenbesuch, da die Tiere beim Abschwanken zur überdeckten Zone durch die Glaswand behindert werden.

4. **Versuchsreihe** (*E. spectabilis*). Durch Entfernung aller Blüten mit ausgebreitetem Perigon wurde die optisch wirksame Zone (entsprechend Abb. 12b) ausgeschaltet. Dreimal flog eine Biene die Zone der verbliebenen unscheinbaren Blüten an und besuchte daselbst einige von ihnen. Sonst erfolgte kein Besuch.

5. **Versuchsreihe** (*E. spectabilis*). Es wurden alle unscheinbaren Blüten (mit eingerolltem Perigon; Endphase des ungeschlechtlichen Stadiums, männliches Stadium, Zwitterstadium, weibliches Stadium; entsprechend Abb. 12c) entfernt, so dass auf dem Versuchsblütenstand nur die optisch wirksame Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon verblieb. Das Ergebnis ist ähnlich wie bei der 3. Versuchsreihe, lediglich verursacht hier das Fehlen der betreffenden Blütenzone die Unmöglichkeit eines Besuches.

6. **Versuchsreihe** (*E. himalaicus*). Durch den Glaszylinder wurde die Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon (entsprechend Abb. 13b) überdeckt. Die Bienen stossen beim Anflug auf die überdeckte Blütenzone meist an die Glaswand an und schwenken nachfolgend ab; infolge der dabei auftretenden „Schreckreaktion“ kommt es bei diesen Tieren, zumindestens gleich nachher, zu keinem Besuch. Andere Bienen fliegen jedoch bei dieser Versuchsanordnung regelmässig die vom Glas freie Zone der optisch weniger wirksamen Blüten (entsprechend Abb. 13c) an und besuchen hier aufeinanderfolgend meist zahlreiche Blüten. Die Zahl der Anflüge auf die Zone unter Glas ist deutlich grösser als die der Anflüge auf die glasfreie Zone; ihr prozentuelles Verhältnis (81 %, 19 %) entspricht dem anlässlich der Beobachtung des Bienenbesuches an durch Versuchsanordnung nicht veränderten Infloreszenzen gewonnenen.

7. **Versuchsreihe** (*E. himalaicus*). Versuchsanordnung wie bei der 6. Versuchsreihe, lediglich wurde der Glaszylinder an seiner Innenseite mit undurchsichtigem Graupapier ausgekleidet. Anflüge in Richtung auf die unter Papier unsichtbare Zone fehlen vollständig. Anflüge auf die tiefer liegende, glasfreie Zone (entsprechend Abb. 13c) und Besuche ihrer Blüten erfolgen stets in einem geringeren Ausmass als bei der Versuchsreihe 6.

8. **Versuchsreihe** (*E. himalaicus*). Durch Glaszylinder wurde die Zone der optisch weniger wirksamen Blüten (entsprechend Abb. 13c) überdeckt. Das Verhältnis der Anflugszahl auf die überdeckte und die höher befindliche glasfreie Zone (23 %, 77 %) entspricht dem der 6. Versuchsreihe. Zu Besuchen kommt es infolge von Behinderung durch die Glaswand nur in der Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon.

9. **Versuchsreihe** (*E. himalaicus*). Durch Entfernung aller Blüten mit ausgebreitetem Perigon wurde die optische Fernwirkung der Infloreszenz wesentlich vermindert. Anflug und Besuch der Honigbiene auf die verbliebene Zone (entsprechend Abb. 13c) erfolgten ähnlich wie in der 7. Versuchsreihe und im Vergleich mit unversehrten Blütenständen in bedeutend schwächerem Ausmass, wobei auch hier vorwiegend der obere Teil dieser Zone angefliegen wurde, der Blüten mit zwar zusammenneigendem aber noch ungebräuntem Perigon enthält.

10. **Versuchsreihe** (*E. himalaicus*). Es wurden alle optisch weniger wirksamen Blüten (mit zusammenneigendem Perigon; Zwitterstadium, weibliches Stadium; entsprechend Abb. 13c) entfernt. Auf der Infloreszenz verblieb demnach lediglich die optisch besonders wirksame Zone der Blüten mit ausgebreitetem Perigon. Begreiflicherweise erfolgte nur Anflug auf diese Zone mit nachfolgendem Besuch ihrer Blüten, wobei es den Anschein hatte, dass, wohl infolge der Ausschaltung der tiefer gelegenen und ausgedehnteren Blütenzone, Anflug und Besuch der Zahl nach intensiver als an unversehrten und im annähernd gleichen Blühstadium befindlichen Infloreszenzen waren.

