

Schriftenreihe für Vegetationskunde	H. 38	2002	133–175	Bundesamt für Naturschutz, Bonn
-------------------------------------	-------	------	---------	---------------------------------

Blüten- und Reproduktionsbiologie

WALTER DURKA

Summary: Floral and reproductive biology

Parameters of reproductive biology, floral biology and breeding systems are presented for the fern and flowering plant flora of Germany. For each species data were compiled on 1. type of reproduction (seed/spore vs. vegetatively); 2. type of seed production (amphimixis vs. apomixis); 3. type of apomixis (pseudogamous vs. autonomous); 4. dicliny; 5. dichogamy; 6. heterostyly; 7. presence and type of self-incompatibility; 8. pollen vectors and their relative importance; 9. breeding system; 10. pollen-ovule ratio; 11. floral rewards; 12. flower color; 13. floral UV reflexion; 14. flower class after Müller with respective pollinators; 15. flower type after Kugler.

Einleitung

Blüten sind das verbindende Element und die namensgebende Struktur der Blütenpflanzen. Sie sind die Organe zur sexuellen Reproduktion der Blütenpflanzen, in denen sich die Gameten, Pollen und Eizellen entwickeln. Die Blüten unterstützen in vielfältiger Weise die Bestäubung und Befruchtung. Die Samen- und Fruchtentwicklung findet in den Blütenstrukturen statt. Diese Funktionen werden in unterschiedlichster Weise erfüllt, was zu einer unüberschaubaren morphologischen und funktionalen Vielfalt der Blüten, Blütenstände, Bestäubungs- und Befruchtungssysteme der Blütenpflanzen geführt hat.

Diese Vielfalt lässt sich, bezogen auf die Reproduktionsfunktion, auf drei grundsätzliche Optionen zurückführen, die von den Pflanzen in unterschiedlicher Weise genutzt werden können. Die extremen Ausprägungen sind (vgl. FRYXELL 1957, RICHARDS 1997, Abb. 1):

- I **Fremdbefruchtung** (Xenogamie). Vollständig fremdbestäubte und auskreuzende Pflanzen mit ausschließlich sexueller Fortpflanzung. Die Populationen sind theoretisch unendlich groß und es herrscht zufällige Befruchtung (z. B. *Papaver rhoeas*).
- II **Selbstbefruchtung** (Autogamie). Selbstbestäubte Pflanzen mit ausschließlich sexueller Fortpflanzung (z. B. *Lepidium ruderale*).
- III **Asexualität**. Pflanzen ohne sexuelle Fortpflanzung. Die Reproduktion kann durch apomiktische Samenerzeugung oder durch vegetative Fortpflanzung erfolgen (z. B. *Acorus calamus*).

Viele Pflanzenarten nutzen mehrere dieser Optionen der Reproduktion in unterschiedlichem Grade. Die Blütenbiologie bestimmt dabei ganz wesentlich, welche der Optionen eine Pflanzenart wahrnimmt. In dieser Datenbank werden eine Reihe von blüten- und reproduktionsbiologischen Merkmalen dargestellt, die diese Hauptfunktionen der Blüte charakterisieren. Die Merkmale lassen sich drei Grundfragen zuordnen (vgl. Abb. 2):

- Wird die Blüte zur sexuellen Samenproduktion genutzt oder erfolgt die Reproduktion vegetativ?

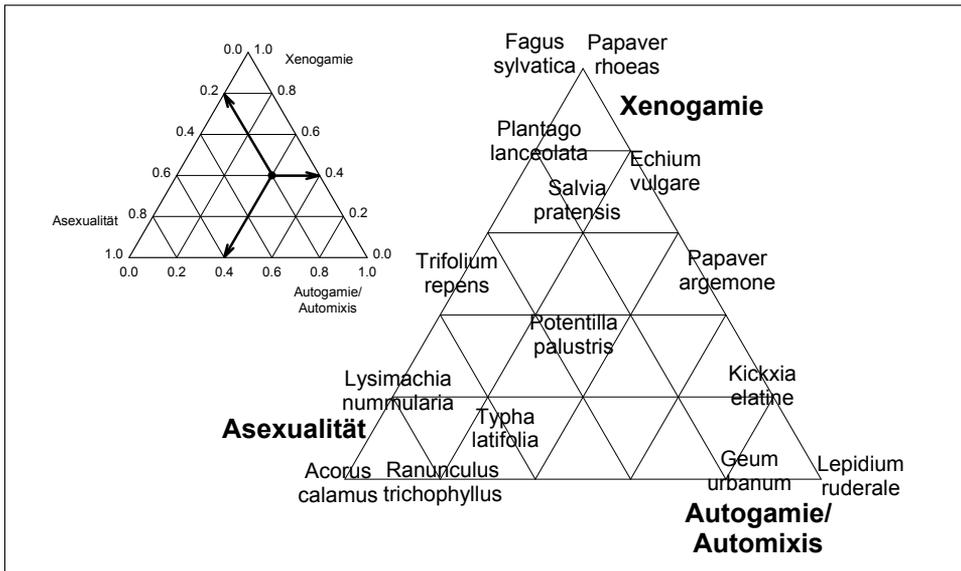


Abb. 1: Reproduktionssysteme von Pflanzen im ternären Diagramm. An der Position im Diagramm lassen sich die Anteile der asexuellen, xenogamen und autogamen Reproduktion ablesen (vgl. FRYXELL 1957, RICHARDS 1997).

Plant reproduction systems in ternary plots. The position in the diagram reveals the proportion of asexual, xenogamous and autogamous reproduction.

Vor der Frage nach der Blütenökologie ist zunächst von Interesse, ob überhaupt Samen erzeugt werden, oder wie wichtig die Samenerzeugung im Vergleich mit vegetativen Formen der Reproduktion ist (**Reproduktionstyp**). Daran schließt sich die Frage an, ob die **Samenproduktion** sexuell (Amphimixis) oder mit Apomixis erfolgt. Tritt **Apomixis** auf, stellt sich die Frage, ob zur Samenentwicklung eine Bestäubung nötig ist oder nicht.

- Erfolgt Selbstbefruchtung oder Fremdbefruchtung?

Die Befruchtungssysteme der Pflanzen tendieren meist zu einem der beiden Extreme Fremdbefruchtung oder Selbstbefruchtung. Fremdbefruchtung ist mit genetischer Rekombination, hoher Heterozygotie und der Notwendigkeit des Einsatzes von Pollenvektoren verbunden, Selbstbefruchtung dagegen mit genetischer Konstanz, Homozygotie, Unabhängigkeit von Pollenvektoren und Zuverlässigkeit der Reproduktion. Fremdbefruchtung ist wahrscheinlich ursprünglich, Selbstbefruchtung ist abgeleitet. Die Blütenpflanzen haben eine Reihe von Möglichkeiten entwickelt, die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung und Fremdbefruchtung zu erhöhen, bzw. Selbstbestäubung und Selbstbefruchtung zu vermeiden wie z. B. **Diklinie** (Räumliche Geschlechtertrennung), **Dichogamie** (Zeitliche Geschlechtertrennung), **Heterostylie**, **Selbst-Inkompatibilität** und andere (z. B. Herkogamie). Die Übertragung des Pollens, die Bestäubung, erfolgt durch verschiedene **Pollenvektoren**. Letztendlich wird durch diese Merkmale bestimmt, wie die **Befruchtung** erfolgt: xenogam (fremdbefruchtet), autogam (selbstbefruchtet), oder gemischt. Ein mit dem Befruchtungssystem hoch korreliertes Merkmal ist das Verhältnis von Pollen zu Samenanlagen pro Blüte, die **Pollen-Ovula Ratio**.

- Wie sind Blüten/Blütenstand gebaut und welche Bestäuber haben sie?
Blüten zeigen mannigfache morphologische Anpassungen an Bestäuber, in Mitteleuropa meist Insekten. Wichtige Parameter sind hier die **Blütenfarbe** und **UV-Reflexion**, die Art der angebotenen **Belohnung** und der morphologische **Blumentyp** bzw. **Blumenklasse**, und die damit verbundene **Bestäuberfauna**.

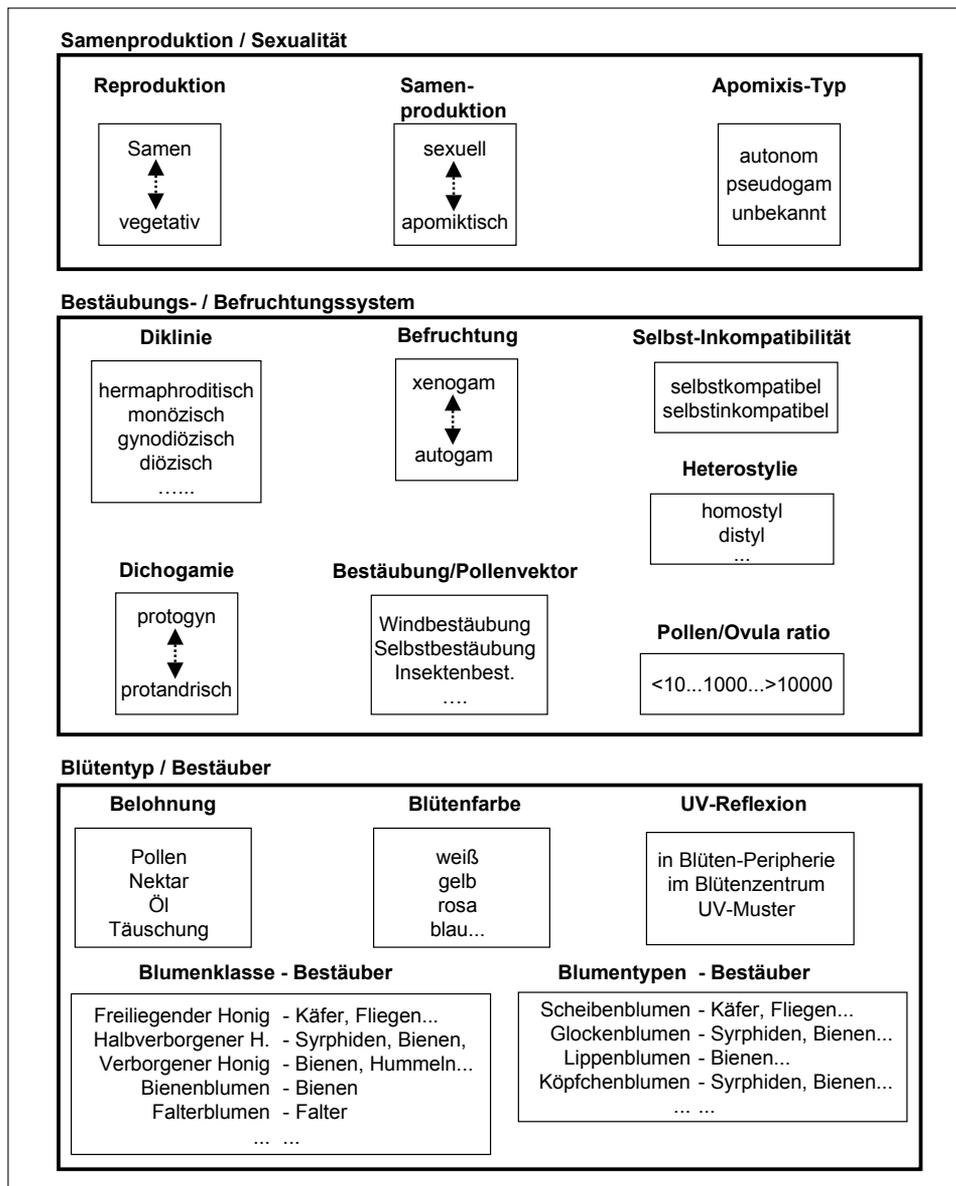


Abb. 2: Übersicht über die Datenbankfelder zur Blüten- und Reproduktionsbiologie
Parameters of flower and reproduction biology covered in the data base

2 Geschichte der Blütenbiologie

Die Erforschung der Blüten- und Reproduktionsbiologie hat eine lange Geschichte, die mit der Entdeckung der Geschlechtertrennung, des Prinzips der Fremdbestäubung und der Rolle der Insekten durch KÖLREUTER (1761) und SPRENGEL (1793) ihren Anfang nahm und deren Höhepunkt im 19. Jh. lag. Die beschreibenden, klassifizierenden und experimentellen Arbeiten von AXELL, WARMING (Schweden), BURKILL, DARWIN, WILLIS (England), DELPINO, RICCA (Italien), HEINSIUS, LINDMAN (Niederlande), HILDEBRAND, KERNER VON MILAUN, KNUTH, LOEW, MÜLLER, SCHULZ, SPRENGEL, VON KIRCHNER, VERHOEFF (Deutschland) und vielen weiteren wurden von KNUTH (1898) zusammengetragen. Allerdings waren viele Beobachtungen beeinflusst von dem so genannten „Knight-Darwin’schen Gesetz“, das besagt, dass kein Lebewesen sich ausschließlich durch Selbstbefruchtung fortpflanzen könne, sondern dass Fremdbefruchtung die Regel sei (vgl. KNUTH 1898). Dadurch wurde einerseits die Suche nach Mechanismen der Fremdbestäubung intensiviert, andererseits gab es einzelne Beobachter, die wiederum großes Augenmerk auf mögliche Selbstbestäubungsmechanismen legten. Hinzukommt das fehlende Verständnis von Selbstinkompatibilität und Apomixis. Somit sind einige dieser Beobachtungen mit einem gewissen Vorbehalt zu betrachten.

Eine Fortsetzung fand diese Art der Forschung im Versuch der „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“ von VON KIRCHNER et al. (1908 ff.), bevor die blütenbiologische Forschung in Mitteleuropa an Bedeutung verlor, jedoch nie ganz verschwand. In der Folgezeit wurden z. B. außereuropäische Floren untersucht (z. B. VOGEL 1954) und Teilaspekte wie Blütenmorphologische Typen (KUGLER 1955A), UV-Reflexion (DAUMER 1958), Selbst-Inkompatibilität (EAST 1940) oder Apomixis (GUSTAFSSON 1946) intensiver bearbeitet.

Ein verstärktes Interesse an der Blüten- und Reproduktionsbiologie erwachte mit der ebenfalls an Bedeutung gewinnenden populationsbiologischen Betrachtungsweise der Pflanzen und der Naturschutzforschung. Neue methodische Entwicklungen der Genetik, Physiologie und Statistik machen die Blüten- und Reproduktionsbiologie wieder zu einem aktiven Forschungsfeld, wovon sowohl neuere Handbücher der Blütenbiologie (DAFNI 1992, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979, LEINS 2000, PROCTOR et al. 1996, RICHARDS 1997) als auch Monographien und Übersichtsartikel zu Spezialaspekten zeugen (z. B. BARRETT 1992, CRUDEN & LLOYD 1995, KREISCH 1996, MANI & SARAVANAN 1999, SCHWERDTFEGER 1996, SSYMANK 2001, WILLIAMS et al. 1994). Große Bedeutung für die Interpretation der Evolution und Ökologie von Bestäubungs- und Befruchtungssystemen erlangt dabei die Berücksichtigung phylogenetischer Aspekte (BARRETT et al. 1996, WELLER & SAKAI 1999).

3 Datenherkunft

Die Inhalte der Datenbank zur Blütenbiologie stammen aus einer großen Zahl von Literaturquellen. Die meisten Daten sind individuell für jeden Datensatz mit einem Zitat der Datenherkunft belegt. Ausgangspunkt für die Blütenbiologie waren die Arbeit von KNUTH 1898, der die umfangreichen Arbeiten des 19. Jh. zusammenfasste, der „HEGI“ (1939 ff.) und die Veröffentlichungsreihen „*Biological Flora of the British Isles*“ (Journal of Ecology), „*The Biology of Canadian Weeds*“ (Canadian Journal of Plant Science) und „*Biological Flora of Central Europe*“ (Flora). Darüber hinaus wurde in großem Umfang weitere Primär- und Sekundärliteratur ausgewertet, die z. T. bei den einzelnen Merkmalen gesondert aufgelistet wird.

3.1 Ortsbezug

In Fällen, in denen die ökologischen Merkmale im Areal der Arten bekanntermaßen variabel sind, gilt als Ortsbezug Mitteleuropa. So z. B. ist *Trifolium fragiferum* im Mittelmeerraum bis Frankreich weitgehend selbst-inkompatibel und wird nach Norden zunehmend selbst-kompatibel (DAVIES & YOUNG 1966); es wurde deshalb \pm selbstkompatibel angegeben. Allerdings wurden auch Daten aufgenommen, die in Süd- oder Nordeuropa erhoben worden waren, wenn es zu diesen Arten keine entsprechenden Daten aus Mitteleuropa gab. Einen direkten Verweis auf den Ort der Datenerhebung gibt es in der Datenbank nicht.

3.2 Falschangaben

Offensichtlich falsche Angaben, die durch neue Erkenntnisse korrigiert wurden, wurden stillschweigend weggelassen.

Sollten in der Datenbank Fehler enthalten sein, so ist der Autor für entsprechende Hinweise dankbar, wie auch für Angaben zu den noch unvollständigen Feldern.

3.3 Behandlung der Farnpflanzen

Farnpflanzen bilden keine Blüten und keine Samen. Dennoch hat ihr Reproduktionssystem mit den Samenpflanzen vergleichbare Eigenschaften in Bezug auf sexuelle oder asexuelle Reproduktion, Apomixis, Befruchtungssystem und Selbststerilität (CRUDEN & LLOYD 1995). Sie können somit in die Datenstruktur der Samenpflanzen aufgenommen werden, wenn auch die biologischen Strukturen nicht völlig identisch sind. Die Effekte der verschiedenen Reproduktionsarten in Bezug auf die Bedeutung der sexuellen Rekombination und ihrer ökologischen Konsequenzen sind vergleichbar mit denen der Samenpflanzen. Die Datenbankfelder haben bei den Farnpflanzen z. T. eine etwas andere Bedeutung:

Reproduktionstyp – Reproduktion des Sporophyten: vegetativ oder über Sporen und Gametophytengeneration

Samenproduktion – Erzeugung des Sporophyten aus dem Gametophyten sexuell oder apomiktisch

Apomixistyp – Apomiktische Farne haben einen eigenen autonomen Typ der Apomixis, bei dem die Geschlechtszellen keine Rolle spielen.

Diklinie – Die eigentliche Farnpflanze, der Sporophyt, reproduziert sich über einen Generationswechsel durch Sporen, aus denen sich der meist unscheinbare Gametophyt entwickelt. In der Gametophytenphase findet die sexuelle Reproduktion statt. Bei den heterosporen Farnpflanzen entwickeln sich Mega- und Mikrosporen und daraus Mega- und Mikrogametophyt, welche wiederum Archegonien und Antheridien tragen. Die homosporen Farnpflanzen produzieren Sporen, die sich zu Gametophyten entwickeln, auf denen Archegonien und Antheridien monözisch oder diözisch verteilt sein können.

Heterospore Farnpflanzen: Gametophyt = diözisch

Homospore Farnpflanzen: Gametophyt = monözisch (aber: Equisetum = diözisch)

Befruchtung – Die Befruchtung von Oozyten durch Spermatozoiden kann stattfinden:

- zwischen verschiedenen Gametophyten verschiedener Elternpflanzen [= Fremdbefruchtung, Xenogamie]
- zwischen verschiedenen Gametophyten der gleichen Elternpflanze (intergametophytic selfing) [= Selbstbefruchtung, Autogamie] oder
- innerhalb eines Gametophyten (intragametophytic selfing) [= Automixis, Selbstbefruchtung].

Selbsterilität – Obwohl noch nicht vollständig geklärt, lassen sich Befunde bei einigen Arten am besten mit dem Vorhandensein eines Selbstinkompatibilitätssystems deuten. In der Gametophyteneneration gibt es auch die Möglichkeit der Apomixis.

