

Bienen und Pollen

Die Mehrzahl aller Blütenpflanzen benötigt Transporteure zur Übertragung ihres Pollens auf die Narbe einer anderen Blüte. Meist borgen sie sich Tiere oder den Wind dafür aus. Ausgenommen bei der Selbstbestäubung, bei der zur Samenbildung auf Bestäuber verzichtet wird oder bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die sogar gänzlich ohne Pollen auskommt.

VON HANNES F. PAULUS



Alpenhummel *Bombus alpinus* auf Steinbrech. Die gefleckten Blütenblätter täuschen Pollenreichtum vor, um noch attraktiver zu erscheinen.

Während bei ursprünglichen Pflanzen – bei uns vor allem Nadelbäume – und sekundär auch bei vielen höheren Pflanzen (Laubbäume, Blütenpflanzen) die Rolle der Bestäubung der Wind und in seltenen Fällen auch das Wasser innehaben, sind höhere Pflanzen in der Mehrzahl der Fälle für die Übertragung ihres Pollens auf Tiere angewiesen. In unseren Breiten sind es vor allem Insekten, die zum Teil als hoch spezifische Bestäuber auftreten. Besonders wichtige Bestäuber sind bei uns die vielen Arten von Bienen, von denen die Honigbiene lediglich eine Art ist.

WIE ENTSTAND DIE INSEKTENBESTÄUBUNG?

Irgendwann im frühen Mesozoikum (Trias, vor etwa 200 Mio. Jahren) etablierte sich eine neue Form der Pollenübertragung, nämlich die durch Insekten. Dies muss man vor dem Hintergrund sehen, dass vor allem Käfer großes Interesse am energiereichen Pollen als Nahrungsgrundlage hatten und sicherlich die ebenso schmackhaften Samen fraßen. Wenn nun diese frühen Nacktsamer oder Gymnospermen einerseits die Käfer für eine Pollenübertragung nutzen wollten, sie andererseits dadurch vermehrt ihrer Samenanlagen verlustig gingen, musste in dieser Phase der Evolution zwischen der Gefahr des Samenfressens und dem Nutzen einer

Die Entstehungsgeschichte der Bestäubung



gezielten Pollenübertragung ein Kompromiss gefunden

werden. Die selektive Antwort war die Entstehung der Bedecktsamigkeit oder Angiospermie, also die Erfindung von schützenden Fruchtschalen. Bevor jedoch eine Pollenübertragung sinnvoll möglich war, musste ein Weg gefunden werden, auch weibliche Blüten für die Pollenfresser attraktiv zu machen. Da Nektar als Belohnung erst viel später erfunden wurde, bestand die evolutive Lösung darin, weibliche Blüten in die unmittelbare Nachbarschaft männlicher Blüten zu bringen und sie später schließlich zu zwittrigen Blüten zu vereinen.

Das muss man sich so vorstellen, dass immer diejenigen Individuen in solchen Pflanzenpopulationen erfolgreicher bestäubt wurden, die solche Schritte bereits



© v.l.n.r.: J. Neumayer; picture-Frank-Peter Funke; R. Hofrichter

etwas besser etablieren konnten, also entsprechende Mutationen aufwiesen. Diese hatten dann höheren Fortpflanzungserfolg als ihre Artgenossen. Dadurch reichten sich im Laufe der Generationenfolge immer mehr jene erfolgreicherer Genotypen an, bis schließlich die Vorfahren verdrängt waren. Diesen Prozess nennt man seit Darwin Selektion.

Die ersten Insekten, die hier wohl eine Führungsrolle in der Stammesgeschichte der Bedecktsamer geführt haben, waren höchst wahrscheinlich Käfer, da andere, auch heute erfolgreiche Blütenbesucher-Gruppen, wie Bienen, Schmetterlinge oder in den Tropen Vögel und Fledermäuse noch gar nicht existierten. Erst danach konnten sich weitere spezialisierte Blütenbesuchergruppen herausbilden. Dabei entstand die heutige Vielfalt der Blütentypen mit ihren Farben und Düften.