Die geschilderten Versuche zeigen, dass die Fernanlockung der Honigbiene durch die blühenden Infloreszenzen beider berücksichtigten *Eremurus*-Arten optisch erfolgt. Die Versuche schliessen eine chemische Fernanlockung aus. Die optische Fernwirkung geht bei *E. spectabilis* einzig und allein von der aus Blüten mit ausgebreitetem Perigon gebildeten Zone aus, bei *E. himalaicus* ausserdem noch (allerdings in bedeutend geringerem Masse) von einer zweiten Zone, deren Blüten bereits ein zusammenneigendes Perigon besitzen. Die Ergebnisse der 7. und 9. Versuchsreihe deuten darauf hin, dass

bei der letztgenannten Art die optisch wirksamste Zone auch auf diejenigen Bienen, welche die optisch weniger wirksame Zone direkt anfliegen, eine stimulierende Wirkung bei der Fernanlockung ausübt.

Diskussion einiger Ergebnisse

Unterschiede im Blühverlauf in Verbindung mit solchen der Welkungsvergänge des Perigons bei zwei *Eremurus*-Arten bedingen zwei grundverschiedene Besuchsweisen der Honigbiene an ihren Blüten. Bei beiden untersuchten Arten besitzt die Infloreszenz zu Blühbeginn lediglich eine basale Zone von Blüten mit ausgebreitetem Perigon, die einzig und allein für die Fernanlockung optisch wirksam ist. Bei *E. spectabilis* sind die Blüten in diesem Stadium eigentlich Täuschblumen (ohne zugänglichen Pollen und ohne Nektar), die nur von vereinzelt „Sucherbienen“ „erfolglos“ besucht werden. Von den ersten Stunden der Anthese abgesehen besitzen jedoch bei *E. himalaicus* die Blüten dieser Zone zugänglichen Pollen und in geringem Masse auch Nektar; sie werden von Bienen eifrig besucht. Im Laufe des Blühens und bei akropetaler Aufblühfolge rückt die genannte Blütenzone allmählich gipfelwärts. Unter ihr entsteht nun eine neue, breitere Zone von Blüten, die bei *E. spectabilis* durch Bräunung und Einrollen des Perigons für die Fernanlockung optisch unwirksam geworden ist, wobei sich in diesen Blüten erst jetzt, d. h. wenige Stunden nach dem Einrollen des Perigons, die Antheren öffnen, eine geringe Nektarausscheidung einsetzt und später auch die Narbe funktionsfähig wird, während bei *E. himalaicus* die Perigonblätter nur zusammenneigen, was lediglich eine Verringerung der optischen Fernwirkung bedeutet, wobei die Antheren weiterhin intakt bleiben und später auch die Narbe funktionsfähig wird. Im Laufe des Blühens und des damit verbundenen Emporrückens der bei *E. spectabilis* ausschliesslich und bei *E. himalaicus* nur vorwiegend optisch anlockenden Blütenzone an den mächtigen und besonders eine reichliche Pollenausbeute gewährleistenden Infloreszenzen beider *Eremurus*-Arten entwickelt sich anscheinend eine hohe Blumenstetigkeit „erfahrener“ Honigbienen, was auch die Analyse ihrer Höschen zeigt, die aus ungefähr 80–95 % *Eremurus*-Pollen bestehen; bei *E. himalaicus* werden beide Zonen, die optisch besonders wirksame in stärkerer Masse, die weniger wirksame in bedeutend schwächerer Masse, angeflogen und ihre Blüten besucht, bei *E. spectabilis* hingegen wird nur die einzige optisch wirksame Täuschblumenzone angeflogen und unter Abschwanken werden unmittelbar anschliessend die Pollen und Nektar bietenden Blüten der tiefer gelegenen, optisch unwirksamen Zone besucht, was in diesem Falle bei den Bienen das Vorhandensein eines Bindungskomplexes an die Farbe des Perigons (unter möglichem Einbezug des UV-Bereiches) und wohl an Farb-, Form- bzw. Duft-eigentümlichkeiten der unscheinbaren Blüten mit eingerolltem Perigon wahrscheinlich macht (FRISCH 1965 und die daselbst zit. Lit.). Hier sei bemerkt, dass HILDEBRAND (1892) Gelegenheit hatte, im Freiburger botanischen Garten den reichlichen Besuch der Honigbiene an in Blüte stehenden Infloreszenzen von *E. spectabilis* zu verfolgen. Der genannte Autor stellte dabei fest, dass die Bienen immer von unten an die Blütenstände anfliegen und von unten her, also akropetal, deren Blüten besuchten, eine Besuchsweise, die ich niemals beobachten konnte. Da ich keinen Grund habe, an der Richtigkeit der Angabe eines so ausgezeichneten Beobachters wie HILDEBRAND zu zweifeln, erübrigt sich lediglich die Ver-