Alle anderen Datenbankfelder bleiben bei den Farnen unberücksichtigt: **Bestäubung** (Spermatozoiden bewegen sich aktiv zu den Archegonien), **Dichogamie**, **Heterostylie**, **Belohnung**, **Pollen/Ovule Ratio**, **Blütenfarbe**, **Blütentypen**.

4 Blüten- und reproduktionsbiologische Merkmale

4.1 Reproduktionstyp: Samen(Sporen)/vegetativ

Die Reproduktion kann über Samen (bzw. Sporen) und/oder vegetativ erfolgen, wobei die eine oder andere Strategie besonders bedeutend sein kann. Unter vegetativer Reproduktion werden sämtliche vegetativen Formen verstanden (vgl. KRUMBIEGEL 2002), nicht jedoch asexuelle Samenerzeugung (Apomixis). Reproduktion wird verstanden als die Erzeugung von Nachkommen, die von den Eltern physikalisch getrennt und unabhängig sind. So ist z. B. die Erneuerung einer Zwiebel keine Reproduktion, sondern eine Form der Mehrjährigkeit. Hingegen stellt die Erzeugung von Tochterzwiebeln eine Form der Reproduktion dar. Wenn die Reproduktion sowohl über Samen als auch vegetativ erfolgt, wurde eine Gewichtung angestrebt (Tab. 1).

Der **Reproduktionstyp** gibt keine Information darüber, ob auch die Ausbreitung über Samen oder vegetativ erfolgt. In vielen Fällen wird sich eine Pflanzenart lokal vegetativ fortpflanzen und ausbreiten, für die Fernausbreitung aber auf Samenerzeugung angewiesen sein.

Tab. 1: Reproduktionstyp und Häufigkeiten in der deutschen Flora

Types of reproduction and frequency in the German flora

	Reproduktionstyp	type of reproduction	Häufigkeit	%
s	ausschließlich über Samen	only by seed	1 559	42,6
ssv	meist Samen, selten vegetativ	mostly by seed, rarely vegetatively	144	3,9
sv	Samen und vegetativ	by seed and vegetatively	1 787	48,8
vvs	meist vegetativ, selten Samen	mostly vegetatively, rarely by seed	126	3,4
v	ausschließlich vegetativ	only vegetatively	41	1,1

4.2 Typ der Samenproduktion: Amphimixis/Apomixis

Die Samenerzeugung erfolgt bei den meisten Arten sexuell (=amphimiktisch): einer der beiden Spermakerne des Pollen vereinigt sich mit der Eizelle zur diploiden Zygote, der andere vereinigt sich mit den Polkernen und bildet das Endosperm. Bei apomiktischer Fortpflanzung hingegen erfolgt zwar Samenbildung, die Eizelle entwickelt sich jedoch asexuell direkt aus diploidem Gewebe der Mutterpflanze (Bestäubung ist dennoch in den meisten Fällen nötig, s. u.). Der Begriff Apomixis wird hier im Sinne von NOGLER 1984 benutzt und beinhaltet ausschließlich asexuelle Samenproduktion („Agamospermie“), keine anderen Formen der vegetativen Fortpflanzung. Apomixis umfasst wiederum zwei grundsätzlich verschiedene Formen der Reproduktion: (1) adventive Embryonie/Polyembryonie (LAKSHMANAN & AMBEGAOKAR 1984) und (2) Gametophytische Apomixis (Diplosporidie und Aposporidie) (NOGLER 1984). Beide Formen wurden hier berücksichtigt, aber nicht getrennt benannt.

Das Feld **Samenproduktion** gibt an, inwieweit apomiktische Samenerzeugung vorliegt: obligat sexuell – meist sexuell mit seltener Apomixis – fakultativ apomiktisch – obligat apomiktisch. Der in der Literatur häufig verwendete Begriff „fakultativer Apomikt“ ist insofern irreführend, als diese Arten in der Regel apomiktisch sind und nur selten Samen auf sexuellem Wege entstehen (Tab. 2).

Apomixis tritt in einer Reihe von Gattungen weitverbreitet auf (z. B. *Rubus* sect. *Rubus*, *Hieracium*, *Alchemilla*, *Potentilla*, *Cotoneaster*, *Sorbus*), in weiteren dagegen nur sporadisch (z. B. *Calamagrostis*, *Ranunculus*, *Hypericum*). Bei vielen Arten sind jedoch keine expliziten Untersuchungen der Amphimixis bekannt (JOHRI et al. 1992). In diesen Fällen wurden die Arten dann als amphimiktisch bewertet, wenn innerhalb der entsprechenden Gattung keine apomiktischen Sippen bekannt sind. Bei *Rosa* sect. *Canina* ist das Vorkommen von Apomixis umstritten (WERLEMARK 2000, WISSEMAN 2000).

Apomixis ist häufig mit Polyloidie verbunden. Dabei entstehen aus diploiden, obligat sexuellen Sippen polyloide, fakultativ apomiktische (z. B. *Hieracium*, *Taraxacum*, vgl. DURKA 2002). Damit können manche Arten sowohl sexuelle als auch apomiktische Sippen enthalten (z. B. ROTREKLOVA et al. 2002).

Bei den Farnpflanzen bezieht sich das Feld nicht auf die Erzeugung von Samen, sondern auf die Erzeugung des Sporophyten durch den Gametophyten.

Zur Apomixis gibt es eine Reihe von allgemeinen Übersichtsarbeiten (ASKER & JERLING 1992, GUSTAFSSON 1946, MOGIE 1992, NAUMOVA 1993, NOGLER 1984, NYGREN 1954, NYGREN 1967), andere betreffen die molekularen Mechanismen (BICKNELL et al. 2000, CARMAN 1997, GROSSNIKLAUS et al. 2001, NOYES & RIESEBERG 2000) oder die Problematik apomiktischer Sippen für den Naturschutz (GREGOR & MATZKE-HAJEK 2002).

Tab. 2: Typen der Samenproduktion und Häufigkeiten in der deutschen Flora

Types of seed production and frequency in the German flora

Samenproduktion	seed production	Häufigkeit	%
s sexuell, amphimiktisch	sexual, amphimictic	3 019	82
a meist sexuell, selten apomiktisch	mostly sexual, rarely apomictic	14	0,4
f fakultativ apomiktisch	facultative apomictic	574	15
o obligat apomiktisch	obligate apomictic	67	2

4.3 Typ der Apomixis

Apomiktisch entstandene Samen sind genetisch identisch mit der Mutterpflanze. Das bedeutet jedoch nicht, dass für die Samenbildung keine Bestäubung mit Pollen erforderlich wäre. Die Bildung des Endosperms kann mit oder ohne Befruchtung der Polkerne erfolgen (NOGLER 1984) (Tab. 3):

Pseudogamie: die Polkerne müssen befruchtet werden, pseudogame Endospermentwicklung: Bestäubung erforderlich (z. B. *Rubus*, *Sorbus*, *Potentilla*, *Poa*).

Autonome Apomixis: sowohl Eizelle als auch Polkerne sind unabhängig von der Befruchtung durch Pollen: es ist keine Bestäubung erforderlich (z. B. *Hieracium*, *Chondrilla*, *Alchemilla*, *Calamagrostis*).

4.4 Räumliche Geschlechtertrennung – Diklinie

Die räumliche Verteilung der weiblichen und männlichen Organe auf eine oder mehrere Blüten und/oder Pflanzen wird als Diklinie bezeichnet. Hermaphroditische Blüten, die

Tab. 3: Apomixistypen und Häufigkeiten in der deutschen Flora
Types of apomixis and frequency in the German flora

Apomixis			definition	Häufigkeit	%
a	autonom	autonomous	both egg cell and polar nuclei are independent of fertilization: no pollination needed	218	33
p	pseudogam	pseudogamous	polar nuclei must be fertilized: pollination need	423	64
u	unbekannt	unknown		15	2

männliche und weibliche Organe enthalten, sind monoklin. Die verschiedenen Möglichkeiten der Geschlechterverteilung auf Blüten und Pflanzen und ihre Häufigkeit zeigt Tab. 4.

Nur knapp 30 % der Arten sind danach regelmäßig diklin, die meisten Pflanzenarten sind monoklin. Unter den diklinen Systemen ist Monözie (6,6 %) die häufigste, gefolgt von Gynomonözie (4,7 %), Diözie (3,8 %), Gynodiözie (2,7 %) und Andromonözie (1,9 %). Sehr selten sind Androdiözie, Triözie, Trimonözie und männliche Sterilität (Tab. 4).

Tab. 4: Kategorien der Diklinie und Häufigkeit in der Datenbank und bezogen auf Arten (bei Arten mit Mehrfachangaben wurde die häufigste Form der Diklinie gewertet)

Types of dicliny and frequency in the data base and at species level (in species with numerous data sets, the most common form was used)

Diklinie		dicliny	Geschlechter- verteilung	Datensätze %	Arten %
so	synözisch*	hermaphroditic	♀	2986 71,4	2885 79,6
mo	monözisch [§]	monoecious	(♀ ♂)	287 6,9	240 6,6
do	diözisch ^{§&}	dioecious	♀, ♂	186 4,4	138 3,8
gm	gynomonözisch	gynomonoeocious	(♀ ♀)	305 7,3	169 4,7
am	andromonözisch	andromonoecious	(♂ ♀)	124 3,0	70 1,9
gd	gynodiözisch	gynodioecious	♀, ♀ ♀, (♀ ♂)	oder 212 5,1	99 2,7
ad	androdiözisch	androdioecious	♂, ♀ ♂, (♀ ♂)	oder 44 1,1	4 0,1
tr	triözisch ⁺	trioecious	♀, ♂, ♀ ♀, ♂, (♀ ♂) oder ♀, ♂, ♀, (♂ ♀)	oder 13 0,3	3 0,1
tm	trimonözisch [#]	trimonoecious	(♀ ♀) (♀ ♂ ♀)	12 0,3	4 0,1
ms	männlich steril	male steril	♀	11 0,3	11 0,3

* Synonym: zwittrig, hermaphroditisch, monoklin, homözisch, zweigeschlechtig, vollkommene Blüte

§ Synonym: einhäusig

§ Synonym: zweihäusig

& Die manchmal verwendete Kategorie *subdiözisch* (z. B. *Myrica gale*, *Cirsium arvense*) ist eine Form der Triözie, wobei neben den weit überwiegenden diözischen Pflanzen selten auch synözische oder monözische auftreten.

+ Synonym: vielehig, polygam

Synonym: cönomonözisch

4.4.1 Variabilität und Datenqualität

Bei vielen Arten wurden in einzelnen Populationen unterschiedliche dikline Geschlechterverteilungen festgestellt, so dass in der Datenbank häufig mehrere Formen der Diklinie angegeben werden. Wenn möglich, wurde die relative Häufigkeit der einzelnen Formen angegeben (Häufigkeitsstufen vgl. Tab. 10). So treten bei androdiözischen und gynodiözischen Arten häufig auch andromonözische/gynomonözische Individuen auf. Ein Problem der Ansprache der Diklinie ist außerdem, dass es keine klare Festlegung darüber gibt, wie hoch z. B. der Anteil der männlich sterilen Individuen sein muss, um von einer gynodiözischen Art sprechen zu können. Gyno- und Andromonözie wiederum ergibt sich häufig bei den am Ende der Vegetationsperiode oder in der Infloreszenz zuletzt gebildeten Blüten, die nicht mehr vollständig ausgebildet sind. Die Angabe der prozentualen Anteile der einzelnen Geschlechtertypen wäre sehr wünschenswert. Diese Art der Information ist aber nur sehr selten vorhanden.

4.4.2 Evolution und Ökologie

Während bei den Gymnospermen die monözische Geschlechterverteilung die Regel ist, ist bei den Angiospermen die zwittrige Blüte ursprünglich (THIEN et al. 2000). Durch Verlust der männlichen Funktion werden aus hermaphroditischen Blüten weibliche (= männlich steril), durch Verlust der weiblichen Funktion männliche Blüten (= weiblich steril). Männlich sterile Blüten entstehen durch Mutationen wesentlich häufiger als weiblich sterile, da in der Entwicklung, Präsentation und Freisetzung der Pollen wesentlich mehr Gene beteiligt sind als in der Entwicklung der Eizellen, so dass eine größere Wahrscheinlichkeit besteht, dass im Androeum durch Mutationen Sterilitäts-Allele entstehen (KAUL 1988).

Wenn eine Art sowohl synözische, andromonözische und auch androdiözische Individuen aufweist, wird die Art als männlich pleogam bezeichnet, entsprechend sind Arten mit sowohl synözischen, gynomonözischen und gynodiözischen Individuen weiblich pleogam (KNUTH 1898).

Räumliche Geschlechtertrennung erhöht die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung und Fremdbefruchtung. Gleichzeitig erhöht sich aber das Risiko, keine Samen zu erzeugen, da die Pollenübertragung nicht gesichert ist. Ob ein bestimmtes Geschlechterverhältnis eine langfristig evolutionär stabile Strategie ist (ESS), ergibt sich aus der relativen Fitness der einzelnen Pflanzentypen, die sich wiederum durch die Zahl und Fitness der jeweiligen Nachkommen ergibt. Es gibt diverse Hypothesen, wie die diklinen Geschlechterverteilungen bei Pflanzen entstehen und durch welche Mechanismen sie aufrechterhalten werden:

Diözie

- Diözie kann sich aus Hermaphroditismus via Monözie durch Selektion auf sexuelle Spezialisierung oder via Gynodiözie als Mechanismus zur Sicherung der Fremdbestäubung entwickeln (FREEMAN et al. 1997, WEIBLEN et al. 2000)
- Diözische Taxa sind artenärmer als hermaphroditische oder monözische (HEILBUTH 2000)
- Diözie kann zu räumlicher Variation der Individuendichte führen und zur interspezifischen Niscentrennung beitragen (NANAMI et al. 1999)

Gynodiözie, Androdiözie

- Gynodiözie wird dadurch unterstützt, dass weibliche Individuen einen höheren Samen-ertrag aufweisen als hermaphroditische (DELPH & CARROLL 2001) und dass bei ihnen Inzucht ausgeschlossen ist (z. B. SAKAI et al. 1997).
- Bei gynodiözischen Arten treten häufig partiell männlich sterile Individuen auf (= Gynomonözie) (KOELEWIJN & VANDAMME 1996), so dass Gynodiözie oft gemeinsam mit Gynomonözie vorkommt.

- In manchen gynodiözischen Arten werden hermaphroditische Blüten von Insekten bevorzugt. (Selektivität der Bestäuber beeinflusst die Entwicklung getrennter Geschlechter) (ASHMAN 2000).
- Bei der Populationsgründung werden in gynodiözischen oder androdiözischen Arten hermaphroditische Individuen selektiert, da sie zur Selbstbestäubung fähig sind und höhere reproduktive Fitness aufweisen als weibliche Individuen (PANNELL 1997, Taylor et al. 1999).
- In Metapopulationen wird Gynodiözie gegenüber Androdiözie gefördert (PANNELL 1997).
- Androdiözie kann sich nur dann etablieren, wenn die weiblich-sterilen Individuen eine um Faktor 2 höhere Fruchtbarkeit als die hermaphroditischen haben (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987)
- Selbstinkompatibilität kann die Fruchtbarkeit männlicher Individuen bei Androdiözie erhöhen (VASSILIADIS et al. 2000)

4.5 Zeitliche Geschlechtertrennung – Dichogamie

Die zeitliche Trennung der männlichen und weiblichen Funktion wurde schon vor über 200 Jahren beobachtet (KÖLREUTER 1761) und von SPRENGEL (1793) als Dichogamie bezeichnet. Zwei Formen werden unterschieden: Protogynie (Vorweiblichkeit), in der die weibliche Funktion vor der männlichen auftritt und Protandrie (Vormännlichkeit), in der die männliche Funktion der weiblichen vorangeht. Treten beide Funktionen gleichzeitig auf, spricht man von Homogamie oder Adichogamie. Dichogamie kann innerhalb einer Blüte oder bei diklinen Arten zwischen Blüten auftreten (LLOYD & WEBB 1986).

Der Grad der Dichogamie wird hier in drei Stufen eingeteilt (Tab. 5): „ausgeprägt protogyn“ „ausgeprägt protandrisch“: ohne zeitliche Überlappung der weiblichen und männlichen Funktion, z.T. mit deutlicher zeitlicher Lücke zwischen beiden Funktionen; „protogyn“/„protandrisch“: weibliche und männliche Funktion zeitlich getrennt. Diese Kategorie ist von der vorigen und nachfolgenden nicht klar getrennt, da es von den Datenquellen abhängt, ob innerhalb der dichogamen Arten nochmals differenziert wird. „leicht protogyn/leicht protandrisch“: weibliche/männliche Funktion zuerst aktiv, aber klare zeitliche Überlappung beider Funktionen. Die Stärke der Dichogamie ist nur schlecht zwischen Arten oder größeren Taxa vergleichbar, da Dichogamie ein relatives Maß bezogen auf die Blühdauer einer individuellen Blüte ist.

Bei der interfloralen Dichogamie wurden zwei weitere Formen beobachtet (LLOYD & WEBB 1986), die hier allerdings nicht zur Anwendung kamen: Duodichogamie, eine Abfolge von männlichen, dann weiblichen und wieder männlichen Blüten; Heterodichogamie, die von ausgeprägt protandrischen und protogynen Blüten derselben Art gebildet wird, wobei die im männlichen Zustand befindlichen Blüten zur gleichen Zeit blühen wie die im weiblichen Zustand befindlichen Blüten.

Wenn sich nicht nur auf bei einer Blüte, sondern im gesamten Blütenstand bzw. bei der gesamten Pflanze männliche und weibliche Phase nicht überschneiden spricht man entweder von synchroner Dichogamie (LLOYD & WEBB 1986) oder von temporaler Diözie (CRUDEN 1988). Dies kann sowohl bei protogynen (*Typha*), protandrischen (z. T. *Carex*, *Hydrilla*) oder heterodichogamen (*Corylus*, *Juglans*) Arten auftreten.

Nach der gängigen Interpretation ist die Dichogamie ein Mechanismus, der Selbstbestäubung reduziert (DARWIN 1876, MÜLLER 1881, PROCTOR et al. 1996). Allerdings wurden daran auch Zweifel geäußert (BERTIN & NEWMAN 1993, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979, LLOYD & WEBB 1986). Alternative oder zusätzliche Erklärungen sind z. B., dass Dicho-

Tab. 5: Kategorien der Dichogamie und deren Häufigkeit in der Datenbank (n = 2919 Datensätze)
 Categories of dichogamy and frequency in the database (n = 2919 data sets)

	Dichogamie	dichogamy	Zeitliche Überlappung der Geschlechter	Häufig- keit	%
g3	ausgeprägt protogyn	pronounced protogynous		119	4,1
g2	protogyn	protogynous		444	15,2
g1	leicht protogyn	slightly protogynous		198	6,8
h	homogam	homogamous		1087	37,2
a1	leicht proterandrisch	slightly protandrous		121	4,1
a2	proterandrisch	protandrous		801	27,4
a3	ausgeprägt protandrisch	pronounced protandrous		149	5,1

gamie die gegenseitige Beeinflussung von weiblicher und männlicher Funktion verhindert; dass Protandrie das Ergebnis von Selektion auf verlängerte Pollenpräsentation ist; dass verschiedene Positionen für den Empfang bzw. die Entnahme von Pollen optimal sind, oder dass Dichogamie ein phylogenetisches Relikt bei Arten ist, die später andere Auskreuzungsmechanismen entwickelt haben. In den beiden wichtigsten aktuellen Arbeiten zur Dichogamie (BERTIN & NEWMAN 1993, LLOYD & WEBB 1986) werden viele Beobachtungen, Hypothesen und Vorhersagen zum Vorkommen von Dichogamie und zu Zusammenhängen mit Befruchtungssystem, Blütenbiologie und Bestäubung dargestellt und untersucht.

