



Phänologie, Bestäubung und  
Reproduktionsbiologie  
von Asteroideae (Asteraceae)  
in unterschiedlichen Höhenstufen  
Süddeutschlands

Jenny-Dewajana Wild

Abteilung Systematische Botanik und Ökologie (Biologie V)

Leiter: Prof. Dr. Gerhard Gottsberger



Phänologie, Bestäubung und  
Reproduktionsbiologie  
von Asteroideae (Asteraceae)  
in unterschiedlichen Höhenstufen  
Süddeutschlands

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat. der Fakultät für  
Naturwissenschaften der Universität Ulm

vorgelegt von  
Jenny-Dewajana Wild  
aus Würzburg

Ulm 2005

\_\_\_\_\_ Amtierender Dekan:

Prof. Dr. Klaus-Dieter Spindler

\_\_\_\_\_ Erster Gutachter:

Prof. Dr. Gerhard Gottsberger

\_\_\_\_\_ Zweite Gutachterin:

Prof. Dr. Elisabeth Kalko

\_\_\_\_\_ Vorgelegt am:

25. Juli 2005

\_\_\_\_\_ Tag der Promotion:

25. Oktober 2005

# INHALTSVERZEICHNIS

---

<b>1. EINLEITUNG</b>	1
<b>2. MATERIAL</b>	5
2.1 Standortbeschreibung	5
2.1.1 Botanischer Garten, Ulm	6
2.1.2 Steinbruch, Blaustein	7
2.1.3 Acker, Herrlingen	9
2.1.4 Standorte Immenstadt	11
2.1.4.1 Thaler Höhe, Immenstadt	11
2.1.4.2 Lift, Immenstadt	12
2.1.5 Standorte Nebelhorn	14
2.1.5.1 Zeiger, Nebelhorn	14
2.1.5.2 Wegrand, Nebelhorn	15
2.1.5.3 Lift, Nebelhorn	16
2.2 Untersuchte Familie	17
2.3 Untersuchte Gattungen und Arten	21
2.3.1 <i>Aster bellidiastrum</i> (L.) SCOPOLI, Alpenmaßliebchen	21
2.3.2 <i>Bellis perennis</i> LINNAEUS, Mehrjähriges Gänseblümchen	22
2.3.3 <i>Chrysanthemum</i> LINNAEUS, Margerite	24
2.3.3.1 <i>Chrysanthemum alpinum</i> LINNAEUS, Alpenmargerite	24
2.3.3.2 <i>Chrysanthemum atratum</i> JACQUIN, DC, Sägeblättrige Margerite	25
2.3.3.3 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i> LINNAEUS, Wiesenmargerite	27
2.3.4 <i>Erigeron annuus</i> (L.) PERSON, Einjähriger Feinstrahl	28
2.3.5 <i>Matricaria inodora</i> LINNAEUS, Geruchlose Kamille	30
<b>3. METHODEN</b>	33
3.1 Standortaufnahme	33
3.2 Phänologie und Morphologie	34
3.2.1 Blühphänologie der Populationen	34
3.2.2 Blühphänologie eines Einzelcapitulum	35
3.2.3 Morphometrie	35
3.2.4 Biomasse	36



3.3 Attraktantien	36
3.3.1 Blütenfarben und Blütenmale	36
3.3.2 Nektar	37
3.4 Pollen	38
3.4.1 Pollenkornzahl und Pollenkorngröße	38
3.4.2 Pollenvitalität	38
3.5 Bestäubung und Reproduktion	40
3.5.1 Pollen-Ovula-Rate	40
3.5.2 Bestäubungs- und Reproduktionserfolg	40
3.5.2.1 Selbst- und Fremdbestäubung	41
3.5.2.2 Schauwirkung und Fertilität	42
3.6 Bestäuberbeobachtungen	42
3.7 Auswertung und Statistik	43
<b>4. ERGEBNISSE</b>	45
4.1 Phänologie und Morphologie	45
4.1.1 Blühphänologie der Populationen	45
4.1.1.1 Vergleich der Arten	45
4.1.1.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen	59
4.1.2 Blühphänologie eines Einzelcapitulum	60
4.1.2.1 Vergleich der Arten	60
4.1.2.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen	61
4.1.3 Morphometrie	62
4.1.3.1 Blütenmorphometrie – Vergleich der Arten	62
4.1.3.2 Blütenmorphometrie – Vergleich innerhalb der Höhenstufen	66
4.1.3.3 Morphometrie der Individuengröße – Vergleich der Arten	68
4.1.3.4 Morphometrie der Individuengröße – Vergleich innerhalb der Höhenstufen	69
4.1.4 Biomasse	70
4.1.4.1 Vergleich der Arten	70
4.1.4.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen	73
4.2 Attraktantien	76
4.2.1 Blütenattribute	76
4.2.2 Blütenfarben und Blütenmale	77
4.2.3 Nektar	81

4.3 Pollen	83
4.3.1 Pollenkornzahl und Pollenkorngröße	83
4.3.1.1 Vergleich der Arten	83
4.3.1.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen	85
4.3.2 Pollenvitalität	86
4.3.2.1. Vergleich der Arten	86
4.3.2.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen	87
4.4 Bestäubung und Reproduktion	88
4.4.1 Pollen-Ovula-Rate	88
4.4.2 Bestäubungs- und Reproduktionserfolg	90
4.4.2.1 Selbst- und Fremdbestäubung – Vergleich der Arten	90
4.4.2.2 Selbst- und Fremdbestäubung – Vergleich innerhalb der Höhenstufen	93
4.4.2.3 Schauwirkung und Fertilität – Vergleich der Arten	95
4.4.2.4 Schauwirkung und Fertilität – Vergleich innerhalb der Höhenstufen	109
4.5 Blütenbesucher	111
4.5.1 Spektren der Blütenbesucher	111
4.5.2 Auflistung der Blütenbesucher	118
4.5.3 Besuchergruppen	126
4.5.3.1 Vergleich der Arten	126
4.5.3.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen	128
4.5.4 Blütenbesucher und deren Frequenz	129
4.5.4.1 Vergleich der Arten	129
4.5.4.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen	130
4.5.5 Blütenbesucher und deren Frequenz in Abhängigkeit zur Tageszeit	131
4.5.5.1 Vergleich der Arten	131
<b>5. DISKUSSION</b>	141
5.1 Phänologie und Morphologie	141
5.2 Attraktantien und Pollen	143
5.3 Bestäubung und Reproduktion	147
5.4 Bestäuber und Besuchsfrequenz	153
<b>6. ZUSAMMENFASSUNG</b>	159
<b>7. SUMMARY</b>	161
<b>8. LITERATURVERZEICHNIS</b>	163