mutung, dass bei der bekannten „Lernfähigkeit“ der Honigbiene an demselben Objekt unter verschiedenen Bedingungen bei ihr verschiedene Bindungskomplexe zustande kommen, die dann unterschiedliche Besuchsweisen zufolge haben.

Eine in gewissem Sinne mit der an *E. spectabilis* analoge Besuchsweise der Honigbiene liess sich beim Blumenbesuch von *Opuntia monacantha* HAW. an der französischen Mittelmeerküste feststellen (DAUMANN 1930), wo Bienen unter optischer Fernanlockung durch das Gelb der Blütenhülle diese nur anfliegen, sich in ihrer nächsten Nähe im Fluge senkten und auf der grünen Oberfläche des Fruchtknotens landeten, wo sie den Areolennektar ernteten. Bezug auf die vorliegenden Ergebnisse haben auch die Untersuchungen von KNOLL (1926), der den Blumenbesuch der Honigbiene an *Salvia horminum* L. und *Muscari comosum* (L.) MILL. analysierte, wenngleich es sich in diesen beiden Fällen um andere Bindungskomplexe als bei *E. spectabilis* handelt. Das Gemeinsame der Ergebnisse von KNOLL mit den Verhältnissen bei *E. spectabilis* ist, dass Pflanzenteile aus der Ferne angefliegen aber nicht besucht werden und dass die Tiere in der Nähe dieser angefliegenen Pflanzenteile ihren Flug zu Blüten senken, die sie sodann besuchen. Bei *Salvia horminum* zeigte sich nach KNOLL, dass bei der Fernanlockung das purpurne Hochblattbüschel (manchmal bis auf etwa 1 cm) angefliegen aber nicht berührt und dann der Flug zu den Blüten je gesenkt wird. Bei *Muscari comosum* erfolgt nach KNOLL die Fernorientierung der Honigbiene aus grösseren Entfernungen durch das violette Büschel der sterilen Endblüten, es werden jedoch nur die tiefer stehenden, unscheinbaren, fertilen Blüten von trübgelber Färbung besucht; die Biene stellt sich in diesem Fall aus der Ferne zunächst auf das Blau ein und „sucht“ sodann in grösserer Nähe das „Gelb unterhalb von Blau“ (Bindungskomplex).