4.6 Heterostylie und andere Narbenlängen-Polymorphismen

Heterostylie ist die Ausbildung von unterschiedlich langen Narben und entsprechend unterschiedlich langen Staubblättern an verschiedenen Typen der selben Pflanzenart. Schon SPRENGEL (1793) kannte die morphologische Erscheinung, aber erst DARWIN (1877) erkannte ihre Bedeutung als Fremdbestäubungs-Mechanismus. Heterostylie umfasst auf morphologischer Ebene neben unterschiedlichen Narben- und Filamentlängen häufig auch Pollengröße und Pollenoberfläche (BARRETT 1992). Zudem ist Heterostylie oft mit Intra-morph-Inkompatibilität verbunden (s. u.).

In hermaphroditischen Blüten befinden sich Narben und Staubblätter in enger räumlicher Nähe. Dies ermöglicht eine zielgenaue Platzierung des Pollens, wenn er von Bestäubern übertragen wird. Bei räumlicher Nähe von Narben und Staubblättern beeinflussen sich allerdings die zwei Funktionen der optimierten Pollenentnahme und des Pollenempfangs (BARRETT et al. 2000, DARWIN 1877). Die offensichtlichsten Folgen sind Selbstbestäubung und Inzuchtdepression. Aber auch andere Effekte wie die Behinderung der Pollenentnahme

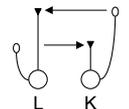
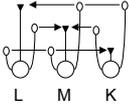
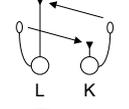
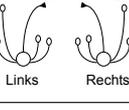
oder -abgabe, oder die Überladung der Narbe mit Eigen-Pollen kann die Effektivität der Blüte und die Fruchtbarkeit verringern. Bei vielen Arten existiert Herkogamie: Narben und Antheren haben einen gewissen räumlichen Abstand voneinander, so dass eine direkte Berührung von Antheren und Narbe verhindert wird (JONSSON et al. 1991, LUIJTEN et al. 1999, WEBB & LLOYD 1986). Heterostylie ist ein weiterer, sehr effektiver Mechanismus, die negativen Folgen der räumlichen Nähe von männlichen und weiblichen Organen in Blüten effektiv zu umgehen.

Die beiden häufigsten Formen der Heterostylie sind Distylie und Tristylie (Tab. 6). Heterostylie ist bisher in 28 Familien nachgewiesen. Distylie ist häufig in den Primulaceae, Plumbaginaceae, Rubiaceae, Linaceae, Oleaceae, Gentianaceae, Polemoniaceae, Boraginaceae, Rhamnaceae und Saxifragaceae. Tristylie tritt z. B. bei den Lythraceae und Oxalidaceae auf. Wesentlich seltener und in unserer mitteleuropäischen Flora nicht nachgewiesen sind der Narbenlängen-Dimorphismus, wobei zwei Blütentypen mit gleichlangen Stamina aber unterschiedlich langen Narben ausgebildet werden. Ebenso die Enantiostylie, wobei zwei Blütenformen mit nach rechts bzw. nach links gebogener Narbe auf verschiedenen Pflanzentypen einer Art ausgebildet werden (Tab. 6, vgl. JESSON & BARRETT 2002).

In der Flora Deutschlands tritt Heterostylie selten auf, nämlich 33 distyle Arten aus 14 Gattungen und nur 4 tristyle Arten, wobei die 3 tristysten *Oxalis*-Arten nur noch Narbenlängenunterschiede zeigen, jedoch keine Inkompatibilität, sondern erfolgreiche Selbstbestäubung (LOVETT-DOUST et al. 1985, SHIBAIKE et al. 1996), so dass *Lythrum salicaria* die einzige echt tristyle Art ist.

Tab. 6: Typen der Heterostylie; in der Grafik markieren Pfeile kompatible Bestäubungen (vgl. JESSON & BARRETT 2002)

Types of heterostyly; in the graph arrows indicate compatible pollinations (after JESSON & BARRETT 2002)

d	Distylie	Zwei Blütentypen: 1. Langgriffelige mit kurzen Staubblättern und 2. Kurzgriffelige mit langen Staubblättern	distyly	Two flower types: 1. long styled with short filaments 2. short styled with long filaments	
t	Tristylie	Drei Blütentypen: 1. langgriffelige mit mittleren und kurzen Staubblättern 2. mittelgriffelige mit langen und kurzen Staubblättern 3. kurzgriffelige mit langen und mittleren Staubblättern	tristyly	Three flower types: 1. short styled with long and medium filaments 2. Medium styled with long and short filaments 3. short styled with long and medium filaments	
h	Homostylie	Nur ein Griffel- und Staubblatt-Typ	homostyly	Only one type of style/filament	
s	Stigma-Längen Dimorphismus	Zwei Blütentypen: 1. langgriffelige 2. kurzgriffelige Staubblätter uniform	stigma-height dimorphism	Two flower types: 1. long styled; 2. short styled; filaments uniform	
e	Enantiostylie	Zwei Blütenformen: 1. Griffel nach links gebogen 2. Griffel nach rechts gebogen	enantiostyly	Two flower forms: 1. Style deflected to the left 2. Style deflected to the right.	

4.7 Selbst-Sterilität und Selbst-Inkompatibilität

Selbst-Inkompatibilität (SI) ist definiert als die Unfähigkeit einer fruchtbaren zweigeschlechtlichen Pflanze, nach Selbstbestäubung Zygoten zu erzeugen (LUNDQVIST 1964). Es

ist ein genetisch kontrollierter Mechanismus der Selbsterkennung und der Zurückweisung des eigenen Pollens vor der Befruchtung der Eizelle. Der ebenfalls häufig verwendete Begriff „Selbst-Sterilität“ bezeichnet ebenfalls die Unfähigkeit, nach Selbstbestäubung Nachkommen zu erzeugen, beinhaltet aber keinen spezifischen Mechanismus. In der Datenbank wird zwischen (1.) dem Vorhandensein und der Stärke der **Selbst-Inkompatibilität** bzw. Selbststerilität und (2.) dem **SI-Mechanismus** getrennt.

DE NETTANCOURT (1977) möchte den Begriff Selbst-Inkompatibilität nur für die klassischen genetischen Systeme der gametophytischen und sporophytischen Selbstinkompatibilitätsreaktionen (GSI, SSI) oder der Heterostylie verwendet sehen, die eine präzygotische Selbst-Abstoßung an der Narbe oder im Pistill bewirken. Bei einigen Arten existiert aber eine prä- oder postzygotische Abstoßungsreaktion, die nicht dem Modell der GSI oder SSI folgt. Im Folgenden werden aber auch diese ovarischen und postzygotischen Abstoßungsmechanismen mit einbezogen (SAGE et al. 1994, SEAVEY & BAWA 1986). Ebenso werden Selbst-Sterilitätsreaktionen berücksichtigt, denen kein Selbstinkompatibilitätssystem, zu Grunde liegt, sondern lethale Allele (Lethalfaktoren), wie bei den Koniferen (HAGMAN 1975, WILLIAMS et al. 2001) oder Farnen. Für die Einbeziehung dieser Mechanismen spricht jedoch, dass die populationsgenetischen Konsequenzen sehr ähnliche sind, wie z. B. die weitgehende Erzwingung der Fremdbefruchtung oder verringerte Samenproduktion in genetisch verarmten Kleinpopulationen.

Bei selbstkompatiblen Arten führt Selbstbefruchtung grundsätzlich zur erfolgreichen Samenproduktion. Allerdings tritt bei selbstkompatiblen Arten z.T. Inzuchtdepression in Form verringerten Samenansatzes oder verringerter Fitness der Nachkommen auf (s.u.).

4.7.1 Selbst-Inkompatibilität: Stärke der SI-Reaktion

Die Selbst-Inkompatibilität wird hier in vier Stufen eingeteilt: (1) selbstkompatibel (**SI**), (2) mehr oder weniger selbst-inkompatibel (**I+**), (3) mehr oder weniger selbstkompatibel (**C+**) und (4) selbstkompatibel (**SC**) (Tab. 7).

In der deutschen Flora verfügen 11,6% der Arten über ein Selbst-inkompatibilitätssystem, bei 2,6% liegen sowohl Angaben über SI wie über SC vor (Abb. 3). 57,7% der Arten sind selbst-kompatibel. Bei 28,2% der Arten liegen keine Informationen vor. Allerdings ist bei vielen dieser Arten, die noch nicht untersucht sind, damit zu rechnen, dass sie über ein SI-System verfügen. Dies ist insbesondere für Familien mit weitverbreiteten SI-Systemen der Fall, wie z. B. Poaceae, Asteraceae und Fabaceae.

4.7.2 Datenquellen und Datenqualität

Neben den verstreuten frühen Angaben über Selbststerilität (DARWIN 1876, FOCKE 1893, KNUTH 1898) bildet die Arbeit von EAST (1940) eine wichtige Zusammenfassung des damaligen Kenntnisstandes. Allerdings gibt EAST viele Einschätzungen auf Gattungs- oder Familienebene ab. Einige von diesen wurden inzwischen durch experimentelle Daten widerlegt (z. B. Cornaceae laut EAST selbstkompatibel; *Cornus alba* und *C. sericea* sind aber SI). Für die betreffenden Gattungen wurde die Einschätzung von EAST nicht berücksichtigt.

Wenn keine Angaben über Selbstinkompatibilität vorlagen, wurde wie folgt verfahren:

1. Pflanzenarten, die uneingeschränkt als „immer“ oder „in der Regel“ selbstbestäubt (inkl. kleistogam, pseudokleistogam) eingestuft sind, wurden automatisch als selbstkompatibel klassifiziert („SI, da selbstbestäubt“).

Tab. 7: Kategorien der Selbst-Inkompatibilität und Häufigkeit in der deutschen Flora
Categories of self-incompatibility and frequency in the German Flora

	Definition	Datenbezug	Datensätze		Arten	
				%		%
SC selbst-kompatibel	self-compatible (Keine Selbstinkompatibilität (Inzuchtdepression möglich))	Art	823	26.8		
		Gattung	1086	35.4		
		Familie	419	13.6		
		Summe SC	2328	75.9		
C+ ± selbst-kompatibel	± self-compatible (Weitgehend selbstkompatibel mit leichter Verringerung der Samen/Fruchterzeugung bei Selbstbestäubung)	Art	71	2.3		
		Gattung	1	-		
		Familie	-	-		
		Summe C+	72	2.3		
		Summe SC + C+	2400		2110	57.7
I+ ± selbst-inkompatibel	± self-incompatible (Weitgehend selbstinkompatibel mit geringer Samen/ Fruchterzeugung bei Selbstbestäubung)	Art	158	5.2		
		Gattung	1	-		
		Familie	-	-		
		Summe I+	159	5.1		
SI selbst-inkompatibel	self-incompatible (Selbstinkompatibilität)	Art	387	12.6		
		Gattung	121	3.9		
		Familie	-	-		
		Summe SI	508	16.5		
		Summe SI + I+	667		423	11.6
		Arten, die sowohl SI als auch SC sein können			96	2.6
		keine Information zu SI vorhanden			1030	28.2

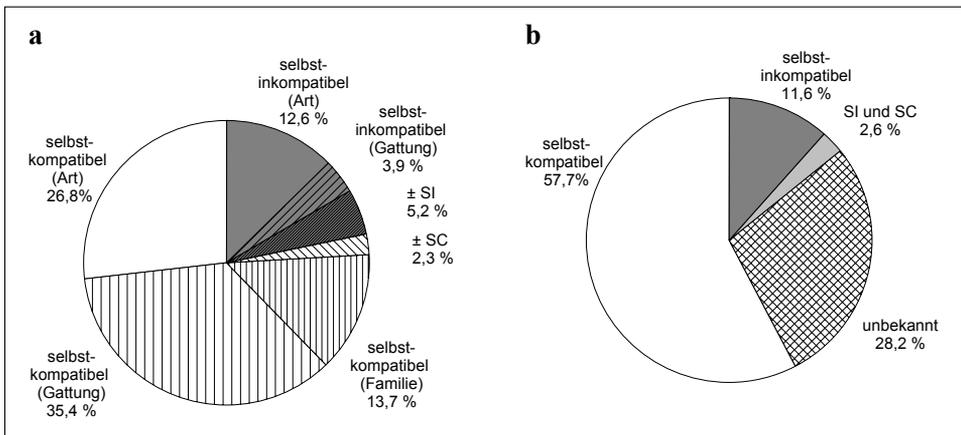


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung der Selbst-Inkompatibilitäts-Reaktion der deutschen Flora bezogen auf **a:** Datensätze der Datenbank (n = 3067) und **b:** Arten (n = 3659).

Frequencies of self-incompatibility in the German flora with respect to **a:** data sets in the data base (n = 3067) and **b:** species (n = 3659).

2. Bei Gattungen oder nah verwandten Artengruppen, für die bei mehreren Arten einheitliche Angaben vorliegen, also alle SC oder alle SI, wurde dies als repräsentativ für die Gattung gewertet und als „Selbstkompatibel“, Datenbezug „Gattung“ bzw. „Selbstinkompatibel“, Datenbezug „Gattung“ gewertet, wenn gleichzeitig die Größe und Morphologie der Blüte gleich blieb („wahrscheinlich SI/SC, da nur solche Arten bekannt“).

Je nachdem, auf welche taxonomische Ebene sich die Angaben beziehen, ist als **Datenbezug** zu jedem Datensatz „Art“, „Gattung“ und „Familie“ angegeben. „Art“ bedeutet dabei, dass die betreffende Art untersucht wurde, „Gattung“ und „Familie“ bedeuten, dass die gesamte Gattung/Familie so eingeschätzt wird, dass zur betreffenden Art selbst jedoch keine genaue Information vorliegen. Die Angaben mit Datenbezug Gattung oder Familie enthalten somit eine gewisse Unsicherheit. So gelten z. B. die Caryophyllaceae generell als selbstkompatibel, jedoch wurde vor kurzem bei *Cerastium arvense* ssp. *strictum* ein SI-System festgestellt (LUNDQVIST 1990).

Selbst-Inkompatibilitätssysteme sind häufig abhängig von der Ploidiestufe. Die in diploiden Arten oder Cytotypen bestehende SI geht bei Polyploidisierung oftmals, aber nicht immer verloren (z. B. *Rosa* UEDA & AKIMOTO 2001). Bei selbstinkompatiblen Arten mit mehreren Cytotypen ist es deshalb möglich dass sowohl SI-Sippen als auch SC-Sippen existieren (z. B. *Baldellia ranunculoides* ($2n = 2x = 16$) = SI, ($2n = 4x = 30$) = SC, VUILLE 1988). Da in dieser Datenbank Unterarten nicht getrennt behandelt werden, ist in diesen Fällen die Art sowohl SI als auch SC.

4.7.3 Populationsgenetische und ökologische Folgen

Selbstinkompatibilität ist neben der Diözie der effektivste Auskreuzungsmechanismus, der sicher zur Fremdbefruchtung führt. Damit treten alle populationsgenetischen, evolutiven und ökologischen Effekte ein, die aus der obligaten Fremdbefruchtung resultieren (vgl. Kap. 4.9).

Selbst-Inkompatibilität ist kein absoluter Schutz gegen Selbstbefruchtung. Pseudo-Selbstkompatibilität tritt bei vielen selbst-inkompatiblen Arten am Ende der individuellen Blüte (STEPHENSON et al. 2000) oder der Vegetationsperiode auf. Innerhalb einer selbstinkompatiblen Art besteht darüber hinaus genetische Variabilität bezüglich der Ausprägung der SI, so dass mehr oder weniger stark selbst-inkompatible Genotypen gefunden werden (z. B. VOGLER et al. 1999).

Selbstinkompatible Arten sind besonders durch Verkleinerung der Populationsgröße und damit durch anthropogene Habitatfragmentierung und andere stochastische Effekte gefährdet (WELLER 1994). In kleinen Populationen sinkt aufgrund fehlender kompatibler Befruchtungspartner der Samenansatz und SI-Arten leiden bei erzwungener Selbstbefruchtung oder Befruchtung durch nahe Verwandte besonders stark unter Inzuchtdepression (z. B. KÉRY et al. 2000, LUIJTEN et al. 2000)

4.7.4 SI-Mechanismen

Die verschiedenen Selbst-Sterilitäts- und Selbst-Inkompatibilitätsmechanismen sind in Tab. 8 zusammengestellt und werden anschließend erläutert. Die Mechanismen und genetischen und/oder physiologischen Grundlagen der SI sind nur an wenigen Arten experimentell oder molekular untersucht (z. B. *Papaver rhoeas*, *Nicotiana glauca*, *Petunia inflata*, *Brassica napus*, *Primula* spp., *Trifolium pratense*). Innerhalb von Gattungen und Familien liegt meist der selbe SI-Mechanismus vor (s.u.). Für Arten, bei denen zwar bekannt ist, dass sie selbstinkompatibel sind, aber der Mechanismus nicht genau untersucht wurde, wurde hier der für die Familie typische SI-Mechanismus angegeben (DE NETTANCOURT 1977).

4.7.4.1 Heteromorphe Selbstinkompatibilität

Heterostylie ist meist mit Intramorph-Inkompatibilität gekoppelt (BARRETT 1992, BARRETT & CRUZAN 1994). Die Mechanismen, die an der Narbe, im Stempel und im Ovar

Tab. 8: Selbst-Inkompatibilitäts-Mechanismen und Häufigkeit in der deutschen Flora
Self-incompatibility mechanisms and their frequency in the German flora

Mechanismen		Mechanisms	Häufigkeit %	
SSI	Sporophytische SI	sporophytic SI	110	23,0
GSI	Gametophytische SI	gametophytic SI	227	47,4
GSSI	Gametophytisch-sporophytische SI	gametophytic-sporophytic SI	5	1,0
HSI	Heteromorphe SI	heteromorphic SI	27	5,6
PSI	Postcygotische SI	postcygotic SI	12	2,5
LA	Lethalfaktoren	lethal alleles	6	1,3
U	Mechanismus unbekannt	unknown mechanism	92	19,2
ID	Inzuchtdepression	inbreeding depression	40	
CSI	kryptische Selbst-Inkompatibilität	cryptic self-incompatibility	2	

zur Inkompatibilitätsreaktion beitragen, sind vielfältig und variieren zwischen Morphen, Arten und Familien, so dass kein allgemeingültiges Muster gezeichnet werden kann. Wichtige Faktoren sind die Pollenmorphologie, Zellgröße und Stigmatyp (feucht in lang-stempeligen und trocken in kurz-stempeligen). Häufig ist ein diallelisches sporophytisches Inkompatibilitätssystem (s.u.), das genetisch mit dem Blütenpolymorphismus gekoppelt ist (GANDERS 1979). Nicht alle heterostylen Arten sind allerdings selbstinkompatibel. So sind die in Deutschland neophytischen *Oxalis*-Arten selbstkompatibel, zeigen aber noch Reste von Tristylie. Die übrigen bisher bekannten Ausnahmen selbstkompatibler heterostyler Arten (z. B. *Amsinckia*, *Decodon* und *Eichhornia* (BARRETT & CRUZAN 1994) kommen allerdings in Mitteleuropa nicht vor.

Im Gegensatz zum Inkompatibilitätssystem der heterostylen Arten, das als **heteromorphe Selbstinkompatibilität** bezeichnet wird, werden alle übrigen SI-Mechanismen (SSI, GSI, GSSI, PSI) als **homomorphe Selbstinkompatibilitäts-Systeme** zusammengefasst.