## Alphabetisches Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

<b>Abb.</b>	Abbildung
Abl	<i>Aster bellidiastrum</i> , Immenstadt, subalpin
AbN	<i>Aster bellidiastrum</i> , Nebelhorn, alpin
AH (Versuch)	Abgeschirmte, von Hand selbstbestäubte Pflanzen = Test auf Geitonogamie
AMZ (Versuch)	Abgeschirmte, manipulierte Pflanzen (nur Zungenblüten) = Test auf Apomixis
Apo	Apoideae
Ara	Arabinose
Aspizten	Antherenspitzen
AU (Versuch)	Abgeschirmte, unmanipulierte Pflanzen = Test auf Autogamie
<b>B<sub>B</sub></b>	Beobachtungsböcke
Bl	Blüte
Bom	Bombus
Bom/Ves	Bombiden und Vespiden
Bpl	<i>Bellis perennis</i> , Immenstadt, subalpin
BpN	<i>Bellis perennis</i> , Nebelhorn, alpin
BpU	<i>Bellis perennis</i> , Ulm, collin
Bra	Brachycera
<b>CaNZ</b>	<i>Chrysanthemum alpinum</i> , Nebelhorn, alpin
Cap	Capitulum
CapDu	Capitulumdurchmesser
CatN	<i>Chrysanthemum atratum</i> , Nebelhorn, alpin
Cel/Mal	Cellobiose/Maltose
Chl	Chloropidae
ClI	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> , Immenstadt, subalpin
ClU	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> , Ulm, collin
C <sub>N</sub>	Sorenson-Index-Koeffizient
Col/Thy	Collembolen und Thysanopteren
Cole	Coleopteren
Coleoptera K	Kleine Coleopteren
<b>D<sub>ip</sub>/Hym W</b>	Winzige Dipteren und Hymenopteren
Diptera G	Große Dipteren
Diptera K	Kleine Dipteren
Diptera M	Mittelgroße Dipteren
<b>E<sub>a</sub>B</b>	<i>Erigeron annuus</i> , Blaustein, collin
Eal	<i>Erigeron annuus</i> , Immenstadt, subalpin
<b>F<sub>ak</sub> Xeno</b>	Fakultativ xenogam

FCR	Fluorochromatische Reaktion
FDA	Fluoreszindiacetat
Fru	Fructose
<b>Gal</b>	Galactose
GC	Gaschromatographie
Glu	Glucose
<b>h</b>	Stunde
<b>K<sub>no</sub></b>	Knospen
Kspitzen	Kronblattspitzen
<b>Lep</b>	Lepidopteren
<b>Mal</b>	Maltose
MD	Mittelwert
MiH	<i>Matricaria inodora</i> , Herrlingen, collin
Mil	<i>Matricaria inodora</i> , Immenstadt, subalpin
<b>N</b>	Größe der Gesamtstichprobe
n	Größe der Einzelstichprobe
non det.	Undeterminiert
<b>p</b>	Signifikanzkoeffizient
P/O-Rate <sub>r</sub>	Pollen-Ovula-Rate (einer Röhrenblüte)
P/O-Rate <sub>r+z</sub>	Pollen-Ovula-Rate (einer Einzelblüte eines Capitulum (Röhren- u. Zungenblüten))
PeBk	Periphere Blütenkreise
Pk	Pollenkornzahl
Pk/A	Pollenkörner pro Anthere
Pk/B	Pollenkörner pro Blüte
<b>R<sub>b</sub></b>	Röhrenblüte
RbBr	Röhrenblütenbreite
RbDm	Röhrenblüten-Duftmale
RbF	Röhrenblütenfarbe
RbLä	Röhrenblütenlänge
RbUV	Eigenschaft der Röhrenblüten-UV-Male
REM	Rasterelektronenmikroskop
ReSy	Reproduktionssystem
Rib	Ribose
<b>S<sub>a</sub></b>	Samenanlagenzahl
Sa/B	Samenanlagen pro Blüte
Sac	Saccharose
SD	Standardabweichung
Spr	Sprosse
<b>T<sub>ab</sub></b>	Tabelle
T1-8	Plot 1-8
TG	Trockengewicht

<b>U</b>	MANN-WHITNEY-U-Test-Wert
UMR (Versuch)	Unabgeschirmte, manipulierte Pflanzen (nur Röhrenblüten)
UMZ (Versuch)	Unabgeschirmte, manipulierte Pflanzen (nur Zungenblüten)
UU (Versuch)	Unabgeschirmte, unmanipulierte Pflanzen = Test auf Xenogamie
<b>X</b> <sub>eno</sub>	xenogam
<b>Z</b> <sub>b</sub>	Zungenblüte
ZbBr	Zungenblütenbreite
ZbDm	Zungenblüten-Duftmale
ZbF	Zungenblütenfarbe
Zblä	Zungenblütenlänge
ZbUV	Eigenschaft der Zungenblüten-UV-Male
ZeBk	Zentrale Blütenkreise

Man muss werden was man studiert

(Tanz der Vampire)

Für Mutf

# 1. EINLEITUNG

*„Rein logisches Denken verschafft uns keine Erkenntnis über die wirkliche Welt:  
ALLE Erkenntnisse der Wirklichkeit beginnen mit der Erfahrung und enden mit ihr.“*

Was Albert Einstein damit auf den Punkt bringt, war stets Prämisse bei der Anfertigung der vorliegenden Arbeit, zumal diese mit vielen Erfahrungen im Einsteinjahr 2005 ihren Abschluss finden wird.

Im Jahr 1735 publizierte LINNÉ (1735) sein erstes Werk. Zur gleichen Zeit studierte GOETHE die Botanik und versuchte Ende des 18. Jahrhunderts die *Metamorphose der Pflanzen* zu erklären (GOETHE 1790). Auch erkannte er bereits die Wirkung von Farben, als er sein Werk darüber verfasste (GOETHE 1791/92), während SPRENGEL (1793) die Funktionalität der Blüte beschrieb. CASSINI (1826, 1834) war der erste Autor, der sich eingehend mit den Compositae (Asteraceae) beschäftigte und seine Studien hierzu erstmals 1812, vor allem aber in den Jahren zwischen 1816-1834 veröffentlichte (CASSINI 1975).

Die Asteraceae ist die größte Familie der Dicotyledonen, die sich vor ca. 30 Millionen Jahren im mittleren Tertiär entwickelt hat (WAGENITZ 1979). Ihr großes Ausbreitungspotenzial ist auf diverse Merkmale dieser Familie zurückzuführen: Bei den Pflanzen dieser Gruppe sind zahlreiche Blüten zu einer Einheit (Capitulum) zusammengefasst. Dadurch täuschen sie eine vergrößerte Blüte vor, die dementsprechend als Scheinblüte bezeichnet wird. Diese ist von großer ökologischer Bedeutung (WAGENITZ 1979), da durch einen einzigen Blütenbesuch zahlreiche Einzelblüten gleichzeitig bestäubt werden können (KNUTH 1898) und die Blühdauer durch die abfolgende Anthese der Einzelblüten eines Capitulum verlängert wird. Des Weiteren zählen diese funktionell einfach aufgebauten Blumen zu den allotropen Insektenblumen und werden von einer Vielzahl unspezialisierter Insekten besucht (WAGENITZ 1979). So findet neben einem nicht spezialisierten Bestäubungssyndrom innerhalb der Asteraceae auch eine sehr effektive Verbreitung ihrer Früchte durch die Ausbildung eines Flugorgans (Pappus) statt (BURTT 1961, LEPPIK 1970). Typisch für die Asteraceae ist auch die sekundäre Pollenpräsentation (MÜLLER 1873, KNUTH 1898, KUGLER 1970, HEß 1990, HOWELL et al. 1993). In diesem Mechanismus werden aus den zu einer Antherenröhre verwachsenen Antheren die Pollenkörner abgegeben (HEß 1990) und während des Griffelwachstums an dessen distaler Seite platziert (HOWELL et al. 1993) und Bestäubern auf diese Weise angeboten. Der Vorteil dieser Eigenschaft liegt darin, dass die Pollenkörner fein proportioniert und dadurch nicht vergeudet werden (LEINS 1991). Durch die Pollenpräsentation wird nach Ladd (1994) zudem die männliche Fitness einer Blüte im Allgemeinen gesteigert.