Wie schon erwähnt, sammelten die von mir beobachteten Bienen vorherrschend Pollen, was auch an ihren Höschen erkennbar war. Vereinzelt ernteten diese Pollensammler auch Nektar. Das Auftreten von zwei getrennten Bienenscharen an den blühenden Infloreszenzen der Art *E. spectabilis*, und zwar von Pollen- und Nektarsammlern, wie dies HILDEBRAND (1892) angibt, konnte ich niemals feststellen. Nach meinen Beobachtungen ernten auch verschiedene Hummelarten (*Bombus*) und Schwebfliegen (*Syrphidae*) in den Blüten beider untersuchter Arten vorherrschend Pollen, weniger schon Nektar. Die Angabe von DAMMER (l. c.) und KERNER (l. c.), nach welcher bei *Eremurus*-Arten mit sich einrollendem Perigon grüne Flecken (nach KERNER „grünliche dicke Schwielen“) an der Basis der abaxialen Perigonblattseite nach dem Einrollen Blattläusen ähneln und so Syrphiden täuschen, die beim Stossen auf die vermeintlichen Blattläuse auch die Bestäubung vollziehen sollen, bedarf in ihrer anthropomorphen Fassung einer kritischen Prüfung; ich habe ein derartiges Verhalten von Schwebfliegen an *E. spectabilis* nie beobachten können. Die Art und Weise der Annäherung von Hummeln und Schwebfliegen zu den Infloreszenzen beider studierter *Eremurus*-Arten deuten darauf hin, dass auch bei diesen Insekten eine optische Fernanlockung vorliegt. Da ihre Besucherzahl bedeutend geringer als die der Honigbiene war, habe ich von einer genaueren Analyse ihrer Tätigkeit an den Blüten Abstand genommen. Es ist ausser Zweifel, dass all diese auf den *Eremurus*-Blüten emsig tätigen Insekten mehr oder weniger ausgiebig Fremd-, Selbst- und Nachbarbestäubung vermitteln.

Unsere bisherigen Kenntnisse über die Bestäubungsökologie von *Eremurus* wurden, soweit mir bekannt, lediglich an kultivierten Pflanzen gewonnen. Man kann erwarten, dass auch an den natürlichen Standorten der beiden vorliegend behandelten und der restlichen etwa 23 Arten, die fast sämtlich in den Gebirgen West- und Zentralasiens beheimatet sind (KRAUSE l. c.), in erster Linie verschiedene Hymenopteren, möglicherweise auch Dipteren, die hauptsächlichsten Bestäuber darstellen.⁸⁾ Die beiden untersuchten *Eremurus*-Arten gehören zwei verschiedenen der insgesamt vier Sektionen an (*Eremerus* O. FEDTSCH., *Henningia* O. FEDTSCH.; KRAUSE l. c.). Es ist wahrscheinlich, dass die Untersuchung des Blühverlaufes in Verbindung mit Bestäubungseigentümlichkeiten bei weiteren Arten weitere Abwandlungen des schon bei beiden studierten Arten erkennbaren, wechselnden Zusammenspiels von Antheseverlauf und Bestäubungsart erkennen lassen werden. Damit verliert aber auch der Blühverlauf von *E. spectabilis* seinen Anschein des Einzigartigen und damit das Sensationelle, das die Ursache war, weshalb ihm schon HILDEBRAND besonderes Augenmerk geschenkt hat. Es handelt sich eben um einen bei *E. himalaicus* bereits nicht mehr erkennbaren Grenzfall, wo im Rahmen eines Blütenstandes in einer Art von Arbeitsteilung (und zwar nicht stabil, sondern zeitlich aufeinanderfolgend und demnach anders als z. B. bei vielen Compositen oder bei *Muscari comosum*) Blüten im noch ungeschlechtlichen Anfangsstadium die optische Fernanlockung nicht für sich, sondern für ältere Blüten besorgen, sodann diese Funktion jüngeren Blüten gleichsam abtreten, um nun selbst von den durch diese jüngeren Blüten angelockten Insekten bestäubt zu werden. Es erübrigt sich noch, auf die anthropomorphe Wertung des eigenartigen Blühverlaufes von *E. spectabilis* durch MÜLLER (1882) hinzuweisen, welcher Autor dessen Vorteil für die Pflanzen darin sieht, „... dass dummere, ihnen nutzlose Gäste (Käfer, kleine Fliegen etc.) zum grossen Theile auf die augenfälligeren, ausbeuteloosen Blüthen abgelenkt werden und den Ausbeute liefernden und der Kreuzung bedürftigen Blüthen, denen sie nur schaden könnten, fern bleiben, ...“. Soweit ich beobachten konnte, fanden sich keinerlei Anhaltspunkte, die für eine derartige Ablenkung „unerwünschter“ Blumengäste sprechen. Auch die Wertung von Fliegen als Blumenbesucher durch MÜLLER kann auf Grund unserer heutigen Kenntnisse über den Blumenbesuch verschiedener Dipteren nicht aufrecht erhalten werden, zumal eine weitgehende Blumenstetigkeit bei optischer Fernanlockung bereits auch für sehr kleine (1–3 mm lange) Fliegenarten nachgewiesen wurde (DAUMANN 1965).