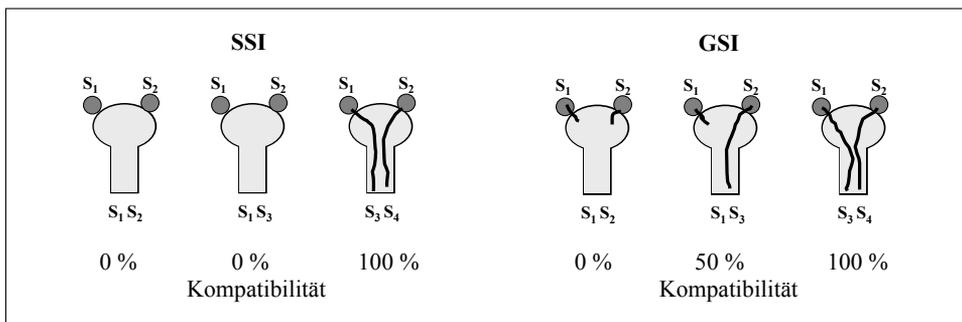


Abb. 4: Kompatibilität von Bestäubungen einer väterlichen Pflanze mit den Allelen S_1S_2 und verschiedenen mütterlichen Genotypen bei sporophytischer (SSI) und gametophytischer (GSI) Selbst-Inkompatibilität.

Compatibility reactions of a paternal S_1S_2 plant and various maternal genotypes in sporophytic (SSI) and gametophytic (GSI) self-incompatibility systems.

4.7.4.2 Sporophytische Selbstinkompatibilität – SSI

Die Pollenkeimung wird auf der Stigmaoberfläche verhindert, wenn eines der beiden elterlichen Allele einem der im Stigma exprimierten Allele entspricht. Obwohl der Pollen haploid ist, enthält die Pollenoberfläche Glycoproteine von beiden Allelen der Mutterpflanze. Entscheidend für die Abstoßungsreaktion ist somit der Genotyp des Sporophyten, von dem der Pollen produziert wurde. SSI wird durch den „S-locus“ kodiert, einen Genkomplex aus drei eng benachbarten loci, deshalb oft als *single-locus-system* bezeichnet. Der S-locus hat in einer Pflanzenpopulation eine große Zahl von Allelen.

SSI ist typisch für Brassicaceae, Asteraceae und Convolvulaceae. Die Arten besitzen in der Regel trinucleate Pollen und trockene Narben.

4.7.4.3 Gametophytische Selbstinkompatibilität – GSI

Alle Pollen keimen auf dem Stigma, das Pollenschlauchwachstum stoppt aber während des Wachstums im Pistill, wenn das im haploiden Pollen exprimierte Allel einem der Allele im Pistill entspricht. Der S-locus hat in einer Pflanzenpopulation eine große Zahl von Allelen und produziert eine Ribonuclease, die wahrscheinlich in inkompatiblen Pollenschläuchen die RNA zerstört.

GSI wird meist durch einen locus codiert: Solanaceae (z. B. *Solanum*), Rosaceae (z. B. *Malus*), Papaveraceae (z. B. *Papaver*), Ranunculaceae (z. B. *Ranunculus*; aber *R. acris*: 3 loci), Scrophulariaceae (z. B. *Antirrhinum*), Fabaceae (z. B. *Trifolium*), Chenopodiaceae (aber *Beta vulgaris*: 4 loci), Liliaceae. Bei den Poaceae wird GSI durch zwei loci codiert („S-locus“, „Z-locus“, BAUMANN et al. 2000). Die Arten besitzen in der Regel binucleate Pollen und feuchte Narben.

4.7.4.4 Gametophytisch-sporophytische Selbstinkompatibilität – GSSI

Eine Kombination von sporophytischer und gametophytischer SI beschreibt LEWIS (LEWIS et al. 1988, LEWIS 1994, ZUBERI & LEWIS 1988) in einigen Brassicaceae und Asteraceae. Dabei äußert er den Verdacht, dass ein gametophytisches System modifizierend in allen sporophytischen Systemen mitwirken könnte. Bisher nachgewiesen in *Eruca*, *Raphanus*, *Brassica*, *Crepis* und *Hypochoeris* (vgl. auch DE NETTANCOURT 1997).

4.7.4.5 Spät einsetzende Selbstinkompatibilität – Postzygotische SI – Ovarische SI

Anders als bei GSI und SSI können eigene und fremde Pollen bei dieser Form der Inkompatibilität auf der Narbe keimen und durch den Stempel wachsen. Die Inkompatibilitätsreaktionen erfolgen in unterschiedlicher Weise entweder erst kurz vor der Befruchtung oder bei der Zygoten-, Embryo- oder Endospermentwicklung (SEAVEY & BAWA 1986). Die präzygotischen Abstoßungsreaktionen können als verspätete GSI interpretiert werden (SAGE et al. 1994). Die molekularen und physiologischen Mechanismen der spät einsetzenden SI sind nicht klar. Auch ist unklar, ob überhaupt eine echte ovarische Selbstinkompatibilitätsreaktion vorliegt, oder ob Inzuchtdepression mit einer großen Zahl von lethalen Allelen wirkt (SAGE et al. 1994). Entsprechend der noch unklaren Mechanismen werden verschiedene Bezeichnungen verwendet, z. B. postzygotische, ovarische oder spät einsetzende SI.

4.7.4.6 Lethalfaktoren – Lethale Allele-Mechanismus

Bei den Gymnospermen existiert keiner der klassischen Selbst-Inkompatibilitätsmechanismen. Sie besitzen keine Narbe und kein Pistill, in dem die SI-Reaktion ablaufen könnte. Dennoch sind Selbstbestäubungen im Allgemeinen ohne Erfolg. Auch bei Farnen kommt weitverbreitet Selbst-Sterilität vor, die nicht durch genetische Selbstinkompatibilität,

sondern höchstwahrscheinlich durch lethale Allele hervorgerufen wird (aber vgl. SCHNELLER 1988). Beim lethale-Allele-Mechanismus führt eine große Zahl von lethalen Allelen dazu, dass fast sämtliche selbstbefruchtete Eizellen absterben (HAGMAN 1975, WILLIAMS et al. 2001). Es liegt hier also der Fall von starker Inzuchtdepression vor, die zum gleichen Resultat wie eine Selbstinkompatibilität führt.

4.7.4.7 Inzuchtdepression

Inzuchtdepression kann sowohl bei selbstinkompatiblen als auch bei selbstkompatiblen Arten vorkommen. Bei Arten, die normalerweise fremdbefruchtet sind, entwickelt sich genetische Last, d. h. es sammeln sich negativ wirkende und lethale Mutationen an, die aber aufgrund der hohen Heterozygotie nicht ausgeprägt werden. Bei selbstkompatiblen Arten (auch bei SI-Arten nach erzwungener Selbstbefruchtung) wirken sich diese Allele bei Selbstbefruchtung verstärkt aus und führen im gesamten Verlauf der Entwicklung, besonders jedoch während der Samenentwicklung, Keimung und Etablierungsphase zu erhöhter Mortalität (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987). Inzuchtdepression, vor allem bei vielen mehrjährigen fremdbestäubten Angiospermen, ist somit mit dem lethale-Allele-Mechanismus der Gymnospermen oder Farnen vergleichbar, wenngleich die Mortalität bei den Angiospermen meist geringer ist.

4.7.4.8 Kryptische Selbst-Inkompatibilität

Kryptische Selbst-Inkompatibilität liegt vor, wenn bei einer selbstkompatiblen Art fremder Pollen eine höhere Wahrscheinlichkeit hat, Nachkommen zu erzeugen als eigener Pollen (BATEMAN 1956). Diese Reaktion ist im Gegensatz zur Inzuchtdepression durch ein langsames Pollenschlauchwachstum des eigenen Pollens bedingt (ECKERT & ALLEN 1997).

4.8 Bestäubung – Pollenvektor

Die Bestäubung, die Übertragung von Pollen auf die Narbe, ist die zentrale Funktion der Blüte. Die Pollenübertragung kann abiotisch (Wind-, Wasser-) oder biotisch (Tier-, Selbstbestäubung) erfolgen (Tab. 9). Die Bestäubung wird hier unabhängig von der nachfolgenden Befruchtung betrachtet. *Selbstbestäubung* führt häufig, aber nicht immer auch zur *Selbstbefruchtung*. Andererseits ist Wind- oder *Tierbestäubung* nicht automatisch mit *Fremdbefruchtung* verbunden. Allerdings wird in den frühen Quellen häufig Selbstbestäubung angegeben, ohne dass etwas über Kompatibilität oder Selbstinkompatibilität bekannt war.

Entsprechend der nur teilweisen Übereinstimmung von Bestäubung und Befruchtung ist auch die Terminologie von Bestäubungs- und Befruchtungsverhältnissen z. T. unklar und die Bedeutungen verändern sich mit der Zeit. So wurden insbesondere die Begriffe Autogamie (Bestäubung innerhalb einer Blüte), Allogamie (zwischen Blüten), Xenogamie (zwischen Blüten verschiedener Pflanzen), die ursprünglich zur Beschreibung des Pollentransportes verwendet wurden (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979, KERNER VON MARILAU 1887), später zur Beschreibung der Befruchtungssysteme verwendet. Hier wird für die Beschreibung der Pollenübertragung grundsätzlich der Begriff „Bestäubung“ zusammen mit dem Pollenvektor genutzt (Windbestäubung, Selbstbestäubung, ...).

4.8.1 Bestäubung – Pollenvektoren

Windbestäubung oder Anemophilie ist die in der Regel passive Übertragung von Pollen durch die Luft. Sie ist bei den Gymnospermen die Regel. Innerhalb der Angiospermen hat sie

Tab. 9: Pollenvektoren
Pollen vectors

Bestäubung		pollen vector		Gruppe	
wa	Wasserbestäubung	Bestäubung auf dem oder unter Wasser	water	pollination on or below water	abiotisch bestäubt
wi	Windbestäubung	Bestäubung durch den Wind	wind	pollination by wind	abiotisch bestäubt
se	Selbstbestäubung	Spontane Selbstbestäubung innerhalb einer Blüte	selfing	spontaneous pollination within a flower	selbstbestäubt
kl	Kleistogamie	Selbstbestäubung in einer rudimentär ausgebildeten Blüte	cleistogamy	selfing in rudimentary flower	selbstbestäubt
pk	Pseudokleistogamie	Selbstbestäubung in einer nicht geöffneten Blüte	pseudocleistogamy	selfing in unopened flower	selbstbestäubt
ge	Geitonogamie	Selbstbestäubung durch eine benachbarte Blüte	geitonogamy	selfing by a neighbouring flower	selbstbestäubt
in	Insektenbestäubung		insects		tierbestäubt
sn	Schneckenbestäubung		slug		tierbestäubt
vo	Vogelbestäubung		birds		tierbestäubt
fl	Fledermausbestäubung		bats		tierbestäubt

sich in vielen Gruppen unabhängig voneinander entwickelt (CULLEY et al. 2002, REEVES & OLMSTEAD 1998) und ist z. B. bei den Poaceae, Fagaceae und Chenopodiaceae die Regel. Morphologisch ist sie verknüpft mit unscheinbaren aber exponierten Blüten, hoher Pollenproduktion und großen, oft fiederigen Narben. Weitere, die Fremdbestäubung unterstützende Faktoren wie Diklinie, Dichogamie oder Selbst-Inkompatibilität treten bei windbestäubten Arten häufig auf.

Die **Wasserbestäubung** oder Hydrophilie ist beschränkt auf Arten, die vollständig im oder auf dem Wasser wachsen. Dabei wird der Pollen auf der Wasseroberfläche (Epihydrophilie, Epihydrogamie, z. B. *Callitriche*, *Vallisneria*) oder unter Wasser (Hypohydrophilie, Hypohydrogamie, z. B. *Najas*) übertragen, wobei Luft- und Wasserbewegungen ausgenutzt werden (ACKERMAN 2000). Einen Spezialfall stellt die Regenbestäubung oder *Ombrophilie* dar, wobei sich in geöffneten Blüten Regenwasser ansammelt, so dass Pollen schwimmend bis zur Narbe gelangen soll (HAGERUP 1950). Allerdings ist dies umstritten, da Pollen durch Wasser geschädigt wird (z. B. DAUMANN 1970, JACQUEMART 1996).

Selbstbestäubung oder Autogamie ist die durch diverse Mechanismen erleichterte direkte Übertragung von Pollen derselben Blüte auf die Narbe (KERNER VON MARILAUN 1887, KNUTH 1898, WYATT 1988, WYATT et al. 2000). In vielen Fällen tritt Selbstbestäubung erst gegen Ende der Blühdauer einer individuellen Blüte ein, wenn vorher keine Bestäubung stattgefunden hat (s. u.). Es werden mehrere morphologische Spezialfälle der Selbstbestäubung unterschieden: Kleistogamie, Pseudokleistogamie und Geitonogamie.

Kleistogamie, die Bildung von nur rudimentär entwickelten, obligat selbstbestäubten Blüten wurde schon früh bei *Viola*, bei *Impatiens noli-tangere* und sogar in der unterirdischen Form bei *Lathyrus angustifolius* MEDIK. beobachtet (z. B. HOPPE 1773). Kleistogamie tritt oft gemeinsam mit Chasmogamie auf, der Bildung von voll funktionsfähigen fremdbestäubten Blüten (Insektenbestäubung oder Windbestäubung). In einigen Verwandtschaftskreisen, z. B. den Gräsern, gibt es aber auch obligat kleistogame Taxa (CAMPBELL et al. 1983, CONNOR 1979, HACKEL 1906, LORD 1981, SCHEMSKE 2002, UPHOF 1938). Da kleistogame Blüten häufig auch morphologisch veränderte Früchte ausbilden, werden bei Arten mit sowohl kleistogamen als auch chasmogamen Blüten Samen unterschiedlich weit ausgebreitet, die gleichzeitig unterschiedliche genetische Eigenschaften haben (BERG 2000, CULLEY & WOLFE 2001, SUN 1999).

Pseudokleistogamie ist die Selbstbestäubung in der aufgrund von Umweltbedingungen nicht geöffneten Blüte. Die Blüte ist aber vollständig ausgebildet (KNUTH 1898).

Geitonogamie oder Nachbarschaftsbestäubung ist eine Form der Selbstbestäubung, wobei eine Blüte durch den Pollen einer benachbarten Blüte der selben Pflanze bestäubt wird. Dabei kann einerseits ein verlängerter Griffel den Pollen der benachbarten Blüte erreichen, oder Pollen fällt herunter und bestäubt so andere Blüten. Besonders häufig tritt Geitonogamie in Blütenkörbchen oder Blütendolden auf (z. B. Asteraceae, Apiaceae, Cornaceae). Eine besondere Form, die so genannte interne Geitonogamie, tritt bei den Callitrichaceae auf, wo der Pollenschlauch innerhalb der Anthere keimt und durch Achsengewebe bis zu den weiblichen Blüten wächst (PHILBRICK & ANDERSON 1992).

In dieser Bearbeitung bezieht sich Geitonogamie ausschließlich auf spontane Nachbarschaftsbestäubung und **nicht die durch Insekten oder Wind bewirkte** Bestäubung von Blüten mit Pollen von anderen Blüten derselben Pflanze.

Insektenbestäubung oder Entomophilie, ist die wichtigste Form der biotischen Fremdbestäubung und letztendlich eine der wichtigsten Triebkräfte für die Evolution und Artenvielfalt der Angiospermen (BAKER & HURD 1968, CREPET 1983). Insekten werden durch Geruch, Farbe oder Betrug angelockt und besuchen auf der Suche nach Pollen, Nektar, ande-

rer Nahrung oder Artgenossen die Blütenstände und Blüten, wobei sie Pollen übertragen. Nach den bestäubenden Insekten kann unterschieden werden zwischen Melittophilie (durch Bienen), Myophilie (Fliegen), Sapromyophilie (Aasfliegen), Cantharophilie (Käfer), Sphingophilie (Schwärmer) und Psychophilie (Tagfalter).

Schneckenbestäubung oder Malacophilie wird in der Literatur einige Male erwähnt (KNUTH 1898). Der im Schneckenschleim mitgeführte und an einer Narbe haften bleibende Pollen hat aber wohl keine Bedeutung für die Befruchtung (DAUMANN 1963).

Wirbeltierbestäubung, z. B. durch Fledermäuse (Chiropterophilie), Vögel (Ornithophilie) oder Kleinsäuger ist in subtropischen und tropischen Floren weit verbreitet. In Mitteleuropa ist Wirbeltierbestäubung nicht bekannt.

Windbestäubte Arten, deren Pollen von Insekten als Nahrungsquelle genutzt und die dabei auch von Insekten bestäubt werden, werden als *ambophil* bezeichnet (CULLEY et al. 2002, TOTLAND & SOTTOCORNOLA 2001). Ambophilie tritt z. B. bei *Sparganium*, vielen Cyperaceae, *Artemisia* und *Thalictrum* auf (LEEREVELD 1984, STELLEMAN 1984).

4.8.2 Häufigkeitsangaben

Viele Arten beschränken sich nicht auf nur einen Pollenvektor, sondern nutzen mehrere Vektoren. Die Häufigkeit der genutzten Pollenvektoren wurde klassifiziert (Tab. 10). Dabei wurde den Autoren meist wörtlich gefolgt. Wenn den Texten überhaupt keine Häufigkeitsangabe zu entnehmen war, wurde „unbekannt“ vergeben. Relativ häufig wird beschrieben, dass sich Blüten erst gegen Ende der Blühdauer selbst bestäuben, davor aber auf Insektenbestäubung ausgerichtet sind: „bei ausbleibender Fremdbestäubung“ (vgl. KNUTH 1898).

Tab. 10: Verwendete Häufigkeitsklassen der Pollenvektoren
Frequency classes used for pollen vectors

Code	Häufigkeit	Frequency
1	immer	always
2	in der Regel	the rule
3	häufig	often
4	selten	rare
5	nie	never
6	möglich	possible
7	bei ausbleibender Fremdbestäubung	at failure of foreign pollination
0	unbekannt	unknown

4.8.3 Datenquellen, Zusätzliche Angaben

Wenn für eine Art keine weiteren Daten vorhanden waren, wurden die Angaben aus FRANK & KLOTZ (1990) übernommen. Da dort im Fall von Mehrfachangaben (z. B. Insektenbestäubung und Selbstbestäubung = „is“) keine Gewichtung vorlag, wurde, wenn möglich, eine Gewichtung anhand bekannter ähnlicher Arten oder der Morphologie vergeben. Die Daten aus FRANK & KLOTZ (1990) beziehen sich oft auf Gattungen, ja sogar Familien (z. B. Poaceae, Cyperaceae und Juncaceae wurden pauschal als windbestäubt eingestuft). Deswegen ist die Anwendung auf Art-Niveau nur beschränkt vertrauenswürdig. Aus diesem Grund wurden die entsprechenden Angaben mit dem Zusatz „Angabe für Gattung“ bzw. „Angabe für Familie“ versehen.

Wenn für eine Art keine Daten aus der Literatur oder eigenen Beobachtungen zur Verfügung standen, wurde aus der Morphologie, Größe und Färbung der Blüten und dem Vergleich mit verwandten Arten auf die Bestäuber geschlossen und mit dem Zusatz „Angabe für Gattung“ versehen.

4.8.4 Übersicht über die Flora

Viele Pflanzenarten nutzen mehrere Pollenvektoren in unterschiedlicher Häufigkeit. Für einen vereinfachten Überblick über die gesamte Flora wurde dennoch versucht, jeder Art einen Typ zuzuweisen. Dazu wurde für jede Art der jeweils dominierende Pollenvektor ermittelt. Getrennt erfasst wurden insektenbestäubte Arten, die sich bei ausbleibender Bestäubung selbst bestäuben und solche, die ohne Häufigkeitsangaben als insekten- und selbstbestäubt eingestuft werden (Abb. 5A). Dabei zeigt sich, dass 43 % der Arten durch Insekten bestäubt werden. Weitere 12 % bestäuben sich zusätzlich selbst, wenn keine andere Bestäubung erfolgt. Bei ca. 9 % gibt es keine Information über die relative Häufigkeit von Selbst- und Insektenbestäubung. Weitgehend selbstbestäubt sind 22 %. Bei den abiotisch bestäubten Arten dominiert Windbestäubung mit 18 % neben Wasserbestäubung mit 0,5 %.