Neben diesen speziellen Modifikationen führt die insgesamt hohe ökologische Plastizität innerhalb der Gruppe der Asteraceae zu deren kosmopolitischen Verbreitung (BURTT 1961).

Trotz einer Vielzahl von Veröffentlichungen zur Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie an verschiedenen Spezies im Allgemeinen, liegen nur wenige Arbeiten vor, die sich mit Vertretern der Familie der Asteraceae befassen (MANI & SARAVANAN 1999). Es wurden zwar schon früh umfassende Werke im Bereich der Blüten- und Bestäubungsbiologie sowie Phänologie angefertigt, bei welchen auch die Asteraceae besprochen wurden (MÜLLER 1873, DARWIN 1876, KERNER 1891, ROBERTSON 1895, ENGLER 1897, HOFFMANN 1897, KNUTH 1898). Dabei wurde die alpine Flora auch berücksichtigt (MÜLLER 1881). Insbesondere zur Unterfamilie der Asteroideae ist bislang erstaunlich wenig zur Blütenökologie und Reproduktionsbiologie bekannt. Noch immer ist das Wissen hier unzureichend. Die meisten Arbeiten beschäftigen sich mit der Kolonialisierung und der Populationsbiologie (BURTT 1961, LEPPIK 1970, NAMURA-OCHALSKA 1988, 1993a/b/c,

PRACH & WADE 1992, ZHYLYAYEV 1995, ZHILYAEV 1996). Höhenstufenabhängige Vergleiche zwischen verschiedenen Populationen der Asteraceae sind rar. Ein weiteres Augenmerk der Asteraceen-Forschung liegt in der Einheit des Capitulum (PHILIPSON 1946, LEPIK 1977, Brody & MITCHELL 1997, BERTIN & KERWIN 1998, MIDGLEY & JOHNSON 1998, CHMIELEWSKI 1999, DONNELLY et al. 1999, FENNER et al. 2002). Das Interesse an den Einzelblüten der Asteraceae und deren Funktionalität hinsichtlich ihrer Rolle bei der Reproduktion nimmt jedoch zu (HOFFMANN 1897, DELISLE 1954, JONES 1976, LEINS 1991, 2000; LEINS & ERBAR 1990, ANDERSSON 1991, 1996, 1999, WILD 1999, WILD et al. 2003). Es bestehen jedoch nach wie vor Widersprüche hinsichtlich der Bestäubungssysteme und Blütenfunktionalität: Einige Autoren postulieren, dass spontane Selbstbestäubung einiger Arten durch das Schließen ihrer Capitula (KERNER 1891, WAGENITZ 1987, KUGLER 1970) oder das Schließen ihrer Einzelblüten (MÜLLER 1873, KNUTH 1898, KUGLER 1970, CRUDEN 1977) stattfinden kann. Andererseits werden Blütenbesucher für essentiell gehalten, um eine erfolgreiche Bestäubung herbeizuführen (HOFFMANN 1897). MÜLLER (1873) und KNUTH (1898) beschreiben sowohl die Bestäubung durch Selbstung nach Schließen der Einzelblüten als auch die Notwendigkeit von Blütenbesuchern. Auch über den Status der Fertilität von Einzelblüten finden sich gegensätzliche Hinweise in der Literatur: MITICH (2000) postuliert beispielsweise, dass die Zungenblüten von *Chrysanthemum leucanthemum* steril sind. BREMER & HUMPHRIES (1993) und BREMER (1994) beschreiben die Zungenblüten einiger Gattungen hingegen als fertil.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es daher, einige dieser Widersprüche aufzuklären. Hierfür wurden einige Vertreter der Asteroideae unter geographischen Gesichtspunkten im Rahmen einer vergleichenden Freilandstudie untersucht. Es wurden dabei sieben Arten aus fünf Gattungen an zwei bis drei Standorten verschiedener Höhenstufen beobachtet. Die Untersuchung an diesen Pflanzen hinsichtlich ihrer Ökologie im Gesamtgefüge einer Population sollte dabei im Sinne klassischer Grundlagenforschung weiteren Aufschluss über mögliche Ursachen für den großen Erfolg der Asteraceae auf ihre Verbreitung geben. Auch TOTLAND (1993) stellte fest, dass nur wenige Bestäubungsexperimente in europäischen Alpinesellschaften durchgeführt wurden. Von KEVAN (1970, 1973, 1975, 1983, 1989) liegen Arbeiten zur arktischen Flora und Fauna vor und ARROYO et al. (1981, 1982, 1985) haben sich mit der Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie von Populationen in den Anden beschäftigt haben. GRIME et al. (1988) lieferte ein umfassendes Werk zur vergleichenden Pflanzenökologie und KÖRNER (1999) beschrieb vor einigen Jahren das alpine Pflanzenleben, mit welchem sich bereits BLISS (1962, 1985) in einigen Arbeiten beschäftigt hat. Bei diesen Untersuchungen wurde jedoch wenig auf einzelne Arten der Asteraceae eingegangen, obwohl einige Vertreter dieser Familie in hochalpinen Bereichen vorkommen.

Durch starke tages- und jahreszeitliche Temperaturunterschiede (TISCHLER 1990) werden hohe Anforderungen an Pflanzen in alpinen Lebensräumen gestellt. Das Wärmeangebot wird mit zunehmender Höhe geringer, Windstärken nehmen oberhalb der Waldgrenze zu und die großen Schwankungen des Klimas bedeuten starke Stressfaktoren für die vorkommenden Pflanzengesellschaften (LARCHER 1980). Einige dieser ungünstigen Faktoren können durch Ausprägung bestimmter Merkmale wie z.B. Kleinwüchsigkeit, Entwicklung eines Haarfilzes auf den Blättern (Emergenzen), Toleranz gegenüber Schneelast und einiges mehr, kompensiert werden (Körner (1999). Auch die Ausprägung neuer Fortpflanzungsstrategien kann ein Beitrag zur erfolgreichen Besiedlung alpiner Standorte sein.

Der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit lag in der Aufklärung der Bestäubungssyndrome und Reproduktionssysteme der ausgewählten Arten. Dabei wurden die Arten hinsichtlich ihrer Anpassung an die jeweilige Höhenstufe verglichen. Innerhalb der einzelnen Arten wurden die Populationen entlang des Höhengradienten verglichen. Die ausgewählten Arten besitzen optische Ähnlichkeit bezüglich ihrer Capitula, welche mit zentralen, gelben Röhrenblüten und randständigen, weißen Zungenblüten ausgestattet sind.



Vor allem wurde der Frage nachgegangen, in welchem Ausmaß die Unterschiede zur erfolgreichen Reproduktion dieser Arten von den Standorten mit deren jeweiligen klimatischen Bedingungen entsprechend ihrer Höhestufen abhängen.

In dieser Studie sollte einerseits die Frage beantwortet werden, warum es einigen Arten möglich ist, Lebensräume mit unterschiedlichsten Bedingungen gleichermaßen erfolgreich zu besiedeln und warum die Ausbreitungsfähigkeit anderer Arten dagegen limitiert ist. Von zentraler Bedeutung war dabei, wie sich Merkmale und Muster der Blüten und Capitula entlang des betrachteten Höhengradienten verändern.