Der funktionelle Vorteil war übrigens, dass auf diesem Weg die „teure“ Produktion von Pollen mehr und mehr verringert werden konnte, da mit Hilfe jener Insekten, die wesentlich weniger Pollen benötigten, dennoch ein Maximum an erfolgreicher Befruchtung der Samenanlagen erreicht werden konnte. Pollen enthalten nämlich viele Aminosäuren, die wiederum viel Stickstoff benötigen und Stickstoff ist bis heute für Pflanzen eine Mangelware. Die Verringerung des Pollenangebotes ist bis heute ein wichtiger Evolutionschritt in der Blütenmorphologie der Pflanzen und bildet eine wichtige Grundlage für die Systematik der höheren Pflanzen.

DIE EVOLUTION VON BLÜTENFORMEN

Ursprüngliche Vertreter der Bedecktsamer haben viele Staubgefäße (z.B. Magnoliengewächse, Hahnenfußgewächse etc.), weiter fortgeschrittene Familien haben nur wenige Staubgefäße (z.B. Salbeiarten, die sogar nur zwei haben). Dies musste allerdings einhergehen mit der Entstehung sogenannter Präzisionsblüten, die so gebaut sind, dass ein Bestäuber in eine bestimmte Sitzposition gezwungen wird, um den Pollen dadurch gezielt auf bestimmte Teile des Körpers platzieren zu können. Das Ergebnis waren die beidseitig symmetrischen (zygomorphen) Blüten mit Sitzplattformen. Ursprünglich gab es nur radiärsymmetrische Blüten (z.B. Anemonen, Rosen etc.). Beidseitig symmetrische Blütenformen entwickelten sich wahrscheinlich erst mit

Käfer waren die ersten bestäubenden Insekten, lange bevor Bienen, Schmetterlinge, Vögel und Säuger existierten.

Die ursprüngliche Blütenform war kreisförmig symmetrisch, wie die Stockrosenblüte links. Beidseitig symmetrische Blüten, wie bei der Taubnessel (oben), entwickelten sich erst später.

dem Aufkommen der Bienen. Solche Blüten (z.B. die der Salbei-Arten, Taubnesseln) können ihren Pollen entweder auf dem Rücken ihrer Bestäuber oder, wenn es Schmetterlingsblütler sind, auf die Bauchseite deponieren. Bereits dies ist eine Methode der Verminderung von Pollenverlust bzw. der Erhöhung der korrekten Pollenübertragung auf die Narbe.

Die Insektenblütigkeit verbreitete sich durch trickreiche Erfindung und Einsatz von Locksignalen. Dazu entwickelten die Blüten zunächst einen farbigen Schauapparat, dessen Farben von den Komplex- oder Linsenaugen ihrer Bestäuber schon teilweise wahrgenommen werden konnte. Da in dem Heer der vielen Blütenarten eine hohe Konkurrenz um Bestäuber besteht, mussten die Signale vielfältig sein, um an ihnen diese Blüten für Bestäuber unterscheidbar und auch leicht lernbar zu machen. Die Motivation, Blüten zu besuchen, besteht im Erlangen von Belohnungen, z.B. von Nektar, einer Mischung aus verschiedenen Zuckern, wie Fructose, Saccharose und Glucose. Einige Pflanzen, v. a. in den Tropen, bieten auch fettes Öl als Belohnung für spezialisierte Bienen an. Bei uns findet sich dies beim Gilbweiderich (*Lysimachia vulgaris*), der von der nur auf diese Pflanze spezialisierten Auen-Schenkelbiene *Macropis europaea* bestäubt wird.

Als Folge dieser Konkurrenz entstanden die vielen Blütentypen und entsprechend viele potenzielle Bestäuber. Was soviel bedeutet, als dass die Vielfalt unserer Schmetterlinge oder Wildbienen ohne ihre Blüten nicht entstanden wäre und natürlich umgekehrt. Diesen Prozess bezeichnet man als Co-Evolution.