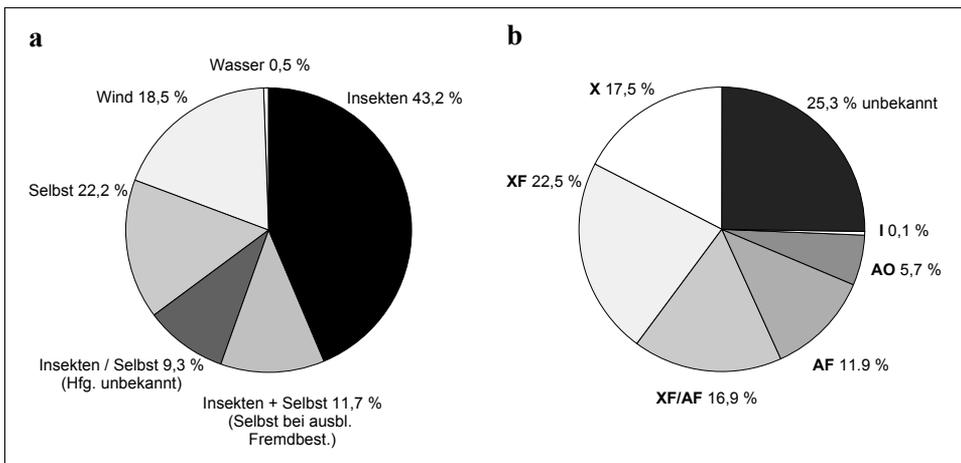


Abb. 5: **a:** Häufigkeitsverteilung der dominierenden Pollenvektoren (n = 3483 Arten, ohne Farnpflanzen und obligate autonome Apomikten); **b:** Häufigkeitsverteilung der Befruchtungssysteme in der deutschen Flora (n = 3718, incl. 59 Mehrfachnennungen)

a: Frequencies of dominating pollen vectors (n = 3483 species, without ferns and obligate autonomous apomicts); **b:** Frequencies of mating systems in the German Flora (n = 3718)

4.9 Befruchtung

Im Befruchtungssystem wirken sich die übrigen hier behandelten Parameter der Blütenbiologie auf der genetischen Ebene aus und bestimmen die populationsgenetische Struktur einer Art auf den verschiedenen Stufen vom Individuum über die Population bis hin zur Art. Die fundamentalen Auswirkungen, die das Befruchtungssystem auf die genetischen Eigenschaften hat, führen zu Korrelationen mit vielen lebensgeschichtlichen und ökologischen Merkmalen der Arten (DURKA 2000, HAMRICK & GODT 1990, 1996).

4.9.1 Befruchtungssysteme

Das Befruchtungssystem ist durch die Herkunft der Gameten definiert, durch deren Vereinigung Nachkommen erzeugt werden. Die Befruchtungssysteme der Pflanzen reichen von obligater Fremdbefruchtung (Xenogamie) über gemischte Befruchtung (fakultative Xenogamie, fakultative Autogamie) bis zur obligaten Selbstbefruchtung (Autogamie) und zur Automixis (nur Farne). Obwohl Angiospermen, Gymnospermen und Farnpflanzen unterschiedliche Organe zur Fortpflanzung nutzen, lässt sich ihre sexuelle Fortpflanzungsstrategie in die selben allgemeinen Kategorien der Befruchtungssysteme fassen (Abb. 6, Tab. 11, CRUDEN & LLOYD 1995):

Xenogamie oder obligate Fremdbefruchtung „X“ ist dadurch gekennzeichnet, dass die Gameten (Farne: Eizelle, Spermatozoide, Blütenpflanzen: Eizelle, Pollenschlauch) von verschiedenen Sporophyten stammen.

Bei fakultativer Xenogamie können die Gameten von verschiedenen oder vom selben Sporophyten stammen. Fakultative Xenogamie wird hier unterteilt in drei Klassen, die sich im Anteil von Fremd- und Selbstbefruchtung unterscheiden: **fakultative Xenogamie** i. e. S., „**XF**“, bei der die Fremdbefruchtung quantitativ stark überwiegt, aber Selbstbestäubung möglich ist; **gemischte Befruchtung** „**AF/XF**“, bei der sowohl Selbst- als auch Fremdbefruchtung häufig sind, z. B. durch Selbstbestäubung am Ende der Blütezeit; dazu werden auch alle selbstkompatiblen Arten gerechnet, bei denen zu wenig Information vorliegt, um XF oder AF zu vergeben; **fakultative Autogamie** „**AF**“, wobei Selbstbefruchtung die Regel ist und Fremdbefruchtung die Ausnahme darstellt. Echte quantitative Angaben zum Auskreuzungsgrad sind nur in Ausnahmefällen verfügbar und werden nicht angegeben.

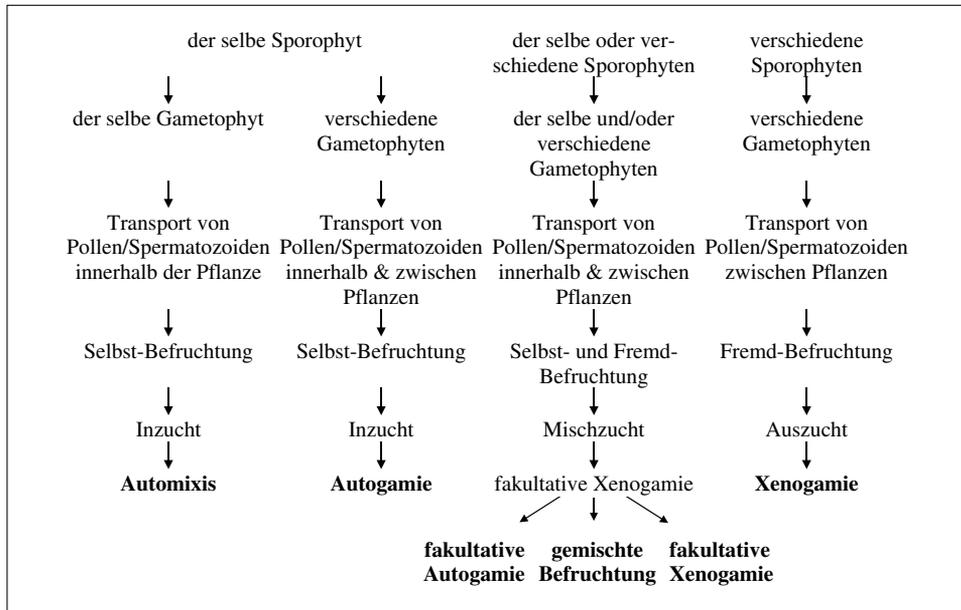


Abb. 6: Definition der Befruchtungssysteme (nach CRUDEN & LLOYD 1995, verändert)
Mating systems (after CRUDEN & LLOYD 1995, adapted)

Tab. 11: Befruchtungssysteme
Mating systems

	Befruchtung	mating system
X	X xenogam	X xenogamous
XF	XF fakultativ xenogam	XF facultative xenogamous
AFXF	AF/XF gemischte Befruchtung	AF/XF mixed mating
AF	AF fakultativ autogam	AF facultative autogamous
AO	AO obl. Autogam	AO autogamous
I	Automixis	automixis

Bei **Autogamie** „AO“ oder obligater Selbstbefruchtung stammen die Gameten vom selben Sporophyten, aber von verschiedenen Gametophyten. Die Unterscheidung von obligat und fakultativ autogamen Arten ist streng genommen nicht möglich. Auch bei Arten, die als obligat autogam gelten, treten wahrscheinlich Fremdbestäubungen auf, wenn auch sehr selten (z. B. *Arabidopsis thaliana* [ABBOTT & GOMEZ 1989]). Sie können aber sehr wichtig und effektiv sein, da die entstehenden heterozygoten Individuen durch Heterosis überlegen sind und Ausgangspunkt für neue, angepasste Genotypen sein können.

Automixis „I“ ist eine Form der Selbstbefruchtung, die nur bei Farnen möglich ist. Hierbei stammen die Gameten vom selben haploiden Gametophyten, sind also genetisch identisch (intragametophytic selfing). Der Unterschied zur Autogamie der Blütenpflanzen besteht darin, dass bei Autogamie aus heterozygoten Individuen nur 50 % homozygote Nachkommen entstehen, bei Automixis jedoch 100 %.

4.9.2 Datenherkunft

Die direkte Analyse des Befruchtungssystems erfolgt über Bestäubungsversuche mit gezielten Fremd-, Selbst-, und Nichtbestäubungen (z. B. DAFNI 1992). Solche Versuche sind schon früh in großem Umfang gemacht worden, allerdings häufig nicht ausführlich genug, um z. B. Selbst-Inkompatibilität eindeutig festzustellen oder auszuschließen und damit zwischen XF und X unterscheiden zu können (z. B. KIRCHNER 1905). Indirekt lässt sich das Befruchtungssystem mit populationsgenetischen Methoden erschließen, indem Inzucht-koeffizienten berechnet werden, die unter bestimmten Voraussetzungen die Ermittlung des Auskreuzungsgrades erlauben. Viele Untersuchungen mit Isoenzymanalysen erlauben so eine Einschätzung des Befruchtungssystems (z. B. BROWN 1990, DURKA 1999, JONSSON 1998).

Die in dieser Datenbank erfassten Daten der Blütenbiologie lassen ebenfalls Rückschlüsse auf das Befruchtungssystem zu. So wurde für alle Arten, für die keine externe Information bezüglich des Befruchtungssystems vorlag, ein Klassifizierungsschema angewandt, wobei Information über Selbstinkompatibilität, Diklinie, Pollenvektoren und Dichogamie ausgewertet wurden (Abb. 7).

X – Xenogamie: Selbstbefruchtung ist generell nicht möglich. Mechanismen wie Selbst-Inkompatibilität oder Diözie lassen ausschließlich Fremdbefruchtung zu.

XF – Fakulative Xenogamie: Arten sind selbstkompatibel, aber immer oder in der Regel von Insekten oder abiotisch bestäubt und verfügen gleichzeitig über Diklinie oder Dichogamie, die die Wahrscheinlichkeit von Selbstbestäubung herabsetzen.

Klassifizierung Befruchtungssystem

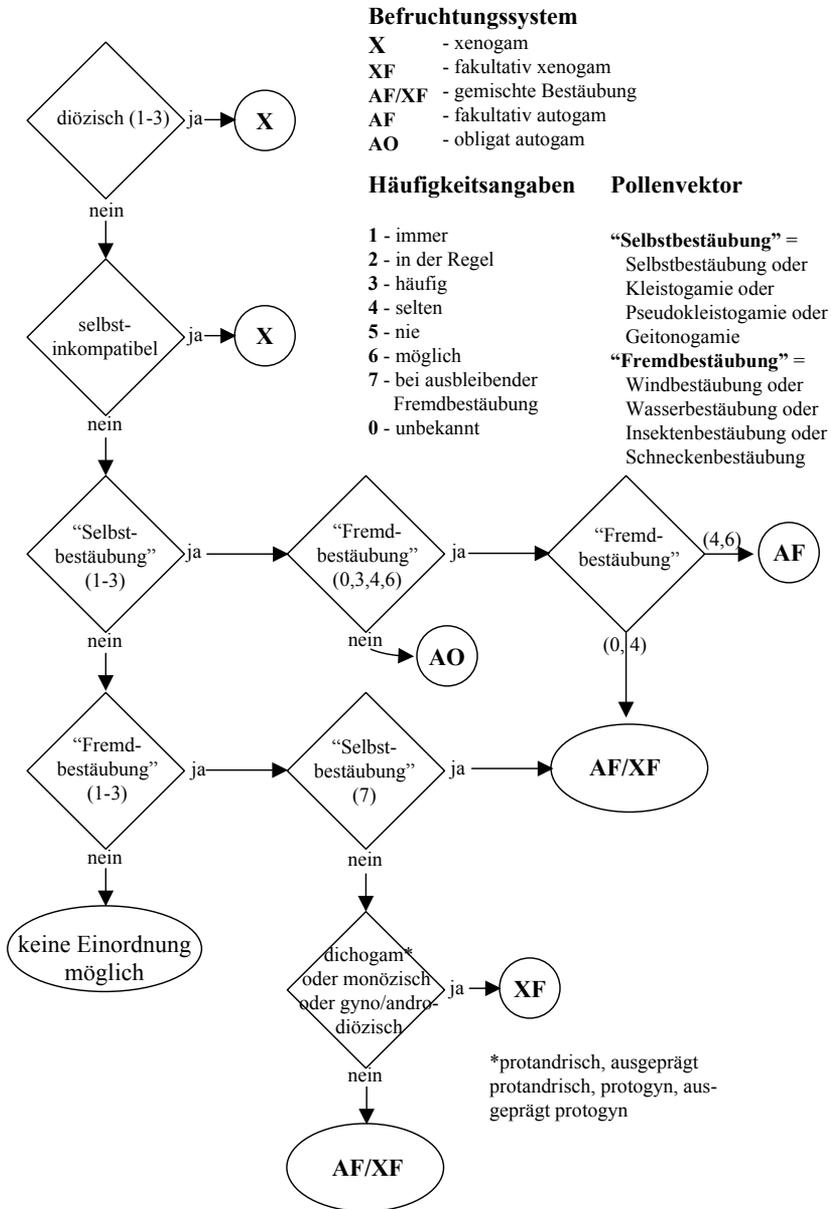


Abb. 7: Klassifizierungsschema des Befruchtungssystems
Classification scheme for determining the mating system

AF/XF – Gemischte Befruchtung: Arten verfügen prinzipiell über Mechanismen der Fremdbestäubung, wie Insekten- Wasser- oder Windbestäubung, sind aber selbstkompatibel. Häufig tritt gegen Ende der Blüte Selbstbestäubung ein, wenn vorher keine erfolgreiche Fremdbestäubung erfolgte. Das Verhältnis von Fremd- zu Selbstbefruchtung hängt 1. von der Häufigkeit und Verteilung der empfänglichen Blüten (Diklinie, Dichogamie), 2. von der Intensität der klonalen Ausbreitung der Art (auch bei Wind- und Wasserbestäubung), 3. von der Bestäuberdichte (bei Insekten-bestäubten Arten) ab.

AF – Fakultative Autogamie: Selbstkompatible und in der Regel selbstbestäubte Arten, bei denen Fremdbestäubung möglich ist.

AO – Obligate Autogamie: Selbstkompatible und immer selbstbestäubte Arten.

I – Automixis: Farnpflanzen, die sich durch intragametophytische Selbstbefruchtung fortpflanzen.

Die Anwendung des Klassifizierungsschemas ist nicht möglich, wenn Daten zu SI fehlen. SI ist wiederum in solchen Familien häufig, bei denen Selbstbestäubung durch räumliche Nähe von Pollen und Narben häufig ist (Brassicaceae, Asteraceae).

Bei fakultativ apomiktischen Arten beziehen sich die Angaben zur Befruchtung auf die amphimiktisch erzeugten Samen und die Herkunft der entsprechenden Gameten.

4.9.3 Übersicht über die Flora

Das Befruchtungssystem ist von 2776 Arten (74,5 %) bekannt (Abb. 5 B). Xenogame und fakultativ xenogame Arten machen zusammen 40 % aus, autogame und fakultativ autogame Arten zusammen 16,6 %, Arten mit gemischter Befruchtung 16,9 %. Es sind nur fünf (0,1 %) automiktische Farne bekannt. Bei den 942 Arten, für die das Befruchtungssystem nicht eingestuft werden konnte, und die meist aus den Asteraceae, Brassicaceae oder Poaceae stammen, fehlt meist die Kenntnis über Selbst-Inkompatibilität.

4.10 Pollen-Eizellen Verhältnis – pollen-ovule ratio

Das Pollen-Eizellen Verhältnis (P/O-ratio) ist das Verhältnis der Anzahl an Pollen zur Zahl der Samenanlagen. Bei synözischen Arten kann dieses Verhältnis an Einzelblüten bestimmt werden, bei diklinen Arten muss das Geschlechterverhältnis zwischen Blüten oder Individuen unterschiedlichen Geschlechtes mit einberechnet werden.

Das Verhältnis von Pollen zu Samenanlagen pro Blüte ist ein Indikator für das Befruchtungssystem oder allgemeiner formuliert für die Bestäubungseffizienz, d.h. für die Wahrscheinlichkeit, dass ein Pollenkorn eine Narbe erreicht (CRUDEN 1977, POHL 1937). Die P/O-ratio steigt mit dem Grad der Fremdbestäubung: bei kleistogamen Arten wurden pro Samenanlage im Mittel 4,7 Pollenkörner erzeugt, bei fremdbestäubten Arten waren es 5 859 (Tab. 12).

Die P/O-ratio ist durch eine Vielzahl von erwiesenen oder vermuteten Abhängigkeiten mit anderen Merkmalen der Blüten und des Fortpflanzungssystems verbunden (CRUDEN 1977, 2000, CRUDEN & MILLER-WARD 1981, GÄRTNER 1844 zit. nach POHL 1937): Anzahl und Größe der Pollenkörner, Anzahl Eizellen, Dauer der Empfänglichkeit der Stigmata, Stigmafläche, Pistillänge, Pollenvektor, Quotient aus Stigmafläche und pollentragender Fläche des Bestäubers.

Während die Tendenz zunehmender P/O-Verhältnisse mit steigendem Auskreuzungsgrad unumstritten ist, weichen die absoluten P/O-Werte von Arten mit gleichem Befruchtungssystem zwischen unterschiedlichen taxonomischen Gruppen, z. B. Familien, stark voneinan-

Tab. 12: P/O ratio und Befruchtungssystem (aus Cruden 1977).
P/O ratio and breeding system (from Cruden 1977).

Befruchtungssystem	P/O	log P/O
kleistogam	4.7	0.65
obligat autogam	27.7	1.43
fakultativ autogam	168.5	2.15
fakultativ xenogam	796.6	2.81
xenogam	5 859.2	3.65

der ab, weswegen eine generelle Parallelität von P/O-Verhältnis und Befruchtungssystem nicht besteht. Dagegen muss für jede taxonomische bzw. blütenbiologische Gruppe dieser Zusammenhang geprüft werden (JÜRGENS et al. 2002). So liegen die bisher bekannten P/O-Verhältnisse bei den weitgehend insektenbestäubten und auskreuzenden Orchidaceae zwischen 1 und 36 (JOHNSON & EDWARDS 2000), also in einem für Autogame typischen Bereich. Andererseits haben die grundsätzlich windbestäubten aber häufig selbstbestäubten *Potamogeton*-Arten Werte weit über 1000 (PHILBRICK & ANDERSON 1987). Dies unterstreicht, wie wichtig die Spezialisierung der Bestäuber und die Pollenpräsentation sind. Andererseits wird deutlich, dass die ökologische Bedeutung morphologischer Zusammenhänge phylogenetische Abhängigkeiten aufweist, die berücksichtigt werden müssen (HARVEY & PAGEL 1991, PRINZING et al. 2001, PRINZING 2002). P/O ratios sind von nur 240 Taxa der deutschen Flora bekannt; ihre Verteilung zeigt Abb. 8. Am häufigsten sind Werte zwischen 100 und 1000. Die niedrigsten Werte haben *Mimulus guttatus* (P/O = 2,5 -25) und *Veronica peregrina* (P/O = 7). Die höchsten Werte haben bei den insektenbestäubten Arten *Impatiens glandulifera* (P/O = 144000) und *Aesculus hippocastanum* (P/O = 451 543) und

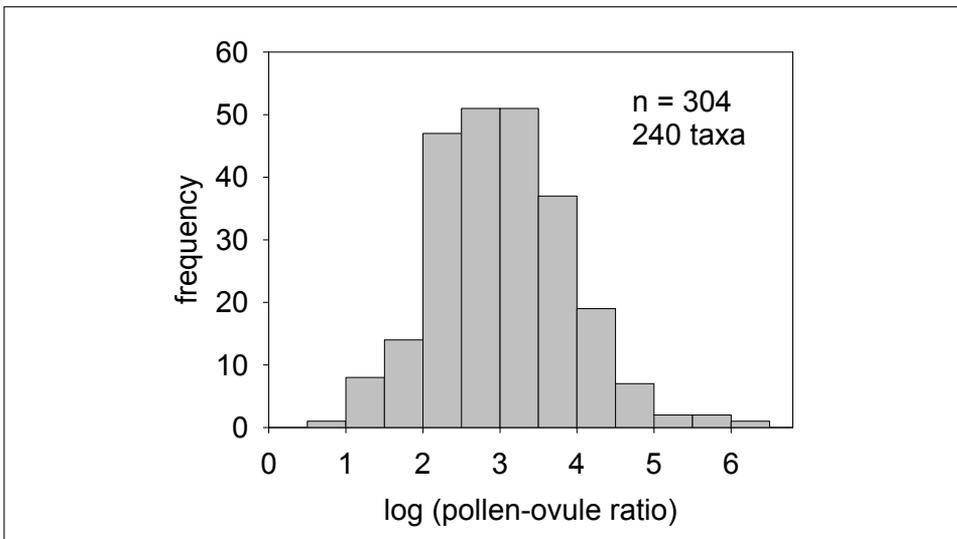


Abb. 8: Häufigkeitsverteilung des Pollen/Eizellen-Verhältnisses. Es wurden Mittelwerte berechnet, wenn mehrere Werte vorlagen

Frequency distribution of the p/o ratio; mean values were calculated if possible

bei den windbestäubten *Mercurialis annua* (P/O = 237 200), *Fagus sylvatica* (P/O = 636 594) und *Corylus avellana* (P/O = 219 086 bis 3 591 266).