Ein weiteres Anliegen war es, die Blühphänologie näher zu betrachten. Diese ist im Tief- und Hochland aus klimatischen Gründen zeitversetzt. Es existieren verschiedene Erklärungsansätze für eine verlängerte Blühphase alpiner Arten: ARROYO et al. (1981) führten eine verlängerte Blühphase in hochalpinen Lagen auf eine verlangsamte Blütenentwicklung zurück, PRIMACK (1985) schloss auf eine generell längere Lebensdauer von Blüten bei niedrigen Temperaturen und BINGHAM (1998) betrachtete die verlängerte Anthese als Adaptation an verringerte Besucherfrequenzen an den Blüten alpiner Standorte. Neben Untersuchungen zur Phänologie wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit auch auf die Blüten- und Pflanzenmorphometrie der gewählten Arten näher eingegangen.

Blüten und Infloreszenzen repräsentieren olfaktorische und visuelle Signalstrukturen, durch welche Blütenbesucher aus unterschiedlichen Distanzen angelockt werden (DINKEL & LUNAU 2001). Das Vermögen einer Pflanze die Besucherfrequenzen der Insekten zu erhöhen, unterliegt einer strengen Selektion (CONNER & RUSH (1996). Blütenfarben tragen erheblich dazu bei. So können beispielsweise UV-Male den Blüteneingang markieren und so dem Besucher den Weg weisen. Nach KEVAN (1983) findet bei bestimmten Besuchergruppen eine spezifische Reaktion auf die jeweiligen Blütenfarben statt. Aus diesem Grunde wurden Blütenfarben und deren Attraktivität auf Bestäuber in dieser Studie näher untersucht, wobei auch die Blütegeometrie und Musterbildungen berücksichtigt wurden.

Olfaktorische Merkmale können dem Bestäuber hilfreich zur Erkennung und Lokalisation von Blüten einer bestimmter Art sein. Dadurch ist eine Assoziation zum jeweiligen Duft erlernbar, wodurch letztlich die Effizienz der intraspezifischen Pollenübertragung gesteigert werden kann (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Dementsprechend wurde auch in dieser Arbeit untersucht, ob und in welchen Bereichen die Blüten Duft absondern.

Während der Duft vor allem als Orientierungsmittel für Bestäuber eine Rolle spielt, dient das Nektarangebot der Blüten als Nahrungsmittel, um als Energielieferant das Überleben der Insekten zu sichern. Dabei spielen Qualität und Quantität des Nektars eine bedeutende Rolle und lassen Rückschlüsse auf die Besuchergruppen und damit potentiell in Frage kommende Bestäuber zu (BAKER & BAKER 1983). Um auch hierüber Informationen zu erhalten, wurde in dieser Arbeit die qualitative Nektarzusammensetzung untersucht.

Um bei bestäubungsökologischen Experimenten zu stichhaltigen Aussagen zu kommen, ist es ebenso von Bedeutung die Pollenvitalität zu ermitteln, um die Ergebnisse der durchgeführten Experimente richtig zu interpretieren (MAYER 1997). Die entsprechenden Untersuchungen wurden auch in der vorliegenden Arbeit durchgeführt.

Die Anzahl an Pollenkörnern, die eine Blüte produziert, lässt im Verhältnis ihrer Ovulazahl darauf schließen, welches Bestäubungssyndrom vorliegt (CRUDEN 1977). Entomophile oder autogame Pflanzen können sich im Vergleich zu anemophilen Arten mit einer geringeren Pollenkornmenge reproduzieren, da auf dem deutlich kürzeren Weg bis zu den Zielorten geringere Pollenmengen verloren gehen. Zudem ist bei entomophilen Arten die Wahrscheinlichkeit eine bestäubungsfähige Blüte zu erreichen nicht vom Zufall bestimmt, wie bei anemophilen Arten, sondern durch das Verhalten der Bestäuber deutlich erhöht.

Hierbei spielt die Pollenkorngröße eine Rolle, denn je kleiner die Pollenkörner sind, desto mehr ist der Transfer auch durch kleine Insekten gesichert. Dies erschien ebenso ein wichtiges zu verifizierende Merkmal zu sein.

Mit der Untersuchung von Phänologie, Morphologiemerkmalen und Attraktantien war es möglich ein Profil hinsichtlich der Reproduktionsbiologie der Blüten und ihrer Reproduktionssysteme anzufertigen. Einem vertieften Einblick in die Fortpflanzungsmechanismen dienten die durchgeführten Bestäubungsexperimente. Um zudem zu demonstrieren, dass ein Blütenattribut tatsächlich die Unterschiede in der Bestäuberrate verursachen kann, war eine experimentelle Manipulation notwendig. Denn eine Differenz ist nur dann zu beobachten, wenn die Attraktanz wirklich von Interesse war (CONNER & RUSH 1996).

Pflanzen stehen drei fundamental unterschiedlichen Modi in der Reproduktion zur Verfügung: Selbstbestäubung, Fremdbestäubung und Asexualität (RICHARDS 2003). Asexuelle Fortpflanzung wurde bisher weitgehend ignoriert (RICHARDS 2003), obwohl dieser Fortpflanzungsmodus innerhalb der Asteraceae (wie auch bei den Poaceae und Rosaceae) häufig verwirklicht ist (ASKER & JERLING 1992). Im Rahmen dieser Arbeit war es möglich, auch auf diese Thematik näher einzugehen.

Für xenogame und geitonogame Arten können Blütenbesucher essentiell sein. Die Erhebung der Besuchskriterien, -frequenzen und -gewohnheiten der verschiedenen Besuchergruppen ermöglichte Rückschlüsse auf deren Stellung als potentielle Bestäuber anzuführen. Dabei muss stets bedacht werden, dass die rein deskriptive Herangehensweise niemals die Ursachen selbst demonstrieren kann (WASER 1983). Stets besteht die Möglichkeit, dass andere nicht ermittelte Merkmale vorliegen und diese Unterschiede verursachen (WASER 1983). Aus diesem Grund sind auch experimentelle Ansätze notwendig, die ebenfalls im Rahmen dieser Arbeit angewandt wurden.

Die Ergebnisse dieser Arbeit sollen wichtige Grundlagen zum besseren Verständnis der Ausbreitungsmechanismen einiger Vertreter der Asteroideae liefern. Des Weiteren soll aus den Ergebnissen abgeleitet werden, in welchem Ausmaß die Arten und deren bestäubungs- und blütenbiologische Merkmale von ihrem jeweiligen Standort abhängen. Stets soll dabei der Vergleich der Populationen entlang der Höhenstufen „collin“, „subalpin“ und „alpin“ angestellt werden.

## 2. MATERIAL

### 2.1 Standortbeschreibung

Die Freilanduntersuchungen an den ausgewählten Arten fanden ausschließlich an ihrem natürlichen Standorten statt. Diese befanden sich in drei Hauptgebieten (Raum Ulm, Immenstadt und Oberstdorf) in Süddeutschland, welche auf unterschiedlichen Höhenstufen (collin-montan, hochmontan-subalpin, subalpin-alpin) lokalisiert sind (Abb. 1). Zur Vereinfachung werden fortan die subsumierten Begriffe collin, subalpin und alpin verwendet.



Kartenauschnitt: ENCARTA WELTATLAS 2001, © MICROSOFT, Washington, USA

Abb. 1: Lageplan der Standorte der untersuchten Populationen.