DIE EVOLUTION VON BLÜTENFARBEN

In der immer feineren Trennung auf immer mehr Bestäuberformen mussten auch die Signale immer differenzierter werden. Da Bienen im Allgemeinen nicht nur Farben sehen, sondern auch in der Lage sind, ultraviolettes Licht wahrzunehmen, entstanden auch vielfältige UV-Muster auf Blü-



ten, z.B. Linien auf den oder Mischungen mit anderen Farben in der Blütenkrone. Diese nehmen wir Menschen nicht wahr, können aber mit Hilfe spezieller Fotooptik sichtbar gemacht werden. Dies hat eine interessante Konsequenz für die Färbung von Blüten zur Folge, je nachdem ob UV dabei ist oder nicht. Für menschliche Augen stellt die Farbe Weiß die Mischung aller Spektren dar. Weiße Blüten sind daher für uns auch dann weiß, wenn UV dabei ist.

Für eine Biene ist es aber ein essentieller Unterschied, ob UV dabei ist oder nicht. Denn für eine Biene ist eine Blüte nur weiß („Bienenweiß“), wenn UV dabei ist und Rot fehlt. Ohne UV haben diese Blüten für eine Biene eine gänzlich andere Farbe. Andererseits können die meisten Bienen kein Rot sehen, so dass rote Blüten für sie schwarz sind. Wenn allerdings UV dabei ist, sind solche Blüten für unser Auge rot, für die der Bienen jedoch ultraviolett. Dies bedeutet, dass wir in der Beurteilung der Farben von Blüten stets hinterfragen müssen, welches Sehsystem die betreffenden Bestäuber haben. Die Blütenfarben sind nämlich in der Evolution für die Augen der Bestäuber, nicht aber für unsere Augen entstanden.

Ähnliches gilt für die vielen Düfte der Blüten. Auch sie sind Signale an ihre Bestäuber, die daran ihre Blüten oft schon über größere Distanzen finden und erkennen können.

WER PASST ZU WEM?

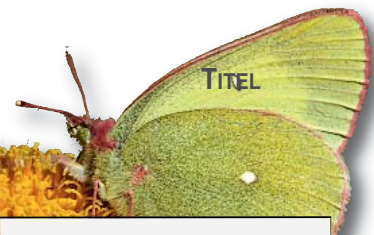
Bestimmte Bestäubergruppen besuchen bestimmte Blütentypen, weshalb sie als deren Hauptbestäuber gelten. Dies hatte zur Folge, dass diese Tiere solche Blüteneigenschaften förderten, die für sie das Finden und erfolgreiche Bestäuben erleichtern. Es entstand daher ein Set gemeinsamer Strukturen und Signale, die charakteristisch für die jeweiligen Bestäubergruppen sind. So können wir auch ohne Kenntnis des Bestäubers vorhersagen, wer hier wohl als Pollenüberträger auftritt. Unterschieden wird zwischen Vogelblumen, Fledermausblumen, Nachtfalterblumen, Tagfalterblumen oder Bienenblumen

Ohne die Vielfalt an Blüten wäre die Vielfalt an Bestäubern und umgekehrt nicht entstanden:

v.o.: Öl sammelnde Biene *Macropis labiata* auf Gilbweiderich *Lysimachia vulgaris*.

Die Grauweiße Hummel *Bombus mucidus* auf einem Korbblütler. Die Knautien-Sandbiene *Andrena hattorfiana* ist Spezialistin auf Knautien und Skabiosen. Ein Kohlweißling auf der Kleinen Händelwurz *Gymnadenia conopsea*, einer Tagfalterblume.

© Hannes Paulus (4)



Wer bestäubt welche Blüte (Mitteleuropa)?