Eine große Zahl der P/O-Werte stammt aus dem Mittelmeerraum (z. B. Fabaceae, RODRIGUEZ-RIANO et al. 1999), und sollte nur mit Vorbehalt für die mitteleuropäischen Vorkommen benutzt werden, da für mehrere Arten bekannt ist, dass sich ihr Bestäubungs- und Befruchtungssystem von Süden nach Norden von der Insektenbestäubung zur Selbstbestäubung verschiebt (z. B. *Anthyllis vulneraria*, vgl. COUDERC 1978, NAVARRO 1999). Damit ist auch eine Veränderung des P/O-Verhältnisses zu erwarten (z. B. *Petrorhagia prolifera*: mediterran: P/O = 241, Mitteleuropa: P/O = 69, THOMAS & MURRAY 1981).

4.11 Belohnung

Der Besuch der Blüten durch potentielle Bestäuber erfolgt aus verschiedenen Gründen. Das Hauptmotiv für den Blütenbesuch ist allerdings der Nahrungserwerb. Daneben dienen Blüten als Übernachtungs- oder Ruheplatz oder zur Partnersuche (WESTRICH 1989). Bei den basalen Angiospermen dient von den Blüten produzierte Wärme möglicherweise als Energiequelle für bestäubende Käfer (SEYMOUR & SCHULTZE-MOTEL 1996, THIEN et al. 2000).

Als Belohnung für den Blütenbesuch von tierischen Bestäubern dient in der Regel der Pollen und/oder der in den Blüten abgesonderte Nektar. Blüten mit nektarproduzierenden Nektarien werden als Nektarblumen bezeichnet; wird von tierbestäubten Blüten ausschließlich Pollen angeboten, spricht man von Pollenblumen.

Bei den so genannten Ölblumen (in Mitteleuropa nur *Lysimachia* spp.) wird kein Nektar produziert. Stattdessen wird in ölhaltigen Trichomen, so genannten Elaiophoren, fettes Öl dargeboten, das von spezialisierten oligolektischen Bienen (*Macropis*) zusammen mit dem Pollen gesammelt wird (VOGEL 1976, 1986, WESTRICH 1989).

Blüten, die keinerlei Belohnung anbieten, aber durch auffällige Färbung, Duft oder Morphologie Insekten anlocken, werden als Täuschblumen bezeichnet (AYASSE et al. 2000, DAUMANN 1971, GUMBERT & KUNZE 2001): Nektartäuschblumen sind wie Bienenblumen gestaltet, aber ohne Nektar (z. B. *Dactylorhiza*); sexuelle Täuschblumen imitieren paarungsbereite Weibchen und werden von männlichen Hautflüglern aufgesucht (z. B. *Ophrys*); Köder-Täuschblumen täuschen Brutsubstrat vor (z. B. *Arum*).

Die Arten der Belohnung und die verwendeten Mengenangaben sind in Tab. 13 und 14 aufgelistet.

4.12 Blütenfarbe

Die Farbe ist das erste auffallende Merkmal vieler tierbestäubter Blüten und hat eine wichtige Funktion für die Bestäubung. Die Angaben zu den Farben wurden direkt aus SCHUBERT

Tab. 13: Arten der Belohnung für Blütenbesucher und Bestäuber
Types of reward for visiting pollinators

	Belohnung	reward
1	Nektar	nectar
2	Pollen	pollen
3	Öl	oil
4	Täuschung	deception

Tab. 14 Verwendete Mengenangaben für das Nektar/Pollen-Angebot
Categories for amount of floral reward

	Menge	amount
1	kein	none
2	wenig	little
3	vorhanden	present
4	reichlich	plenty
5	unbekannt	unknown

et al. (1987) übernommen; dort fehlende Arten wurden im Wesentlichen aus HAEUPLER & MUER (2000) ergänzt. Die Farben sind die vom Menschen wahrgenommenen Farben. Sie folgen im Wortlaut den Originalquellen, so dass Abgrenzungen wie z. B. zwischen helllila, rosa und blaviolett nicht immer eindeutig sind. Neben der **Blütenfarbe**, die auch eine mehr oder weniger detaillierte Beschreibung der Färbung enthalten kann (z. B. *Iris aphylla*: „violett, am Grund weißlich, rotbraun geadert“), wurde die **Grundfarbe**, d. h. die im Gesamteindruck dominierende Farbe angegeben (z. B. *Iris aphylla*: „violett“), um eine grobe Klassifikation zu ermöglichen.

Bei den Grundfarben wurde lila unter violett subsummiert. Purpur (= violettrot) kann ebenfalls unter violett gestellt werden.

Tab. 15: Blüten-Grundfarben und Häufigkeit in der deutschen Flora (n = 2936; ohne Farne, Gymnospermen, Potamogetonaceae, Poaceae, Cyperaceae etc.)
Basic colors of flowers

	Grundfarbe	basic colors	Anzahl	%
W	weiß	white	851	29.0
G	gelb	yellow	818	27.9
Or	orange	orange	11	0.4
R	rot	red	110	3.7
Ro	rosa	pink	291	9.9
Vi	violett	violet	193	6.6
Pu	purpurn	purple	160	5.4
B	blau	blue	166	5.7
Br	braun	brown	77	2.6
Gr	grün	green	252	8.6
V	verschiedenfarbig	different colors	7	0.2

4.13 UV-Reflexion der Blüten

Die Farbwahrnehmung der Insekten unterscheidet sich aufgrund eines anderen wahrnehmbaren Spektralbereiches stark von der Wahrnehmung des Menschen (PROCTOR et al. 1996). Insbesondere Bienen und Hummeln nehmen zusätzlich zum sichtbaren Spektrum UV-Licht wahr, was ihnen andere Färbungen und Musterungen von ganz oder teilweise UV-reflektierenden Blüten erschließt als sie dem menschlichen Auge zugänglich sind.

UV-Reflexion bei Blüten wurde erstmals von KNUTH (1891) bei *Bryonia* entdeckt. Sie hat eine große Bedeutung für die Blütenerkennung durch Insekten (DAUMER 1956, 1958, GUMBERT et al. 1999). Häufig reflektieren Blüten und Blumen im zentralen Bereich UV-Licht schwächer als im Peripheren, wodurch sich UV-Kontraste ergeben oder sie weisen UV-Male auf, die von Bienen als „Saftmale“ genutzt werden (KUGLER 1963).

Deshalb wird die UV-Reflexion in drei Feldern erfasst: (1) Reflexion in der Peripherie der Blüte, (2) Reflexion im Zentrum der Blüte und (3) Vorhandensein von Mustern, die durch die UV-Kontraste innerhalb der Blüte zustande kommen (Tab. 16).

Tab. 16: Datenbankinformation zur UV-Reflexion der Blüten
Data base information for UV reflexion of flowers

Datenbankfeld	Definition
UV-Reflexion peripher	UV-Reflexion im äußeren Bereich der Blüte/des Blütenstandes, vgl. Tab. 17
UV-Reflexion zentral	UV-Reflexion im zentralen oder basalen Bereich der Blüte/des Blütenstandes, vgl. Tab. 17
UV-Muster	Musterung im UV-Bereich (1 = Muster vorhanden; 0 = kein Muster); UV-Kontrast zwischen Peripherie und Zentrum oder andere Zeichnungen (Punkte, Linien etc.)
SOI	Literaturquelle

Die UV-Reflexion wird von verschiedenen Autoren in einem 7 stufigen System erfasst, das auch hier verwendet wird (1 = UV-Absorption, 7 = volle UV-Reflexion, vgl. Tab. 17) oder in Prozent reflektierter UV-Strahlung gemessen. Die prozentuale UV-Reflexion der 7 Stufen unterscheidet sich leicht zwischen den ausgewerteten Untersuchungen, allerdings resultiert daraus im Einzelfall höchstens eine Verschiebung um eine Stufe. Für einige Arten liegen nur verbale Angaben zur UV-Reflexion vor; sie wurden entsprechend Tab. 17 interpretiert.

Tab. 17: Reflexionsstufen und prozentuale UV-Reflexion bei verschiedenen Untersuchungen
Classes and respective percentages of UV-reflection

Reflexionsstufe	UV-Reflexion (%)			verbale Angaben
	-----	KUGLER 1966#	ROSEN & BARTHLOTT 1991	
1	0– 7	4	5	keine
2	8– 15	11	10	schwach
3	16– 27	20	16	
4	28– 39	34	30	mäßig
5	40– 66	53	50	
6	67– 85	80	60	stark
7	85–100	90	90	

Die von Kugler ebenfalls verwendete Kategorie „0“ wurde unter Reflexionsstufe 1 subsummiert.

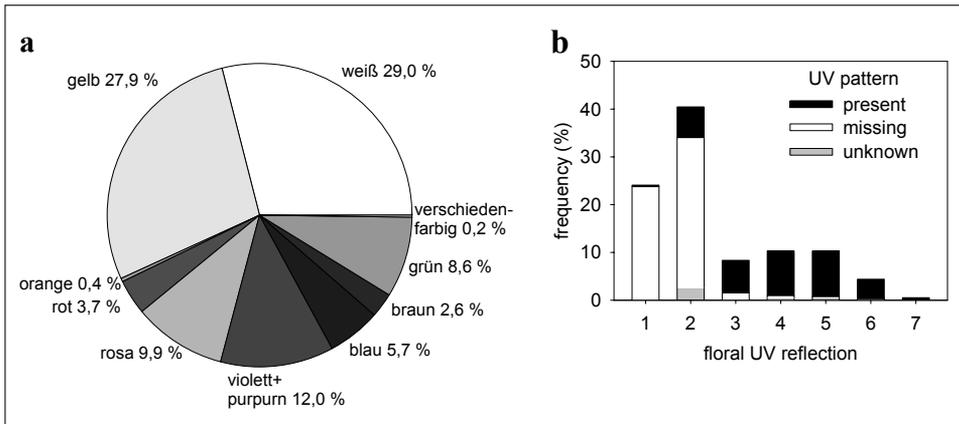


Abb. 9: Häufigkeitsverteilung der **a:** Blütenfarben (n = 2936) und **b:** UV-Reflexionsstufen (n = 934)
 Frequency distribution of **a:** flower colors (n = 2936) and **b:** UV reflection levels (n = 934)

Neben der Signalwirkung der UV-Reflexion der Blüten selbst hat auch der Kontrast zur UV-Reflexion der Umgebung oder der Hintergrundvegetation eine Bedeutung für die Erkennung durch Insekten (KEVAN 1979, ROSEN & BARTHLOTT 1991). Dabei ist die UV-Reflexion von geschlossener grüner Vegetation sehr schwach und bei offenen Fels- und Sandfluren und von Wasserflächen leicht erhöht. Nur Schnee weist eine hohe UV-Reflexion auf (Tab. 18), so dass UV-absorbierende Blüten vor Schnee stark kontrastieren (ROSEN & BARTHLOTT 1991).

Tab. 18: UV-Reflexion von Umgebung und Hintergrundvegetation, mit der Blüten kontrastieren (aus ROSEN & BARTHLOTT 1991)

UV-reflection of surroundings and vegetation, against which flowers may contrast

Vegetationstyp	UV-Reflexionsstufe
geschlossene Vegetation (Wald, Wiesen, Säume, Äcker)	2
Moor, Moorwiesen	1-2
Ruderalflächen	2-3(-4)
Trockenrasen	2-3-4
Dünen, Sandrasen	3-4
Felsfluren	2-3
Gewässer	2-3
Schnee	6-7

Blütentypen und Bestäuber

Es wurden verschiedene Systeme der Klassifizierung von Blüten entwickelt (DELPINO 1868, MÜLLER 1881, vgl. KNUTH 1898, NEAL et al. 1998), die in unterschiedlicher Weise auf Blütenmorphologie, Nektarbergung und Bestäubergilde Bezug nehmen. Hier werden zwei relativ einfache Klassifizierungssysteme, die „Blumen-Klassen“ von MÜLLER (1881)

und der „Blumen-Typ“ von KUGLER (1955a, 1970) einbezogen, die mehr oder weniger klare Hinweise auf die wichtigsten Bestäubergruppen liefern. Eine Auflistung der Besucher und Bestäuber auf Art-Niveau und ihrer Bindung an unterschiedliche Pflanzenarten wäre zwar wünschenswert, geht allerdings über den Rahmen der vorliegenden Fassung der Datenbank hinaus.

4.14 Blumenklassen nach Müller

MÜLLER (1881) teilte die insektenbestäubten Blüten in 9 Klassen ein, die auch von KNUTH (1898) ausführlich dargestellt und bis heute verwendet werden (z. B. KREISCH 1996). Das Hauptziel der Klassifizierung ist die Beschreibung der Bestäubergruppen. Die nektarführenden Blüten werden zunächst nach der Tiefe der „Honigbergung“, also der Zugänglichkeit des Nektars in solche mit offenem (A), halb verborgenem (AB) oder völlig verborgenem Nektar (B, B') eingeteilt. Diesen Klassen lassen sich jeweils nur ungefähr umschriebene Gruppen von Bestäubern zuordnen, die sich im Wesentlichen durch die Länge des Rüssels unterscheiden. Darüber hinaus werden Blüten mit mehr oder weniger klar abgegrenztem Besucher- und Bestäuberspektrum z. B. als Bienen- (Hb), Hummel- (Hh), Fliegen- (D), oder Nachtfalterblüten (Fn) etc. eingeteilt (Tab. 20). Neben diesen auf die Bestäuber zielenden Klassen werden jedoch auch besondere blütenmorphologische Typen wie Pollen-, Klemm-, und Kesselfallen-Blüten abgegrenzt. Die detaillierte Klassifizierung der Bestäubergruppen wurde kritisiert, speziell im Fall der Dipterenblumen, da diese auch häufig von Käfern besucht werden (KUGLER 1955b).

Die Einteilung der Insekten erfolgt im Wesentlichen nach der Rüssellänge (Tab. 19) und umfasst nur Großgruppen (z. B. Käfer, Bienen, Hummeln, Dipteren). Untypische Vertreter

Tab. 19: Rüssellängen verschiedener Bestäubergruppen (KNUTH 1898)

Proboscis length of pollinators (KNUTH 1898)

Bienen	Rüssellänge [mm]	Falter	Rüssellänge [mm]
<i>Prosopis</i>	1–1,25	Bombycidae	1–4
<i>Halictus</i>	1,5–6	Pyralidae	4–9
<i>Andrena</i>	2–7	Geometridae	4–12
<i>Apis mellifera</i>	6	Zygaenidae	7–11
<i>Eucera longicornis</i>	10–12	Noktuiden	7–19
<i>Anthophora</i>	15–21	Tagfalter	(5–)13–17(–28)
<i>Bombus terrestris</i>	9–11	<i>Vanessa atalanta</i>	13–14
<i>Bombus hypnorum</i>	9–11	<i>Vanessa cardui</i>	13–15
<i>Bombus mastrucatus</i>	11–12	<i>Vanessa io</i>	17
<i>Bombus alticola</i>	10–12,5	<i>Papilio machaon</i>	18–20
<i>Bombus lapidarius</i>	11–13	<i>Parnassias apollo</i>	12–13
<i>Bombus pratorum</i>	12–14	<i>Pieris brassicae</i>	16
<i>Bombus sylvorum</i>	12–14,5	Sphingidae	3–80
<i>Bombus proteus</i>	12–14		
<i>Bombus derhamellus</i>	13–14	Schwebfliegen	
<i>Bombus pasquorum</i>	13–15	<i>Syrphus</i>	2–4
<i>Bombus hortorum</i>	19–21		

Tab. 20: Blumenklassen nach Müller (1881) und deren wichtigste Bestäuber nach Knuth (1898), ergänzt, und Anzahl der Arten in der deutschen Flora (Übergangstypen doppelt gezählt).

Flower classes according to Müller (1881) and main pollinators after Knuth (1898), with additions, and number of species in the German flora (transition types counted twice).

	Blumenklassen	Wichtigste bestäubende Insekten	flower class	main pollinators	Häufigkeit*
A	Blumen mit freiliegendem Nektar	Käfer, Fliegen, Syrphiden, Wespen, mittelrüsselige Bienen	flowers with open nectar	beetles, flies, syrphids, wasps, medium tongued bees	305
AB	Blumen mit halbverborgenem Nektar	Syrphiden, Bienen, Falter	flowers with partly hidden nectar	syrphids, bees	563
B	Blumen mit völlig verborgenem Nektar	Bienen, Hummeln, Wespen, Bombyliden, Syrphiden	flowers with totally hidden nectar	bees, bumblebees, wasps, bombylides, syrphids	754
B'	Blumengesellschaften mit völlig verborgenem Nektar	Wie bei B	flower associations with totally hidden nectar	bees, bumble bees, wasps, bombylides, syrphids	506
H	Hymenopterenblüten	Hymenopteren	hymenoptere flowers	hymenopteres	345
Hb	Bienenblumen i.e.S.	Bienen	bee flowers	bees	89
Hh	Hummelblumen	Hummeln	bumble bee flowers	bumble bees	145
Hw	Wespenblumen	Wespen	wasp flowers	wasps	8
Hi	Schlupfwespenblumen	Schlupfwespen	ichneumonide flowers	ichneumonidae	2
F	Falterblumen	Lepidopteren, langrüsselige Bienen, langrüsselige Syrphiden	butterfly flowers	butterflies, long tongued bees, syrphids	59
Ft	Tagfalterblumen	Tagfalter	butterfly flowers	butterflies	23
Fn	Nachtfalterblumen	Nachtfalter	moth flowers	moths	72
D	Fliegenblumen	Dipteren	fly flowers	flies	86
De	Ekelblumen	Aas- und Kotfliegen	nasty flowers	muscidae	35
Dke	Kesselfallenblumen	sehr kleine Dipteren	trap flowers	very small dipteres	5
Dkl	Klemmfallenblumen	Fliegen, Bienen	clamp trap flowers	flies, bees	4
Dt	Täuschblumen [§]	Fliegen	deceptive flowers [#]	flies	2
Ds	Schwebfliegenblumen	Syrphiden	syrphid flowers	syrphids	16
Kl	Kleinkerbblumen	kleine Schlupfwespen, Fliegen oder Käfer	small insect flowers	small ichneumonide, flies, beetles	2
Po	Pollenblumen	kurzrüsselige Bienen, Syrphiden, Käfer, Fliegen	pollen flowers	short tongued bees, syrphids, flies, beetles	126
W	Windblütler	–	wind flowers	–	633
Wb	Windblumen: Windblütler, die gelegentlich Insektenbesuch erhalten	wie bei Po	wind flowers occassionally visited by insect	Short tongued bees, syrphids, flies, beetles	115
Hy	Wasserblumen: auf oder unter Wasser befruchtet	–	water flowers: pollination on or under water	–	17

* inkl. Doppelzählungen bei Übergangstypen

§ nur Fliegen-Täuschblüten, keine Bienen-Täuschblüten (z. B. Orchideen),

only fly deceptive flowers, no bee deceptive flowers

der Großgruppen, die sich durch spezielle Bestäubereigenschaften auszeichnen, wie z. B. die Bombyliiden bei den Dipteren (KASTINGER & WEBER 2001) können in diesem System nicht detaillierter benannt werden. Die Bienen i.w.S. (Apidae), werden bei den Blumenklassen in **Hb**, Bienen i.e.S., und **Hh**, Hummeln getrennt. Dies entspricht den kurzrüsseligen (<7mm, Wildbienen) und langrüsseligen Bienen (>9 mm, v.a. Hummeln). Die Honigbiene nimmt eine Mittelstellung ein (5–6 mm), vgl. Tab. 19.