## 2. 1. 1 Botanischer Garten, Ulm

Der Anfang der 80er Jahre entstandene Botanische Garten Ulm (Landkreis Alb-Donau-Kreis, Baden-Württemberg) befindet sich in unmittelbarer Nähe der Universität Ulm. Auf einem Teil der Pflanzflächen wurde tonhaltiger Rohboden aus Oberer Meeresmolasse als Aushub der Baugrube für die Universitätsklinik (Baustufe C) aufgeschüttet. Die so entstandene verdichtete Schicht wurde anschließend mit ca. 20 cm humosen Oberboden überdeckt. Bodentypologisch ähnelt dieser Rohboden einem Auenboden. Nach Abschluss der Aufschüttung wurde mittels einer Saatmischung ein Glatthafer-Goldhafer-Bestand angesät. Dieser entwickelte sich in zwei Richtungen: Zum einen bildete sich unter dem Einfluss von lokaler Staufeuchte eine Fettwiese heraus, während sich auf trockeneren Arealen ein lückiger Goldhaferbestand entwickelte. Nach OBERDORFER (1983) und ELLENBERG (1996) nähert sich der Bestand heute einer Geranio-Trisetum-Gesellschaft (Verband: Polygono Trisetion). Teilweise trägt das Gebiet eine hochmontane Ausbildung eines Arrhenatheretums (Glatthaferwiese, Verband: Arrhenatherion elatioris). Über die Jahre hat sich der Wiesenschwingel (*Festuca pratensis*) als An-Saatzeiger für nährstoffreiche Standorte gehalten. Die Aufnahmefläche des Standortes Botanischer Garten hatte eine Gesamtgröße von 1,7 ha, war lichtoffen mit lediglich geringem Gehölzanteil bestückt (Abb. 2). Im Schattenbereich war dabei ein verstärktes Auftreten von Bryophyten zu verzeichnen.

Die Populationen *Bellis perennis* (BpU) und *Chrysanthemum leucanthemum* (CIU) wurden auf dem beschriebenen Standort auf 561 m ü NN untersucht (Abb. 2), jedoch war das Vorkommen beider Populationen von unterschiedlicher Ausprägung: *C. leucanthemum* war beinahe auf der gesamten Fläche in großer Zahl vertreten. Dieser Wiesenbereich wurde zweimal pro Sommersaison gemäht und der Schnitt abgefahren. Die Population CIU wurde jedoch nicht auf der Gesamtfläche untersucht, sondern auf einem 300 m<sup>2</sup> großen, teilweise abgegrenzten Bereich, welcher während der Untersuchungsdauer vom Rasenschnitt ausgespart blieb. *Bellis perennis* kam vor allem auf einem 740 m<sup>2</sup> großen, nährstoffreichen Bereich des Gebietes vor, welches regelmäßig gemulcht wurde. Dieses Areal besaß mehr Gehölze, überlappte mit der Aufnahmefläche CIU und reichte bis zum angrenzenden Arboretum. Zusätzlich war eine große Stetigkeit auf einem 700 m<sup>2</sup> großen „Grasweg“ zu beobachten, welcher durch den Gartenfahrzeugverkehr entstanden war. Die untersuchte Teilfläche der Population BpU hatte eine Größe von 180 m<sup>2</sup> und blieb durch Umzäunung von der Mulchung ausgespart. Die Koordinaten beider Untersuchungsflächen betragen N 48°25'15" / E 009°57'51", sie hatten eine gleichmäßige Hangneigung von 11°, eine Exposition nach Süd-Ost und die Zugehörigkeit zur collin-montanen Stufe.



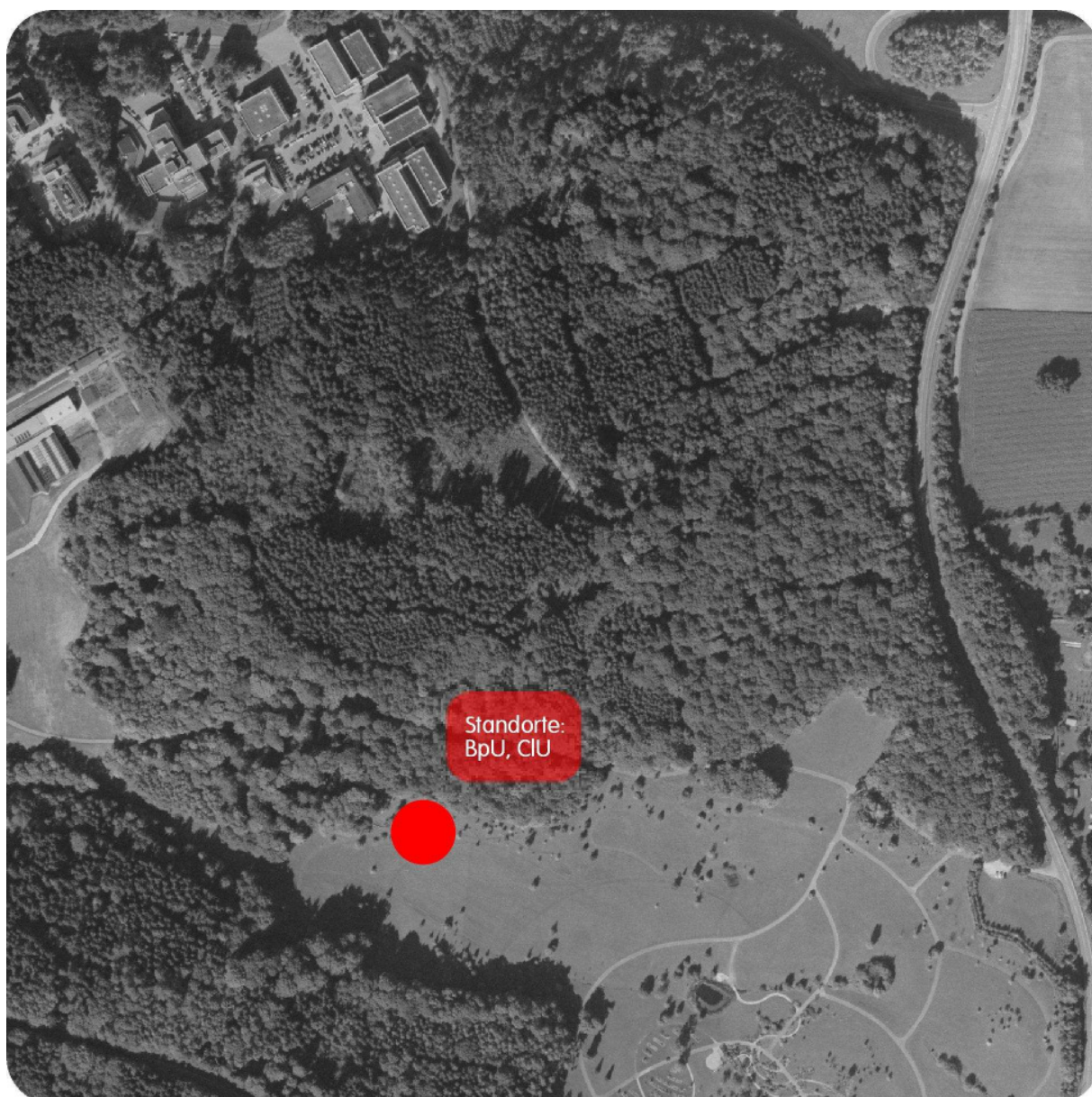


Abb. 2: Orthofoto der collinen Standorte von *Bellis perennis*, Ulm (BpU) und *Chrysanthemum leucanthemum*, Ulm (CIU), Botanischer Garten, Ulm.