Hoch-Moorgelbling auf Arnika

Syndrom	Bestäuber	Blütenfarbe	Duft	Nahrung	Beispiele
Käferblütigkeit (Cantharophilie)	Käfer (Blattwespen, Schwebfliegen)	grünlich bräunlich, weiss	süßlich	Nektar	Viele Doldenblütler (Umbelliferae) Holunder, Liguster, Zweiblatt, Grüne Hohlzunge, Gewürzstrauch Calycanthus etc.
Fliegenblütigkeit (Myiophilie)	Fliegen, kl. Schlupfwespen	grünlich, bräunlich	schwach süßlich	Nektar	Weißer und Schwarzer Germer, Einbeere
Bienenblütigkeit (Melittophilie)	Bienen (Hummeln)	weiß, gelb, purpur, rötlich-grünlich, blauviolett	süßlich	Nektar	Die meisten Lippenblütler, Fabaceae, Scrophulariaceae, Ranunculaceae etc.
				Nektarvortäuschung	Orchis, Dactylorhiza, Cephalanthera, Limodorum
Wespenblütigkeit (Vesophilie)	soziale Wespen	weißlich, purpur, grünlich, bräunlich	süßlich	Nektar	Ständelwurz (Epipactis), Braunwurz (Scrophularia)
Schwärmerblütigkeit (Sphingophilie)	Schwärmer (Sphingidae)	Weiß bis grünlich-weiß	stark süßlich	viel Nektar	Weißblütige Nelkengewächse, Loniceria, Platanthera bifolia
Kleine Nachtfalter (Phalaenophilie)	Eulen, Spanner	weißlich bis grünlich	süßlich	Nektar	Silene, Saponaria, Platanthera chlorantha,
Tagfalterblütigkeit (Psychophilie)	Tagfalter, Bluts-tröpfchen, tagaktive Schwärmer	purpurrot- oder schwarzrot	ohne oder süßlich	Nektar	Rote Dianthusarten, Rote Lichtnelke, Sommerflieder (Buddleja), Gymnadenia, Nigritella
				Nektarvortäuschung	Pyramidenorchis (Anacamptis pyramidalis)
Sexualtäuschung (Pseudokopulation)	Bienen-, Wespen-Männchen	Weibchenfärbung	Imitation der Sexuallockstoffe	keine	Ganze Orchideengattung Ophrys (Ragwurz)

© pitense-jürgen Henste

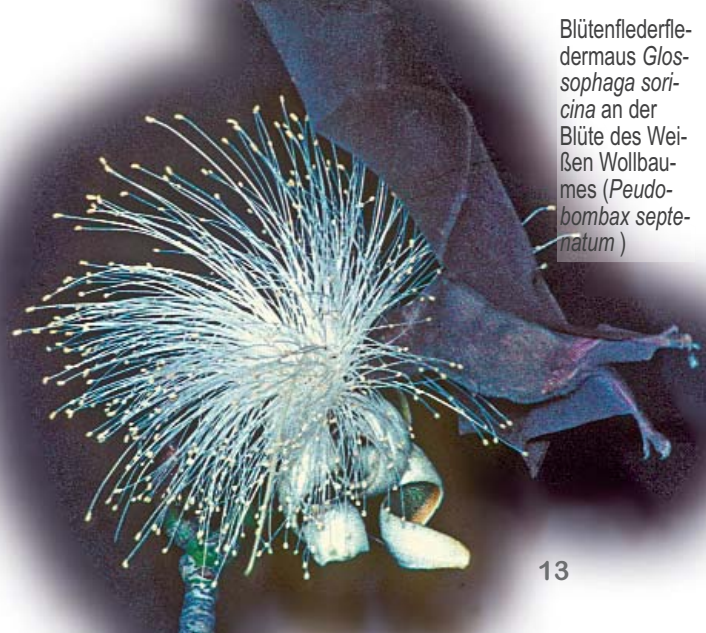
Wer bestäubt welche Blüte in den Tropen?