Die Blumenklassen beinhalten keine Information darüber, ob und wie häufig die Blüten wirklich von Insekten bestäubt werden oder ob Selbstbestäubung oder Apomixis auftritt, sondern beziehen sich auf den Fall des eintretenden Insektenbesuches und der dabei erfolgenden Pollenübertragung. Auch Arten, die in der Regel selbstbestäubt oder apomiktisch sind, wurden hier somit klassifiziert.

Viele Arten vermitteln in ihren Eigenschaften und Besuchergruppen zwischen diesen Klassen, so dass Übergangsformen gebildet werden, wie **HhF**: „Hummel- und Falterblume“ oder **AD** „Blume mit freiliegendem Honig, vor allem von Fliegen besucht“.

Die Müller'schen Blumenklassen (ohne **D** und **Kl**) wurden in drei Gruppen zusammengefasst:

Allotrope Blumen: (**Po**, **A**, **AB**): an verschiedenartige kurzrüsselige Insekten angepasst.

Hemitrope Blumen: (**B**, **B'**): unvollkommen an mittlrüsselige Insekten angepasst.

Eutrope Blumen: (**H**, **Hb**, **Hh**, **Hw**, **Hi**, **F**, **Ft**, **Fn**): angepasst an langrüsselige Bienen und Falter.

Diesen Blütentypen entsprechen die allotropen, hemitropen und eutropen Blütenbesucher.

Die Daten der Datenbank wurden aus KNUTH (1898) entnommen; dort nicht enthaltene Taxa wurden ergänzt. Eine Übersicht über die Häufigkeitsverteilung zeigt Abb. 10.

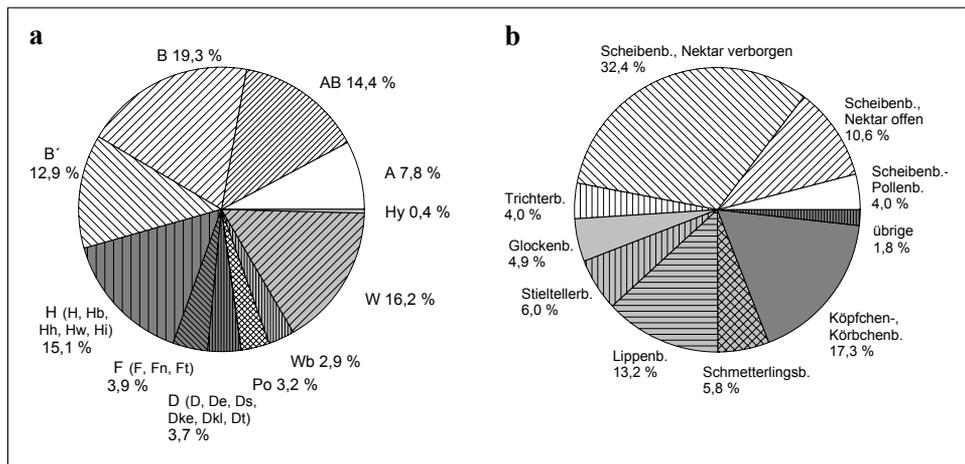


Abb. 10: Häufigkeitsverteilung **a:** der Blumenklassen nach MÜLLER (1881) (vgl. Tab. 20) und **b:** der Blumentypen nach KUGLER (1955A, 1970) (vgl. Tab. 21)

Frequencies of **a:** flower classes after Müller (1881) (Tab. 20) and **b:** flower types after KUGLER (1955a, 1970) (vgl. Tab. 21)

4.15 Blumentyp nach Kugler

Eine im Wesentlichen morphologische Klassifizierung der Blüten entwickelte KUGLER (1955a, 1970). Diese Einteilung folgt z.T. der MÜLLERS, geht aber stärker auf die Blüten-

Tab. 21: Blumentypen und wichtige Bestäuber (B: Bienen/Apidae; Bo: Wollschweber/Bombyliden; F: Fliegen/Muscidae; Hu: Hummeln/*Bombus*; Hy: Hautflügler/Hymenoptera; K: Käfer/Coleoptera; N: Netzfliegen/Nemestrinidae; S: Schwebfliegen/Syrphidae; Sch: Schmetterlinge/*Lepidoptera*; Z: Zweiflügler/Diptera) (nach KUGLER 1970)

Blossom types and important pollinators (B: bees/Apidae; Bo: Wollschweber/Bombyliden; F: flies/Muscidae; Hu: bumble bees/*Bombus*; Hy: Hymenoptera; K: beetles/Coleoptera; N: Nemestrinidae; S: hover flies/Syrphidae; Sch: butterflies/*Lepidoptera*; Z: diptera) (after KUGLER 1970)

	Blumentyp	blossom type	Wichtige Bestäuber
1	Scheiben- und Schalenblumen	disk- and bowlshaped flowers	K, F, Hy, Sch
1.1	Pollenblumen	pollen flowers	K, F, B
1.2	nektarführende Scheibenblumen	disk flowers with nectar	
1.2a	Scheibenblumen: Nektar offen	disk flowers with open nectar	K, Z, Bo, S, B, Sch
1.2b	Scheibenblumen: Nektar ±verborgen	disk flowers with nectar ± hidden	Z, Hy
1.2ba	Nektar im Zentrum der Blüte	nectar in centre of flower	
1.2bb	Nektarien an der Basis der Staubblätter	nectaries at base of stamens	
1.2bc	Nektarien am Grunde der Kronblätter	nectaries at base of petals	
1.2bd	Nektarien am oder im Fruchtknoten	nectaries at or in ovary	
1.2be	Reseda-Typ	Reseda-type	
1.2bf	Nektar in Honigblättern	petaloid nectaries	Sch, B
2	Trichterblumen	funnel flowers	
2.1	Großblütige Formen	funnel flowers, large	große S, B, Hu, Sch
2.2	Kleinblütige Formen	funnel flowers, small	Z, Hy
3	Glockenblumen	bell shaped flowers	
3.1	Glockenblumen mit Streueinrichtung	bell shaped fl. with powdery pollen	S, B, Hu
3.2	Glockenblumen mit klebrigem Pollen	bell shaped fl. with sticky pollen	K, F, Hy, Sch
4	Stieltellerblumen	stalk disc flowers	Sch, Bo, N; bei kurzstieligen Arten auch Z, kleinere B
4.1	Staubblätter und Narbe in Röhre	stamina and pistil within tube	
4.2	Staubblätter und Narbe außerhalb Röhre	stamina and pistil outside tube	

	Blumentyp	blossom type	Wichtige Bestäuber
5	Lippenblumen	lip flowers	Je nach Größe bzw. Tiefe der Nektarbergung...
5.1	Eigentliche Lippenblumen	true lip flowers	v. a. B; auch Sch, Z
5.2	Rachenblumen	lip flowers, throat flowers	F, S, B, Hu
5.3	Maskenblumen	lip flowers, mask flowers	große B, H, manche Sch
5.4	Orchistyp	lip flowers, <i>Orchis</i> type	Hy, S, B, Sch, K
5.5	Violatyp	lip flowers, <i>Viola</i> type	F, S, B, Sch
5.6	Verbascumtyp	lip flowers, <i>Verbascum</i> type	S, Z, Hy
6	Schmetterlingsblumen	flag blossom	je nach Blütengröße ...
6.1	Papilionaceentyp	flag blossom, Fabaceae type	
6.1a	Klappeneinrichtung	valvular mechanism	B, Sch
6.1b	Schnelleinrichtung	explosive mechanism	v. a. B; auch Z, Sch
6.1c	Bürsteneinrichtung	brush mechanism	B
6.1d	Pumpeinrichtung	piston mechanism	B
6.2	andere Schmetterlingsblumen	non Fabaceae flag blossom	B
7	Köpfchen- und Körbchenblumen	flower heads	je nach Tiefe der Nektarbergung ...
7.1	Nichtkompositen	flower heads, non-Asteraceae	S, F, B, Sch
7.2	Kompositentyp	flower heads, Asteraceae	S, F, B, Sch
7.2a	ausschließlich Röhrenblüten	only disk flowers	
7.2b	ausschließlich Zungenblüten	only ray flowers	
7.2c	Röhren- und Zungenblüten	ray and disk flowers	
8	Kolbenblumen	spike flowers	Z
9	Pinsel- und Bürstenblumen	brush flowers	K, Z, Hy, Sch
10	Insektenfallenblumen	trap flowers	
10.1	Kesselfallenblumen	vessel trap flowers	K, Z, B
10.2	Klemmfallenblumen	jam trap flowers	S, B

morphologie ein. Die Haupttypen sind: Scheibenblumen, Trichterblumen, Glockenblumen, Stieltellerblumen, Lippenblumen, Schmetterlingsblumen, Köpfchenblumen, Kolbenblumen, Bürstenblumen und Insektenfallenblumen. Diesen Blütentypen lassen sich mehr oder weniger klar umrissene Blütenbesucher- und Bestäubergruppen zuweisen (Tab. 21).

Die Daten der Datenbank wurden aus KUGLER (1970) entnommen; dort nicht enthaltene Taxa wurden ergänzt. Die Häufigkeitsverteilung der Blumentypen zeigt Abb. 10. Der häufigste Blumentyp ist die Scheibenblume (47%), gefolgt von Köpfchen- und Lippenblumen, an die sich die etwa gleich häufigen Stielteller-, Schmetterlings-, Glocken- und Trichterblumen anschließen.

Literatur:

- ABBOTT, R.J. & GOMEZ, M.F. (1989): Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – *Heredity* **62**: S. 411-418
- ACKERMAN, J.D. (2000): Abiotic pollen and pollination: ecological, functional and evolutionary perspectives. In: DAFNI, A.; HESSE, M. & PACINI, E. [Hrsg.]: Pollen and pollination. – Wien (Springer) S. 167-185
- ASHMAN, T.L. (2000): Pollinator selectivity and its implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. – *Ecology* **81**: S. 2577-2591
- ASKER, S.E. & JERLING, L. (1992): Apomixis in plants. – Boca Raton, Fla., USA (CRC Press) 298 S.
- AYASSE, M.; SCHIESTL, F.P.; PAULUS, H.F.; LOFSTEDT, C.; HANSSON, B.; IBARRA, F. & FRANCKE, W. (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? – *Evolution* **54**: S. 1995-2006
- BAKER, H.G. & HURD, P.D. (1968): Intrafloral ecology. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**: S. 385-414
- BARRETT, S.C.H. [HRSG.] (1992): Evolution and function of heterostyly. Monographs on theoretical and applied genetics Vol. 15 – Berlin (Springer)
- BARRETT, S.C.H. & CRUZAN, M.B. (1994): Incompatibility in heterostylous plants. In: WILLIAMS, E.G.; CLARKE, A.E. & KNOX, R.B. [Hrsg.]: Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. – Dordrecht (Kluwer Academic Publ.) S. 219
- BARRETT, S.C.H.; HARDER, L.D. & WORLEY, A.C. (1996): The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **351**: S. 1271-1280
- BARRETT, S.C.H.; JESSON, L.K. & BAKER, A.M. (2000): The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. – *Ann. Bot.* **85A**: S. 253-265
- BATEMAN, A.J. (1956): Cryptic self-incompatibility in the wallflower: *Cheiranthus cheiri* L. – *Heredity* **10**: S. 257-261
- BAUMANN, U.; JUTTNER, J.; BIAN, X.Y. & LANGRIDGE, P. (2000): Self-incompatibility in the grasses. – *Ann. Bot.* **85A**: S. 203-209
- BERG, H. (2000): Differential seed dispersal in *Oxalis acetosella*, a cleistogamous perennial herb. – *Acta Oecologica* **21**: S. 109-118
- BERTIN, R.I. & NEWMAN, C.M. (1993): Dichogamy in angiosperms. – *Bot. Rev.* **59**: S. 112-152
- BICKNELL, R.A.; BORST, N.K. & KOLTUNOW, A.M. (2000): Monogenic inheritance of apomixis in two *Hieracium* species with distinct developmental mechanisms. – *Heredity* **84**: S. 228-237
- BROWN, A.H.D. (1990): Genetic characterization of plant breeding systems. In: BROWN, A.H.D.; CLEGG, M.T.; KAHLER, A.L. & WEIR, B.S. [Hrsg.]: Plant population genetics, breeding, and genetic resources. – Sunderland (Sinauer Associates Inc.) S. 145-162
- CAMPBELL, C.S.; QUINN, J.A.; CHEPLICK, G.P. & BELL, T.J. (1983): Cleistogamy in the grasses. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **14**: S. 411-441
- CARMAN, J.G. (1997): Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. – *Biol. J. Linn. Soc.* **61**: S. 51-94
- CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. (1987): Inbreeding depression and its evolutionary consequences. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: S. 237-268
- CONNOR, H.E. (1979): Breeding system in the grasses: a survey. – *N. Z. J. Bot.* **17**: S. 547-574

- COUDERC, H. (1978): Adaptation de la fleur entomophile de l' *Anthyllis vulneraria* L. a l'autogamie. – Bull. Soc. Bot. France **125**: S. 369-378
- CREPET, W.L. (1983): The role of insect pollination in the evolution of angiosperms. In: REAL, L. [Hrsg.]: Pollination biology. – New York (Academic Press) S. 31-48
- CRUDEN, R.W. (1977): Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. – Evolution **31**: S. 32-46
- CRUDEN, R.W. (1988): Temporal dioecism: systematic breadth, associated traits, and temporal patterns. – Bot. Gaz. **149**: S. 1-15
- CRUDEN, R.W. (2000): Pollen grains: why so many? In: DAFNI, A.; HESSE, M. & PACINI, E. [Hrsg.]: Pollen and pollination. – Wien (Springer) S. 143-165
- CRUDEN, R.W. & LLOYD, R.M. (1995): Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? – Amer. J. Bot. **82**: S. 816-825
- CRUDEN, R.W. & MILLER-WARD, S. (1981): Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. – Evolution **35**: S. 964-974
- CULLEY, T.M.; WELLER, S.G. & SAKAI, A.K. (2002): The evolution of wind pollination in angiosperms. – Trends Ecol. Evol. **17**: S. 361-369
- CULLEY, T.M. & WOLFE, A.D. (2001): Population genetic structure of the cleistogamous plant species *Viola pubescens* Aiton (Violaceae), as indicated by allozyme and ISSR molecular markers. – Heredity **86**: S. 545-556
- DAFNI, A. (1992): Pollination Ecology – A practical approach. – Oxford (Oxford University Press)
- DARWIN, C. (1876): The effects of self and cross fertilization in the vegetable kingdom. – New York (Appleton and Company)
- DARWIN, C. (1877): The different forms of flowers on plants of the same species. – London, UK (John Murray)
- DAUMANN, E. (1963): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*. – Preslia **35**: S. 23-30
- DAUMANN, E. (1970): Zur Frage nach der Bestäubung durch Regen (Ombrogamie). – Preslia **42**: S. 220-224
- DAUMANN, E. (1971): Zum Problem der Täuschblumen. – Preslia **43**: S. 304-317
- DAUMER, K. (1956): Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. – Zeitschrift für vergleichende Physiologie **38**: S. 413-478
- DAUMER, K. (1958): Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. – Zeitschrift für vergleichende Physiologie **41**: S. 49-110
- DAVIES, W.E. & YOUNG, N.R. (1966): Self-fertility in *Trifolium fragiferum*. – Heredity **21**: S. 615-624
- DE NETTANCOURT, D. (1977): Incompatibility in angiosperms. – Berlin (Springer)
- DE NETTANCOURT, D. (1997): Incompatibility in angiosperms. – Sex. Plant Reprod. **10**: S. 185-199
- DELPH, L.F. & CARROLL, S.B. (2001): Factors affecting relative seed fitness and female frequency in a gynodioecious species, *Silene acaulis*. – Ecol. Ecol. Res. **3**: S. 487-505
- DELPINO, F. (1868-1875): Ulterio osservazione sulla dicogamia nel regno vegetale. – Milano
- DURKA, W. (1999): Genetic diversity in peripheral and subcentral populations of *Corrigiola litoralis* L. (Illecebraceae). – Heredity **83**: S. 476-484
- DURKA, W. (2000): Die Bedeutung der populationsgenetischen Struktur für den Artenschutz am Beispiel der Stromtalart *Corrigiola litoralis* L. – Schr. R. Vegetationskunde **32**: S. 61-71
- DURKA, W. (2002): Chromosomenzahlen, Ploidiestufen und DNA-Gehalte. – In: KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. [Hrsg.]: BIOLFLOR – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **38**. Bonn (Bundesamt für Naturschutz), in diesem Heft
- EAST, E.M. (1940): The distribution of self-sterility in the flowering plants. – Proceedings of the American Philosophical Society **82**: S. 449-518
- ECKERT, C.G. & ALLEN, M. (1997): Cryptic self-incompatibility in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae). – Amer. J. Bot. **84**: S. 1391-1397
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1979): The principles of pollination ecology. 3. Aufl. – Oxford (Pergamon Press)
- FOCKE, W.O. (1893): Über Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenem Pollen. – Abhandlungen, hrsg. vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen **12**: S. 409-416, 495-496