S o u h r n

Na kultivovaných rostlinách dvou druhů rodu *Eremurus* M. BIEB. (*E. spectabilis* M. BIEB., *E. himalaicus* BAK.) byl sledován průběh kvetení jak jednotlivých květů, tak i květenství. Při tom se mezi oběma druhy ukázaly časové rozdíly i ve způsobu vadnutí okvěť, jež podmiňují dva různé způsoby návštěv včely medonosné (*Apis mellifica* L.) na květech. Experimentální analýza přilákání včel ke květenství zdála ukázala, že se děje opticky působením okvěť. Způsob návštěv včel na květech druhu *E. spectabilis* je do jisté míry analogický způsobu zjištěnému u jednoho druhu rodu *Opuntia* (*O. monacantha* Haw.).

⁸⁾ DAMMER (l. c.) führt an, dass nach H. MÜLLER bei *Eremurus* auch Nachtschmetterlinge die Bestäubung vollziehen. Dabei verweist DAMMER auf MÜLLERS Werk „Befruchtung der Blüthen durch Insekten“ (soll wohl richtig „der Blumen“ heissen), wo ich jedoch keine Angabe über *Eremurus* finden konnte.

Literatur

- BLAŽKOVÁ J. (1967): Jak pěstujeme lichochvostec statný (*Eremurus robustus* Rgl.). — Živa, Praha, 15 (53) : 208—210.
- DAMMER U. (1888): Einige Beobachtungen über die Anpassung der Blüten von *Eremurus altaicus* Pall. an Fremdbestäubung. — Flora, Regensburg, 46 (71) : 185—188.
- DAUMANN E. (1930): Nektarien und Bienenbesuch bei *Opuntia monacantha* Haw. — Biol. gen., Wien u. Leipzig, 6 : 353—376.
- (1965): Insekten- und Windbestäubung bei *Alisma plantago-aquatica* L. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — Öst. bot. Z., Wien, 112 : 295—310.
- (1966): Pollenkitt, Bestäubungsart und Phylogenie (*Trillium* L., *Paris* L., *Potamogeton* L., *Alisma* L.). — Novit. bot. Inst. bot. Univ. Carol. prag. 1966 : 19—28.
- (1967a): Zur Bestäubungs- und Verbreitungsökologie dreier *Impatiens*-Arten. — Preslia, Praha, 39 : 43—58.
- (1967b): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Veratrum album* subsp. *lobelianum* (Bernh.) Rehb. — Öst. bot. Z., Wien, 114 : 134—147.
- (1969): Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — Feddes Repert. Spec. nov. Regni veget., Berlin (im Druck).
- FRISCH K. (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. — 578 p., Berlin, Heidelberg u. New York.
- HILDEBRAND F. (1881): Einige Beiträge zur Kenntniss der Einrichtungen für Bestäubung und Samenverbreitung. — Flora, Regensburg, 39 (64) : 497—504.
- (1892): Biologische Beobachtungen an zwei *Eremurus*-Arten. — Ber. deutsch. bot. Ges., Berlin, 10 : 359—363.
- KERNER A. (1891): Pflanzenleben 2. — 896 p., Leipzig u. Wien.
- KNOLL F. (1921): Insekten und Blumen II. *Bombylius fuliginosus* und die Farbe der Blumen. — Abh. zool.-bot. Ges., Wien, 12/1 : 17—119.
- (1926): Insekten und Blumen V. Über den Blütenbesuch der Honigbiene. — Abh. zool.-bot. Ges., Wien, 12/3 : 483—561.
- KNUTH P. (1904): Handbuch der Blütenbiologie 3/1. — 570 p., Leipzig.
- KRAUSE K. (1930): Liliaceae. — in: ENGLER A. et PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 15a : 227—386.
- MÜLLER H. (1882): Die biologische Bedeutung des eigenthümlichen Blühens von *Eremurus spectabilis*. — Bot. Zeitung, Leipzig, 40 : 278—281.
- PORSCH O. (1922): Methodik der Blütenbiologie. — in: ABDERHALDEN E., Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Berlin u. Wien, 11/1 : 395—514.

Recensent: Z. Černohorský