## 2. 1. 2 Steinbruch, Blaustein

Das Untersuchungsgebiet von *Erigeron annuus* (EaB) befand sich im Stadtumland von Ulm, in der Gemeinde Blaustein (Landkreis Alb-Donau-Kreis, Baden-Württemberg) in einem heute aufgelassenen Kalksteinbruch auf 531 m ü NN (Abb. 3). Es handelte sich um einen nach Nord-West exponierten Ruderalstandort mit einer Hangneigung von 14° auf stark kalkhaltigem und basischem Untergrund. Aufgrund der Standortcharakteristik

sowie dem Vorkommen von Kennarten dürfte es sich nach Anlehnung an SEYBOLD & MÜLLER (1972) um eine Dauco-Melilotion-Gesellschaft gehandelt haben. OBERDORFER (1983) spricht hier eher von einer Neophytengesellschaft im Bereich der Klasse Artemisietea vulgaris, in welcher Arten wie *Daucus carota* und *Picris hieracioides* neben der hohen Stetigkeit von *Erigeron annuus* vertreten sind. Der Standort lag neben einem Sprengbereich, welcher während der Aufnahmen noch in Betrieb war. Der Standort selber wurde einige Jahre zuvor als Abfuhrweg verwendet. Im Beobachtungszeitraum wurde dieser nicht befahren, und es stellten sich heterogene Bestände ein, die nicht sehr gleichförmig ausgebildet waren. Die Population von *E. annuus* (EaB) war auf einer Gesamtfläche von 5000 m<sup>2</sup> mit Nord-Westlicher Hangneigung von 14° vertreten. Die genaue Lokalisation betrug N 48°25'31" / E 009°55'26" und gehörte der collin-montanen Stufe an.



Grundlage: Digitale Orthophotos 2002, © Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, Stuttgart, BRD ([www.lv-bw.de](http://www.lv-bw.de))

Abb. 3: Orthofoto des collinen Standorts von *Erigeron annuus* (EaB), Steinbruch, Blaustein.

### 2. 1. 3 Acker, Herrlingen

Die Population von *Matricaria inodora* (MiH) wurde auf einem bewirtschafteten Acker in unmittelbarer Nähe des Schlosses Oberherrlingen (Herrlingen, Gemeinde Blaustein, Landkreis Alb-Donau-Kreis, Baden-Württemberg) auf 615 m ü NN (collin-submontan) untersucht (Abb. 4). Es handelte sich um einen Winterfrucht-Acker, welcher im ersten Versuchsjahr (2001) die Ölfrucht Winterraps (Sorte: Ceres, 00-Raps) trug, während im zweiten Versuchsjahr (2002) die Halmfrucht Winterweizen (Sorte: Bandit) angebaut war. Dabei wurde der Raps im August des Vorjahres ausgesät, während der Weizen im Oktober des Vorjahres gesät wurde. Jeweils kurz nach der Saat fand Unkrautbekämpfung statt, welche im darauf folgenden Frühjahr wiederholt wurde. Zudem fand beim Raps im folgenden Sommer eine Behandlung mit Insektiziden (z.B. gegen Rapsglanzkäfer), beim Weizen mit Fungiziden (z.B. gegen Mehltau) statt. Die Bodenbeschaffenheit des insgesamt 25 ha großen Standortes bestand aus schwerem Lehm bis teilweise tonigem Lehm. Es handelte sich um einen ackerbaulich umformten Boden, der vor allem im Bereich der 100 m<sup>2</sup> großen Versuchsfläche aus Jura-Alblehm-Verwitterungsboden bestand. Die leichten Bodenverdichtungen des Standortes begünstigen das zahlreiche Auftreten von Kamillen. Die hier typische Segetalvegetation dürfte nach OBERDORFER (1983) eine Windhalmgesellschaft der Assoziation *Achemillo arvensis-Matricarietum chamomillae* nahe stehend sein. Im ersten Jahr war *Matricaria inodora* häufiger als im zweiten Untersuchungsjahr vertreten. Die Fundortkoordinaten der Aufnahmefläche betragen N 48°25'48" / E 009°53'4". Sie hatte eine leichte Hangneigung von 7° nach Ost, war nahe eines Mischwaldes gelegen, jedoch an einem völlig lichtoffenen Standort.





Grundlage: Digitale Orthophotos 2002, © Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, Stuttgart, BRD (www.lvr-bw.de)

**Abb. 4: Orthofoto des collinen Standorts von *Matricaria inodora* (MiH), Acker, Herrlingen.**



## 2. 1. 4 Standorte Immenstadt

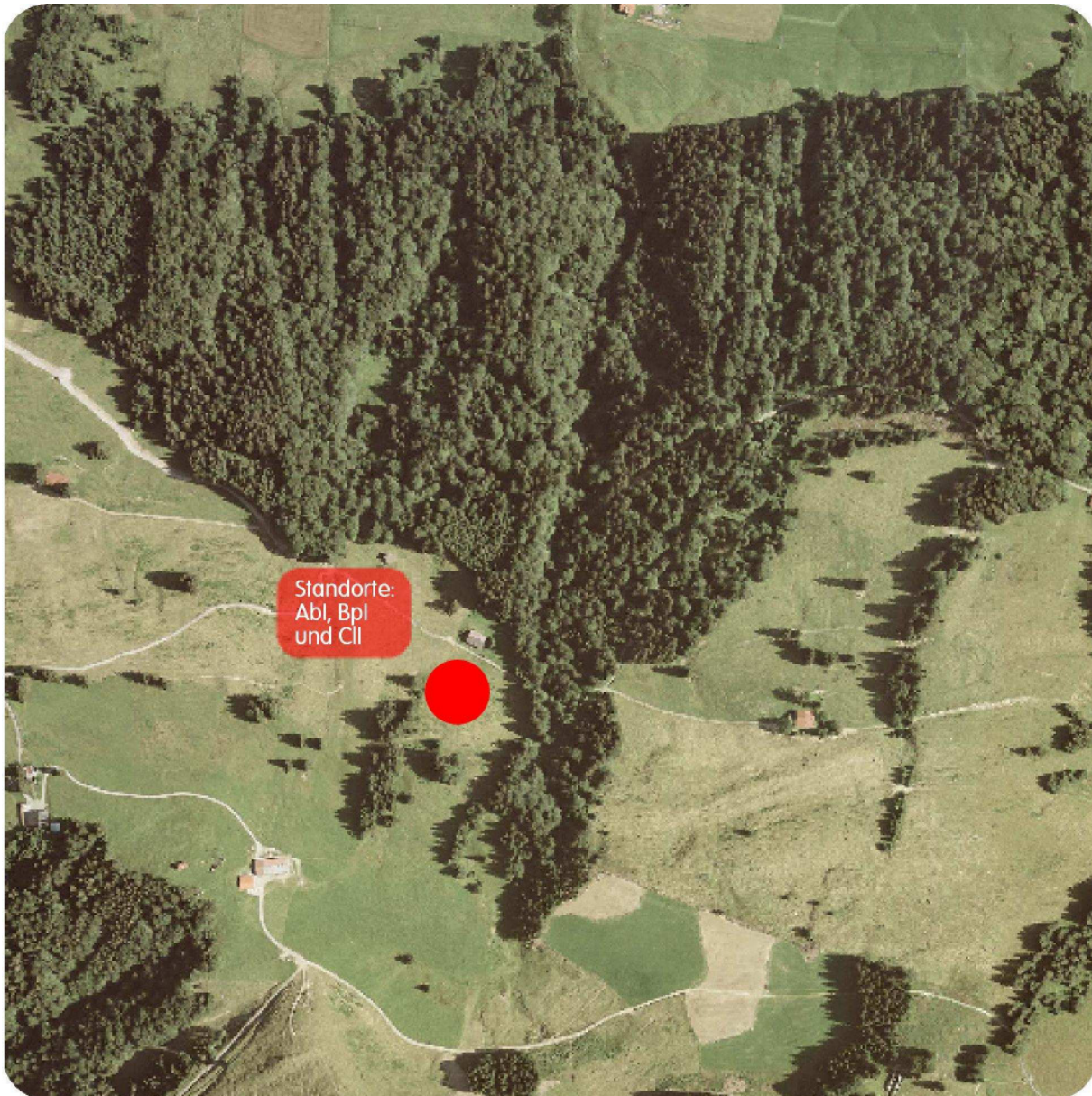
Die hochmontanen-subalpinen Untersuchungsflächen in der Nähe von Immenstadt befanden sich im Nagelfluhgebirge im südwestlichen Allgäuer Voralpenland. Die Allgäuer Voralpen werden hier durch Molassegestein gebildet, welches aus tertiären Mergeln, Sandsteinen und Konglomeraten entstand (BITTEROLF 2000). So sind heute Untere Süßwassermolasse und Untere Meeresmolasse als Folge der Auffaltung und Schichtung noch vorhanden und sogar Altmoränen (Würmeiszeit) bedecken noch einen Großteil des Gebietes bis ca. 1120 m ü NN (VOLLMAYR 1958). Durch das feuchte Klima im Bereich des Voralpenlandes verwittert das Gestein in hohem Maße. Dadurch entstehen lehmige Braun- und Parabraunerden, Pseudo- und Hangleye und insgesamt handelt es sich um einen oberflächlich kalkarmen und sauren Boden (BITTEROLF 2000).