Syndrom	Bestäuber	Blütenfarbe	Duft	Nahrung	Beispiele
Vogelblütigkeit (Ornithophilie)	Kolibris (Amerika) Nektarvögel (Afrika, SO-Asien) Honigfresser (Australien) Pinselzungenvogel (Australien) Kleidervogel (Hawaii)	Meist rein rot Bläulich (Hawaii)	ohne	Nektar (oft mit Aminosäuren angereichert)	Zahlreiche unserer roten Zimmerpflanzen, Fuchsien, Weihnachtsstern, rotblütige Kakteen, auf den Kanarischen Inseln: Lotus berthelotii, Echium wildpretii etc.
Fledermausblütigkeit (Chirpterophilie)	Langzungenfledermäuse (Amerika). Flughunde (Afrika, SO-Asien)	Grünlich, weißlich, bräunlich; in Afrika und SO-Asien meist weiss	Muffig kohlarziger Duft	Viel Nektar	Balsaholzbaum, Bananen, viele Bombacaceae, Glockenrebe (Cobaea), Mucuna, Erythrina fusca, in Afrika: Affenbrot- und Leberwurstbaum etc.

Man sieht, dass bei Bienenblumen die Blütenfarben gelb oder blauviolett verbreitet sind, bei Tagfalterblumen bläulich rot, bei Nachtfalterblumen weiß oder bei Vogelblumen in den Tropen vor allem reines Rot verbreitet sind. Häufig sind diese Farben ein Mittel der Konkurrenzverminderung, da z.B. rote Vogelblumen von Bienen nicht bzw. als schwarz gesehen werden. Fledermausblüten Südamerikas haben gar keine spezifischen Färbungen, da ihre Langzungen-Fledermäuse diese Blüten am Duft oder der Ultraschallreflexion erkennen.

– je nachdem, von welcher Tieren sie bestäubt werden (siehe Tabelle).

In unseren Breiten dominieren Bienenblumen. Die vielen Arten von Bienen sind besonders effektive Bestäuber, da sie Blüten nicht nur besuchen, um selbst satt zu werden, sondern auch zum Pollensammeln für ihre Brut. Die erfolgreiche Evolution der Bienenartigen besteht nämlich darin, dass sie ihre Brut im Zuge einer komplexen Brutfürsorge mit Pollen/Nektar füttern. Da sie dadurch auch quantitativ erheblich mehr Blüten besuchen als andere Insekten, sind sie besonders erfolgreiche Bestäuber. Dadurch haben und hatten sie einen erheblichen Einfluss auf die Entfaltung der vielen Blütentypen. In unseren Breiten spielen hierbei die vielen Hummelarten eine wichtige



Blütenfledermaus Glos-sophaga soricina an der Blüte des Weißen Wollbaumes (Pseudobombax septenatum)



Gerissen: Das Holunder-Knabenkraut *Dactylorhiza sambucina* täuscht der Grauweißen Hummel *Bombus mucidus* Nahrung vor und bekommt ebenso die Bestäubung ohne Gegenleistung.

© Hannes Paulus

Raffiniert: Die Hummelragwurz *Ophrys episcopalis* täuscht ein paarungsbereites Weibchen vor – und wird von einem pseudo-kopulierendem Langhornbienenmännchen *Eucera cressa* „gratis“ bestäubt.

Rolle, die ein gutes Beispiel dafür sind, wie Generalisten über Lernen ein breites Blütenangebot so nutzen, dass nur wenig Konkurrenz zwischen den Hummelarten besteht.

TÄUSCHUNGSMANÖVER

Das große Angebot an potenziellen Bestäubern erlaubt aber auch Täuschungsmanöver. So gibt es Blüten, die zwar so aussehen wie andere Nektarblumen, aber nichts zu bieten haben. Man spricht hier von Nahrungstäuschblumen. Vor allem bei vielen Orchideenarten kommen solche Fälle verbreitet vor. Unsere Knabenkräuter der Gattungen *Orchis* und *Dactylorhiza* sind fast alle solche Täuscher. Die Bienen fallen darauf zwar oft herein, lernen aber schnell, diese leeren Gasthäuser zu meiden. Die Pflanze hat jedoch erreicht, was sie wollte: die Bestäubung.