- FRANK D. & KLOTZ S. (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. – Wissenschaftliche Beiträge Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg. **32**: 167 S.
- FREEMAN, D.C.; LOVETT-DOUST, J.; ELKEBLAWY, A.; MIGLIA, K.J. & MCARTHUR, E.D. (1997): Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. – *Bot. Rev.* **63**: S. 65-92
- FRYXELL, P.M. (1957): Modes of reproduction of higher plants. – *Bot. Rev.* **23**: S. 135-233
- GANDERS, F.R. (1979): The biology of heterostyly. – *N. Z. J. Bot.* **17**: S. 607-635
- GÄRTNER, C.F. (1844): Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse. – Stuttgart
- GREGOR, T. & MATZKE-HAJEK, G. (2002): Apomikten in roten Listen: Kann der Naturschutz einen Großteil der Pflanzenarten übergehen? – *Natur und Landschaft* **77**: S. 64-71
- GROSSNIKLAUS, U.; NOGLER, G.A. & VAN DIJK, P.J. (2001): How to avoid sex: The genetic control of gametophytic apomixis. – *Plant Cell* **13**: S. 1491-1497
- GUMBERT, A. & KUNZE, J. (2001): Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. – *Biol. J. Linn. Soc.* **72**: S. 419-433
- GUMBERT, A.; KUNZE, J. & CHITTKA, L. (1999): Floral colour diversity in plant communities, bee colour space and a null model. – *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B* **266**: S. 1711-1716
- GUSTAFSSON, A. (1946): Apomixis in higher plants. – *Lunds Universitets Årsskrift N. F.* **42/43**: S. 1-364
- HACKEL, E. (1906): Über Kleistogamie bei den Gräsern. – *Österr. Bot. Z.* **51**: S. 81-88,143-154,180-186
- HAEUPLER, H. & MUER, T. (2000): Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart (Ulmer)
- HAGERUP, O. (1950): Rain pollination. – *Biol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* **18(5)**: S. 1-19
- HAGMAN, M. (1975): Incompatibility in forest trees. – *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B* **188**: S. 313-326
- HAMRICK, J.L. & GODT, M.J. (1990): Allozyme diversity in plant species. In: BROWN, A.H.D.; CLEGG, M.T.; KAHLER, A.L. & WEIR, B.S. [Hrsg.]: *Plant population genetics, breeding, and genetic resources.* – Sunderland (Sinauer Associates Inc.) S. 43-63
- HAMRICK, J.L. & GODT, M.J. (1996): Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. – *Phil. Trans. R. Soc. London B* **351**: S. 1291-1298
- HARVEY, P.H. & PAGEL, M.D. (1991): *The comparative method in evolutionary biology.* – Oxford (Oxford University Press)
- HEGI, G. (1939ff): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa.* Vol I-VI. 1.-3. Aufl. – Berlin, Hamburg (Paul Parey/Blackwell)
- HEILBUTH, J.C. (2000): Lower species richness in dioecious clades. – *Amer. Naturalist* **156**: S. 221-241
- HOPPE, T.E. (1773): *Abhandlung von der Begattung der Pflanzen.* – Altenburg (Richtersche Buchhandlung)
- JACQUEMART, A.L. (1996): Selfing in *Nartheicum ossifragum* (Melanthiaceae). – *Plant Syst. Evol.* **203**: S. 99-110
- JESSON, L.K. & BARRETT, S.C.H. (2002): Enantiostyly in *Wachendorfia* (Haemodoraceae): the influence of reproductive systems on the maintenance of the polymorphism. – *Amer. J. Bot.* **89**: S. 253-262
- JOHNSON, S.D. & EDWARDS, T.J. (2000): The structure and function of orchid pollinaria. – *Plant Syst. Evol.* **222**: S. 243-269
- JOHRI, B.M.; AMBEGAOKAR, K.B. & SRIVASTAVA, P.S. (1992): *Comparative Embryology of Angiosperms.* – Berlin (Springer)
- Jonsson, B.O. (1998): Genetic variation, clonal diversity and breeding system in sedges (*Carex*) – PhD thesis, University, Lund
- JONSSON, O.; ROSQUIST, G. & WIDÉN, B. (1991): Operation of dichogamy and herkogamy in five taxa of *Pulsatilla*. – *Holarctic Ecology* **14**: S. 260-271
- JÜRGENS, A.; WITT, T. & GOTTSBERGER, G. (2002): Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. – *Sex. Plant Reprod.* **14**: S. 279-289
- KASTINGER, C. & WEBER, A. (2001): Bee-flies (*Bombylius* spp., Bombyliidae, Diptera) and the pollination of flowers. – *Flora* **196**: S. 3-25
- KAUL, M.L.H. (1988): *Male sterility in Higher Plants. Monographs on Theoretical and Applied Genetics* Vol. 10 – Berlin (Springer) 1005 S.
- KERNER VON MARILAUN, A. (1887-91): *Pflanzenleben.* Vol. 1-2 – Leipzig (Verlag des Bibliographischen Instituts)

- KÉRY, M.; MATTHIES, D. & SPILLMANN, H.H. (2000): Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. – J. Ecol. **88**: S. 17-30
- KEVAN, P.G. (1979): Vegetation and floral colors revealed by ultraviolet light: interpretational difficulties for functional significance. – Amer. J. Bot. **66**: S. 749-751
- KIRCHNER, O. (1905): Über die Wirkung der Selbstbestäubung bei den Papilionaceen. – Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft **3**: S. 97-111
- KNUTH, P. (1891): Die Einwirkung der Blütenfarben auf die photographische Platte. – Botanisches Zentralblatt **48**: S. 160 ff, 314 ff
- KNUTH, P. (1898-1904): Handbuch der Blütenbiologie. Vol. **1, 2.1, 2.2** – Leipzig
- KOELEWIJN, H.P. & VANDAMME, J.M.M. (1996): Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*. – New Phytol. **132**: S. 67-76
- KÖLREUTER, D.J.G. (1761): Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. – Leipzig
- KREISCH, W. (1996): Vergleich der Polstervegetation in Hochgebirgen Mittel- und Nordeuropas aus blütenökologischer Sicht. Dissertationes botanicae Vol. **271** – (Cramer)
- KRUMBIEGEL, A. (2002): Morphologie der vegetativen Organe (außer Blätter). – In: KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. [Hrsg.]: BIOLFLOR – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **38**. Bonn (Bundesamt für Naturschutz), in diesem Heft
- KUGLER, H. (1955a): Blütenökologie. 1. Aufl. – Jena (Gustav Fischer Verlag)
- KUGLER, H. (1955b): Zum Problem der Dipterenblumen. – Österr. Bot. Z. **102**: S. 529-541
- KUGLER, H. (1963): UV-Musterungen auf Blüten und ihr Zustandekommen. – Planta **59**: S. 296-329
- KUGLER, H. (1966): UV-Male auf Blüten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **79**: S. 57-70
- KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. 2. Aufl. – Jena (Gustav Fischer Verlag)
- LAKSHMANAN, K.K. & AMBEGAOKAR, K.B. (1984): Polyembryony. In: JOHRI, B.M. [Hrsg.]: Embryology of Angiosperms. – Berlin (Springer) S. 445-474
- LEEREVELD, H. (1984): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and Syrphid flies. VI. Aspects of the anthecology of Cyperaceae and *Sparganium erectum* L. – Acta Bot. Neerl. **33**: S. 475-482
- LEINS, P. (2000): Blüte und Frucht. – Stuttgart (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung)
- LEWIS, D. (1994): Gametophytic-sporophytic incompatibility. In: WILLIAMS, E.G.; CLARKE, A.E. & KNOX, R.B. [Hrsg.]: Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. – Dordrecht (Kluwer Academic Publ.) S. 88-101
- LEWIS, D.; VERMA, S.C. & ZUBERI, M.I. (1988): Gametophytic-sporophytic incompatibility in the Cruciferae – *Raphanus sativus*. – Heredity **61**: S. 355-366
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J. (1986): The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigma in angiosperms. I. Dichogamy. – N. Z. J. Bot. **24**: S. 135-162
- LORD, E.M. (1981): Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. – Bot. Rev. **47**: S. 421-449
- LOVETT-DOUST, L.; MACKINNON, A. & LOVETT-DOUST, J. (1985): The biology of Canadian weeds. 71. *Oxalis stricta* L., *O. corniculata* L., *O. dillenii* Jacq. ssp. *dillenii* and *O. dillenii* Jacq. ssp. *filipes* (Small) Eiten. – Can. J. Plant Sci. **65**: S. 691-709
- LUIJTEN, S.H.; DIERICK, A.; GERARD, J.; OOSTERMEIJER, B.; RAIJMANN, L.E.L. & DENNIJS, H.C.M. (2000): Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-incompatible perennial (*Arnica montana*) in The Netherlands. – Conserv. Biol. **14**: S. 1776-1787
- LUIJTEN, S.H.; OOSTERMEIJER, J.G.; ELLIS-ADAM, A.C. & DEN NIJS, J.C.M. (1999): Variable herkogamy and autofertility in marginal populations of *Gentianella germanica* in the Netherlands. – Folia Geobot. **34**: S. 483-496
- LUNDQVIST, A. (1964): The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. IV. Interaction between the loci in relation to pseudo-compatibility in *Festuca pratensis*. – Hereditas **52**: S. 221-234
- LUNDQVIST, A. (1990): One-locus sporophytic S-gene system with traces of gametophytic pollen control in *Cerastium arvense* subsp. *strictum* (Caryophyllaceae). – Hereditas **113**: S. 203-215
- MANI, M.S. & SARAVANAN, J.M. (1999): Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae). – Enfield (Science Publishers)

- MOGIE, M. (1992): The evolution of asexual reproduction in plants. – (Kluwer Academic Publishers) 288 S.
- MÜLLER, H. (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. – Leipzig 612 S.
- NANAMI, S.; KAWAGUCHI, H. & YAMAKURA, T. (1999): Dioecy-induced spatial patterns of two codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculata*. – J. Ecol. **87**: S. 678-687
- NAUMOVA, T.N. (1993): Apomixis in angiosperms. – (CRC Press) 144 S.
- NAVARRO, L. (1999): Reproductive biology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae) in northwestern Iberian Peninsula. – Nord. J. Bot. **19**: S. 281-287
- NEAL, P.R.; DAFNI, A. & GIURFA, M. (1998): Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: Terminology, distribution, and hypotheses. – Annu. Rev. Ecol. Syst. **29**: S. 345-373
- NOGLER, G.A. (1984): Gametophytic Apomixis. In: JOHRI, B.M. [Hrsg.]: Embryology of Angiosperms. – Berlin (Springer) S. 475-518
- NOYES, R.D. & RIESEBERG, L.H. (2000): Two independent loci control agamospermy (Apomixis) in the triploid flowering plant *Erigeron annuus*. – Genetics **155**: S. 379-390
- NYGREN, A. (1954): Apomixis in Angiosperms. II. – Bot. Rev. **20**: S. 577-649
- NYGREN, A. (1967): Apomixis in the angiosperms. In: RUHLAND, W. [Hrsg.]: Handbuch der Pflanzenphysiologie. – Berlin (Springer) S. 551-596
- PANNELL, J. (1997): The maintenance of gynodioecy and androdioecy in a metapopulation. – Evolution **51**: S. 10-20
- PHILBRICK, C.T. & ANDERSON, G.J. (1987): Implications of pollen/ovule ratios for the reproductive biology of *Potamogeton* and autogamy in aquatic angiosperms. – Syst. Bot. **12**: S. 98-105
- PHILBRICK, C.T. & ANDERSON, G.J. (1992): Pollination biology in the Callitrichaceae. – Syst. Bot. **17**: S. 282-292
- POHL, F. (1937): Die Pollenerzeugung der Windblütler. – Beih. Bot. Centralbl. **56**: S. 365-470
- PRINZING, A. (2002): Phylogenie: Informations- und Fehlerquelle bei der Auswertung von biologischen Datenbanken. – In: KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. [Hrsg.]: BIOLFLORE – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **38**. Bonn (Bundesamt für Naturschutz), in diesem Heft
- PRINZING, A.; DURKA, W.; KLOTZ, S. & BRANDL, R. (2001): The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. – Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B **268**: S. 2383-2389
- PROCTOR, M.C.F.; YEO, P. & LACK, A. (1996): The natural history of pollination. – London (Harper Collins Publishers)
- REEVES, P.A. & OLMSTEAD, R.G. (1998): Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae). – Amer. J. Bot. **85**: S. 1047-1056
- RICHARDS, A.J. (1997): Plant breeding systems. 2. Aufl. – (Stanley Thornes) 544 S.
- RODRIGUEZ-RIANO, T.; ORTEGA-OLIVENCIA, A. & DEVESA, J.A. (1999): Biología floral en Fabaceae. – Ruizia, Monografías del Real Jardín Botánico, Madrid **16**: S. 1-176
- ROSEN, D. & BARTHLOTT, W. (1991): Ökologische Aspekte der Ultraviolett-Reflexion von Blumen in Mitteleuropa, besonders der Eifel. – Decheniana **144**: S. 72-112
- ROTREKLOVA, O.; KRAHULCOVA, A.; VANKOVA, D.; PECKERT, T. & MRAZ, P. (2002): Chromosome numbers and breeding systems in some species of *Hieracium* subgen. *Pilosella* from Central Europe. – Preslia **74**: S. 27-44
- SAGE, T.L.; BERTIN, R.I. & WILLIAMS, E.G. (1994): Ovarian and other lacte-acting self-incompatibility systems. In: WILLIAMS, E.G.; CLARKE, A.E. & KNOX, R.B. [Hrsg.]: Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. – Dordrecht (Kluwer Academic Publ.) S. 116-140
- SAKAI, A.K.; WELLER, S.G.; CHEN, M.L.; CHOU, S.Y. & TASANONT, C. (1997): Evolution of gynodioecy and maintenance of females: The role of inbreeding depression, outcrossing rates, and resource allocation in *Schiedea adamantis* (Caryophyllaceae). – Evolution **51**: S. 724-736
- SCHEMSKE, D.W. (2002): Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): The significance of cleistogamy and chasmogamy. – Ecology **59**: S. 596-613
- SCHNELLER, J.J. (1988): Remarks on reproductive biology of homosporous ferns. – Plant Syst. Evol. **161**: S. 91-94
- SCHUBERT, R.; JÄGER, E.J. & WERNER, K. (1987): Exkursionsflora Band 3. Atlas der Gefäßpflanzen. 6. Aufl. – Berlin (Volk und Wissen) 752 S.

- SCHWERDTFEGGER, M. (1996): Die Nektarzusammensetzung der Asteridae und ihre Beziehung zu Blütenökologie und Systematik. Dissertationes botanicae Vol. 264 – (Cramer)
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.S. (1986): Late-acting self-incompatibility in angiosperms. – *Bot. Rev.* **52**: S. 195-219
- SEYMOUR, R.S. & SCHULTZE-MOTEL, P. (1996): Thermoregulating *lotus* flowers. – *Nature* **383**: S. 305
- SHIBAIKE, H.; ISHIGURI, Y. & KAWANO, S. (1996): Population differentiation in floral and life history traits of *Oxalis corniculata* L. (Oxalidaceae) with style length polymorphism. – *J. Plant Res.* **109**: S. 315-325
- SPRENGEL, C.K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Berlin (F. Vieweg der Ältere) 443 S.
- SSYMANK A. (2001): Vegetation und blütenbesuchende Insekten in der Kulturlandschaft. – Bonn Bad-Godesberg (Landwirtschaftsverlag) – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. **64**: 513 S.
- STELLEMAN, P. (1984): Reflections on the transition from wind pollination to ambophily. – *Acta Bot. Neerl.* **33**: S. 497-508
- STEPHENSON, A.G.; GOOD, S.V. & VOGLER, D.W. (2000): Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). – *Ann. Bot.* **85A**: S. 211-219
- SUN, M. (1999): Cleistogamy in *Scutellaria indica* (Labiatae): effective mating system and population genetic structure. – *Mol. Ecol.* **8**: S. 1285-1295
- TAYLOR, D.R.; TRIMBLE, S. & MCCAULEY, D.E. (1999): Ecological genetics of gynodioecy in *Silene vulgaris*: Relative fitness of females and hermaphrodites during the colonization process. – *Evolution* **53**: S. 745-751
- THIEN, L.B.; AZUMA, H. & KAWANO, S. (2000): New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. – *Int. J. Plant Sci.* **161**: S. S225-S235
- THOMAS, S.M. & MURRAY, B.G. (1981): Breeding systems and hybridization in *Petrorhagia* sect. *Kohlrauschia* (Caryophyllaceae). – *Plant Syst. Evol.* **139**: S. 77-94
- TOTLAND, O. & SOTTOCORNOLA, M. (2001): Pollen limitation of reproductive success in two sympatric alpine willows (Salicaceae) with contrasting pollination strategies. – *Amer. J. Bot.* **88**: S. 1011-1015
- UEDA, Y. & AKIMOTO, S. (2001): Cross- and self-compatibility in various species of the genus *Rosa*. – *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* **76**: S. 392-395
- UPHOF, J.C.T. (1938): Cleistogamic flowers. – *Bot. Rev.* **4**: S. 21-49
- VASSILIADIS, C.; VALERO, M.; SAUMITOU-LAPRADE, P. & GODELLE, B. (2000): A model for the evolution of high frequencies of males in an androdioecious plant based on a cross-compatibility advantage of males. – *Heredity* **85**: S. 413-422
- VOGEL S. (1954): Blütenbiologische Typen als Elemente der Sipplgliederung: dargestellt anhand der Flora Südafrikas. – Jena (Fischer) – Botanische Studien. 1
- VOGEL, S. (1976): *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. – *Naturwissenschaften* **63**: S. 44
- VOGEL, S. (1986): Ölblumen und ölsammelnde Bienen, zweite Folge, *Lysimachia* und *Macropis*. – *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* **54**: S. 1-168
- VOGLER, D.W.; FILMORE, K. & STEPHENSON, A.G. (1999): Inbreeding depression in *Campanula rapunculoides* L. I. A comparison of inbreeding depression in plants derived from strong and weak self-incompatibility phenotypes. – *J. Evolution. Biol.* **12**: S. 483-494
- VON KIRCHNER, O.; LOEW, E. & SCHRÖTER, C. [HRSG.] (1908-1938): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Vol. **1-4** – Stuttgart (Ulmer Verlag)
- VUILLE, F.L. (1988): The reproductive biology of the genus *Baldellia* (Alsimitaceae). – *Plant Syst. Evol.* **159**: S. 173-183
- WEBB, C.J. & LLOYD, D.G. (1986): The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigma in angiosperms. II. Herkogamy. – *N. Z. J. Bot.* **24**: S. 163-178
- WEIBLEN, G.D.; OYAMA, R.K. & DONOGHUE, M.J. (2000): Phylogenetic analysis of dioecy in monocotyledons. – *Amer. Naturalist* **155**: S. 46-58
- WELLER, S.G. (1994): The relationship of rarity to plant reproductive biology. In: BOWLES, M.L. & WHELAN, C.J. [Hrsg.]: Restoration of endangered species: Conceptual issues – planning and implementation. – Cambridge (Cambridge University Press) S. 90-117
- WELLER, S.G. & SAKAI, A.K. (1999): Using phylogenetic approaches for the analysis of plant breeding system evolution. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **30**: S. 167-199

- WERLEMARK, G. (2000): Evidence of apomixis in hemisexual dogroses, *Rosa* section *Caninae*. – *Sex. Plant Reprod.* **12**: S. 353-359
- WESTRICH, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. Vol. I+II – Stuttgart (Ulmer) 976 S.
- WILLIAMS, C.G.; ZHOU, Y. & HALL, S.E. (2001): A chromosomal region promoting outcrossing in a conifer. – *Genetics* **159**: S. 1283-1289
- WILLIAMS, E.G.; CLARKE, A.E. & KNOX, R.B. [HRSG.] (1994): Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. – Dordrecht (Kluwer Academic) 540 S.
- WISSEMANN, V. (2000): Molekulargenetische und morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Evolution und Genomzusammensetzung von Wildrosen der Sektion *Caninae* (DC.) Ser. – *Bot. Jahrb. Syst.* **122**: S. 357-429
- WYATT, R. (1988): Phylogenetic aspects of the evolution of self-pollination. In: GOTTLIEB, L.D. & JAIN, S.K. [Hrsg.]: *Plant Evolutionary Biology*. – London (Chapman and Hall) S. 109-131
- WYATT, R.; BROYLES, S.B. & LIPOW, S.R. (2000): Pollen-ovule ratios in milkweeds (Asclepiadaceae): an exception that probes the rule. – *Syst. Bot.* **25**: S. 171-180
- ZUBERI, M.I. & LEWIS, D. (1988): Gametophytic-sporophytic incompatibility in the Cruciferae – *Brassica campestris*. – *Heredity* **61**: S. 367-377

Anschrift des Verfassers:

Dr. Walter Durka
 UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH
 Sektion Biozönoseforschung
 D-06120 Halle
 E-Mail: walter.durka@halle.ufz.de

Die Daten wurden mit großer Sorgfalt recherchiert und in die Datenbank eingegeben. Dennoch sind bei der vorliegenden Datenmenge Fehler nicht zu vermeiden. Deshalb bitte ich alle Nutzer der Datenbank, die Daten kritisch zu würdigen und mir eventuelle Fehler mitzuteilen. Auch weitere relevante Literaturhinweise oder ergänzende Daten werden gerne entgegengenommen. Insbesondere alle von den Gattungen oder gar den Familien auf die einzelnen Arten übertragenen Daten (z. B. Bestäubung, Selbst-Inkompatibilität) sollten durch Untersuchungen überprüft werden.