Das Aufnahmegebiet Thaler Höhe lag oberhalb von Thalkirchdorf, etwa 11 km östlich von Immenstadt (Kreis Oberallgäu, Bayern). Alle hier ausgewählten Standorte lagen im Nordhang des Ski- und Wandergebietes Hündle und hatten eine Exposition nach Nord-Ost. Auf der Thaler Höhe findet sich vorherrschend ein Verwitterungsmaterial der Mergel-Sandstein-Molasse und häufig lehmige Überlagerungen der Nacheiszeit.

### 2. 1. 4. 1 Thaler Höhe, Immenstadt

Die Aufnahmefläche von *Aster bellidiastrum* (AbI) lag auf 1009 m ü NN und hatte eine Gesamtgröße von 300 m<sup>2</sup> (Abb. 5). Der untersuchte Bestand wuchs in einer Kalkquellflur. Nach OBERDORFER (1977) und in Anlehnung an BITTEROLF (2000) kann man den Bestand zu einer Simsenliliengesellschaft rechnen (*Tofieldietalia*) und einem Davallseggen-Quellmoor zuordnen. Die gemessene Hangneigung betrug 18° und die Fläche besaß die Ortskoordinaten N 47°32'41" / E 010°03'33".

Die Populationen *Bellis perennis* (Bpl) und *Chrysanthemum leucanthemum* (ClI) wurden auf einem unmittelbar angrenzenden Areal untersucht (Abb. 5). Durch die Beweidung mit Rindern wird diese Fläche mehrere Wochen pro Jahr abgeweidet. Hier kommt es zu beträchtlichen Trittschäden, die stellenweise auch die Grasnarben schädigen. Das angrenzende Quellmoor bleibt dabei vom Vieh völlig unberührt. Während der Versuchsperiode wurde das Areal Bpl/ClI jedoch abgesteckt, um das im Gebiet weidende Vieh auszugrenzen. Das Untersuchungsgebiet lag mit 1006 m ü NN fast auf der gleichen Höhe wie das Quellmoor, hatte jedoch eine Größe von 2500 m<sup>2</sup> und gehörte einer anderen Vegetationsgesellschaft an. So konnten die Glatthaferbestände den Fettweiden (*Festuco-Cynosuretum*) zugeordnet werden (OBERDORFER 1983). Die Flächenkoordinaten betragen N 47°32'41" / E 010°03'32" mit einer 18° Hangneigung.



Grundlage: Digitale Orthophotos 2005, © Bayerisches Landesvermessungsamt, München, BRD (www.geodaten.bayern.de)

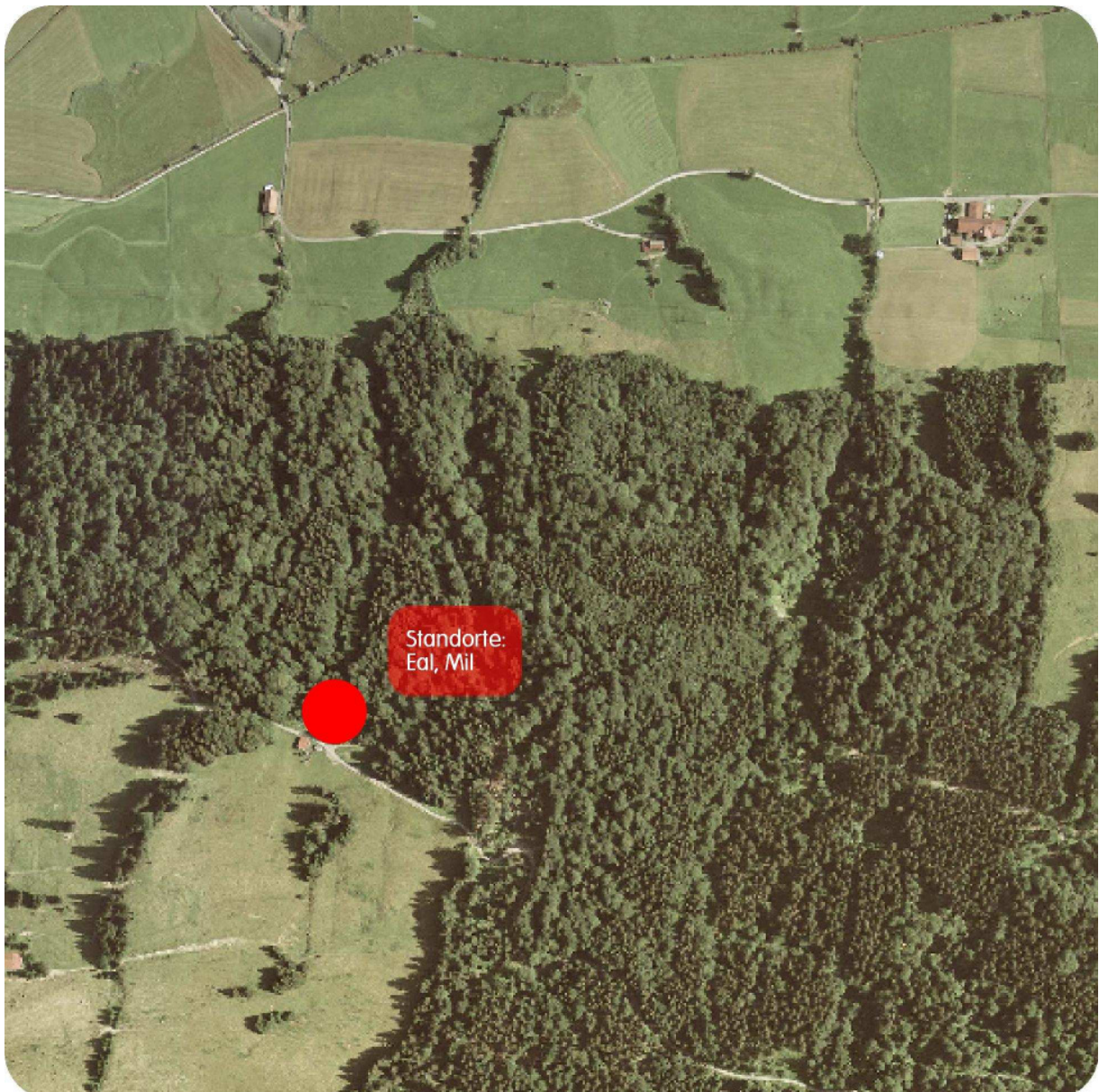
Abb. 5: Orthofoto der subalpinen Standorte von *Aster bellidiastrum* (Abl), *Bellis perennis* (Bpl) und *Chrysanthemum leucanthemum* (Cll), Thaler Höhe, Immenstadt.