Andere Formen von Täuschung bedienen sich bestimmter Instinkte ihrer Bestäuber und täuschen ihnen z.B. Eiablageplätze oder sogar Paarungspartner vor. Alle Aronstabgewächse (*Araceae*) oder Osterluzeigewächse (*Aristolochiaceae*) bieten verschiedene vorgetäuschte Eiablagsubstrate an, indem sowohl die Düfte als auch entsprechende Färbungen als Locksignale im Angebot stehen. So werden Aasfliegen oder Aaskäfer, Dungkäfer oder Pilzmücken angelockt, die in Erwartung geeigneter Eiablageplätze die Blumen besuchen und vielfach sogar versuchen, Eier zu legen. Besonders interessant sind Sexualtäuschblumen, die mit ihren Blüten alle Signale imitieren, um paarungswillige Männchen von überwiegend Bienen oder Wespen anzulocken. Diese versuchen tatsächlich diese Weibchenfallen zu begatten (Pseudokopulation) und übertragen dabei den Pollen der Blüten. Bei uns findet sich dies bei den vielen Arten der Orchideengattung Ragwurz (*Ophrys*), mit Arten wie die Hummelragwurz, Fliegenragwurz oder Spinnenragwurz, die bei uns nur auf wär-

mebegünstigten Standorten vorkommen. Die Arten dieser Gattung sind vor allem im Mittelmeerraum verbreitet und besitzen auf Grund dieses hochspezialisierten Locksystems für jede *Ophrys*-art einen eigenen Bestäuber.

GENERALISTEN UND SPEZIALISTEN UNTER DEN BIENEN

Bienen können in der Wahl der Blüten zum Pollensammeln entweder nehmen, was gerade blüht (polylektisch: von gr. poly = viel, lektos = gesammelt) oder sie sind sehr wählerisch, beschränken sich auf eine oder die nächstverwandten Pflanzenarten oder auf Arten und Gattungen einer Familie (mono- oder oligolektisch). Bei der Mehrzahl unserer Bienen ist dieses Wahlverhalten angeboren, so dass bestimmte Bienenarten stets oder bevorzugt an denselben Blüten angetroffen werden. Zum Nektartrinken können bei Blumenmangel allerdings auch gänzlich andere Blüten besucht werden. Dies tun vor allem die Männchen der betreffenden Bienenarten. Diese Spezialisierung ist gut zur Vermeidung der Konkurrenz zwischen den Bienen selbst, aber auch gut für die effektive Bestäubung der betreffenden Blüten. Je blütensteter die Besucher sind, umso sicherer wird der Pollen nur innerhalb der jeweiligen Blütenart verbreitet. Ausgesprochene Spezialisten sind bei uns selten – einige Beispiele siehe Kasten rechts.



Text: O. Univ.- Prof. Dr. Hannes F. Paulus, Leiter des Departments für Evolutionsbiologie, Althanstraße 14, 1090 Wien, T +43/(1)/42 77-54490, hannes.paulus@univie.ac.at

Bienenarten, die auf eine einzige oder auf die Arten einer Pflanzengattung als Pollenquelle angewiesen sind (mono- oder oligolektisch)

- ✿ *Andrena hattorfiana* – (Knautien-Sandbiene) nur an Witwenblume (*Knautia*), **Bild 1+2**
- ✿ *Andrena florea* – (Zaunrüben-Sandbiene) nur an Zaunrübe (*Bryonia*)
- ✿ *Andrena curvungula* und *pandellei* – (Braun- und Grauschuppige Sandbiene) nur an Glockenblumen
- ✿ *Andrena marginata* – (Sandbiene) vor allem an *Scabiosa*
- ✿ *Andrena symphyti* – (Beinwell-Sandbiene) nur an *Symphytum* (Beinwell)
- ✿ *Andrena vaga* – (Weidensandbiene) nur an Weiden, **Bild 3**
- ✿ *Systropha curvicornis* und *planidens* – (Spiralhornbienen) nur an Ackerwinde, **Bild 4**
- ✿ *Chelostoma fuliginosum* und *campanularum* – nur an Glockenblumen, (Scherenbienen); *Chelostoma* (neuerdings auch *Osmia florissomme* (Hahnenfuß-Scherenbiene) – nur auf Hahnenfuß, **Bild 5**
- ✿ *Osmia mocsaryi* – (Lein-Mauerbiene) nur an *Linum* (vor allem *flavum*)
- ✿ *Melitta nigricans* (Sägehornbiene) und die Kleine Langhornbiene *Tetraloniella salicariae* – nur an Blutweiderich (*Lythrum*), **Bild 6**
- ✿ *Tetraloniella macroglossa* – (*Tetralonia macroglossa* – Malven-Langhornbiene) nur an Malven
- ✿ *Macropis fulvipes* – (Schenkelbiene) nur an Gilbweiderich *Lysimachia punctata*
- ✿ *Macropis europaea* – (Auen-Schenkelbiene) nur an *Lysimachia vulgaris*, **Bild 7**
- ✿ *Hylaeus signatus* (Maskenbiene) an Resede (*Reseda luteola*), **Bild 8**
- ✿ *Colletes cunicularius* – (Frühlings-Seidenbiene) nur an Weiden

Anmerkungen zur Systematik auf Seite 19 am Ende des Textes: „Was sind Bienen?“

Bienenarten, die als Pollenquelle das wählen, was in ihrem Fluggebiet gerade blüht und häufig ist. Das Spektrum nutzbarer Blüten ist sehr breit (polylektisch).

- ✿ *Osmia cornuta* (Gehörnte Mauerbiene), **Bild 9**
- ✿ *Osmia bicornis* (Rote Mauerbiene), **Bild 10**
- ✿ *Andrena flavipes* (Gemeine Sandbiene), **Bild 11**
- ✿ *Andrena nigroaenea* (Schillernde Sandbiene)
- ✿ *Andrena cineraria* (Graue Sandbiene)
- ✿ *Andrena fulva* (Rotpelzige Sandbiene), **Bild 12**
- ✿ *Andrena thoracica* (Sandbiene)
- ✿ *Anthophora plumipes* (Gemeine Pelzbiene) und die meisten anderen Pelzbienen
- ✿ Fast alle Hummelarten - Ackerhummel, **Bild 13**
- ✿ Die meisten Furchenbienen der Gattungen *Halictus* (Furchenbienen, *H. rubicundus*, **Bild 14**) und *Lasioglossum* (Schmalbienen)
- ✿ *Anthidium strigatum* (Kleine Harzbiene), Große Wollbiene *Anthidium manicatum* (schlafend), **Bild 15**
- ✿ Die meisten Bauchsammelbienen der Gattung *Megachile* (Blattschneiderbienen)
- ✿ Holzbienen der Gattung *Xylocopa* (Holzbiene – *X. violacea*), **Bild 16**



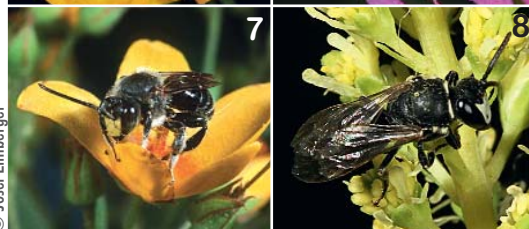
© Josef Limberger (2)



© Johann Neumayer



© Hans-Jürgen Martin



© Josef Limberger



© Heinz Wiesbauer



© Josef Limberger



© Birgit Mair-Markart



© wikipedia-Soebe

© wikipedia-Wolf

© Hans-Jürgen Martin

© Hans-Jürgen Martin

© Johannes Gepp

© Johann Neumayer

© Ingrid Hogenstein

© Johann Neumayer