#### 2. 1. 4. 2 Lift, Immenstadt

Die Aufnahmeflächen der submontanen Populationen *Erigeron annuus* (Eal) und *Matricaria inodora* (Mil) lagen auf einer Höhe von 941 m ü NN nahe eines Wanderweges am Hochsiedellift auf einer teilweise stillgelegten Strecke (Abb. 6). Die Flächen grenzten direkt an einen Berg-Buchen-Tannenwald und die untersuchten Pflanzen waren teilweise direkt auf der stillgelegten Strecke, in welcher beim Wegebau Flußsedimente (Wandkies) in die



Deck- und Trageschicht eingebaut wurden. Die Vegetationsgesellschaft sollte aufgrund der dominanten Stetigkeit von *Erigeron annuus* sowie des gestörten Ruderalstandortes als eine Neophytengesellschaft im Bereich der Klasse Artemisietea vulgaris (*Erigeron annuus*-Gesellschaft) angesehen werden (OBERDORFER 1983). *Matricaria inodora* war ebenfalls in verhältnismäßig großer Zahl vertreten, jedoch sehr heterogen verteilt und mit relativ wenig Einzelindividuen, dafür jedoch teilweise hoher Rametzahl vertreten. Die Ortskoordinaten der 250 m<sup>2</sup> großen Fläche betragen N 47°32'47" / E 010°04'5", während die Neigung 9° maß und eine nordöstliche, teilweise schattige Exposition besaß.



Grundlage: Digitale Orthophotos 2005, © Bayerisches Landesvermessungsamt, München, BRD (www.geodaten.bayern.de)

Abb. 6: Orthofoto der subalpinen Standorte von *Erigeron annuus* (Eal) und *Matricaria inodora* (Mil), Lift, Immenstadt.

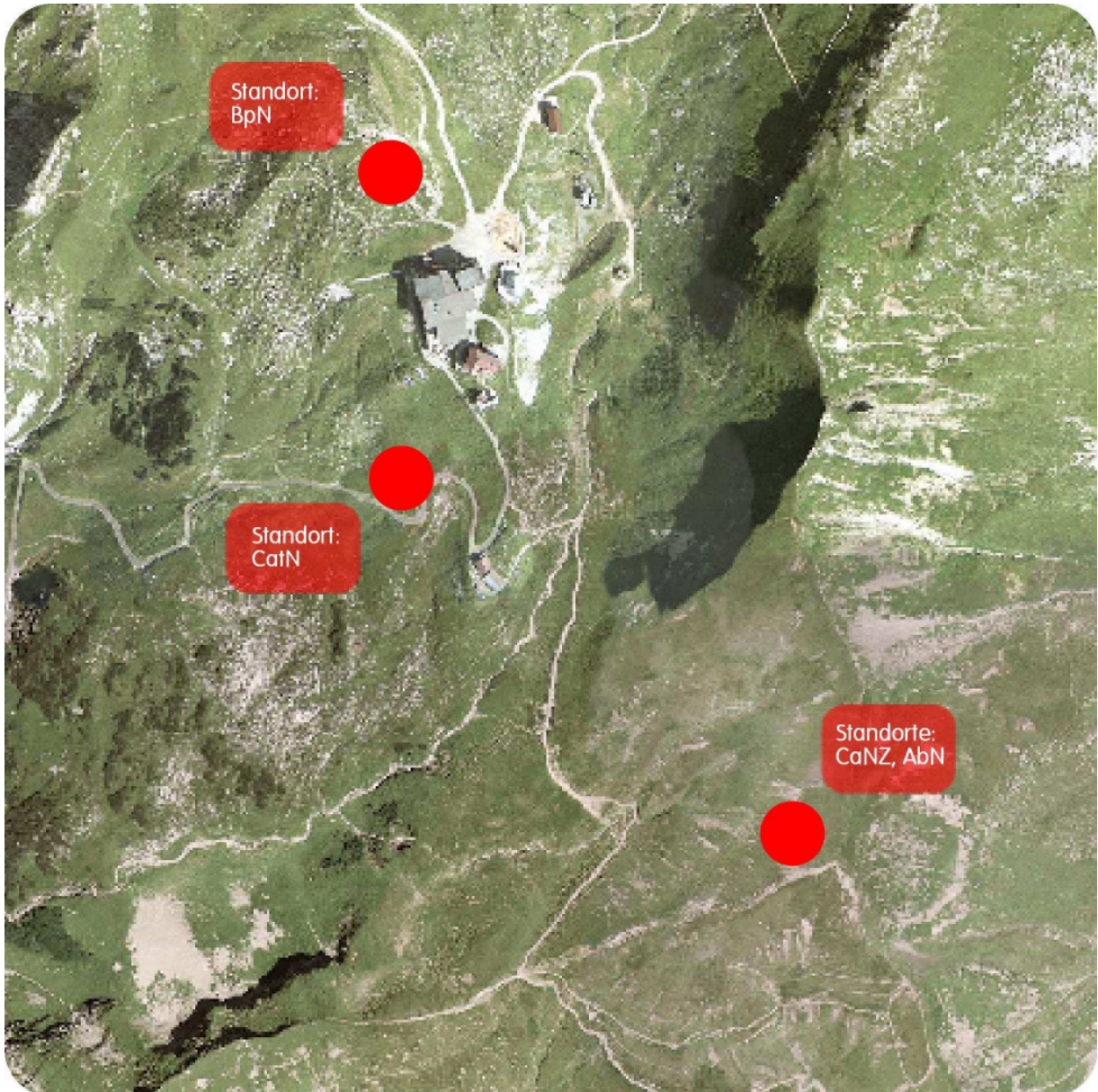
## 2. 1. 5 Standorte Nebelhorn

Die subalpin-alpinen Standorte lagen in den Allgäuer Alpen in der Nähe von Oberstdorf (Kreis Oberallgäu, Bayern), dem südlichsten Ort Deutschlands, welcher in den nördlichen Ostalpen liegt. Es handelt sich um ein kalkalpines, flyschdominantes Gebiet. Verwitterungsmaterialien von Schiefer- und Ton-Mergeln und nacheiszeitlichen Ablagerungen (Helvetikum und Molasse) herrschen vor. Die Untersuchungen fanden im Naturschutzgebiet auf dem Nebelhorn statt, dessen Gipfel mit 2224 m ü NN bereits Anklänge an der hochalpinen Stufe zeigt.

### 2. 1. 5.1 Zeiger, Nebelhorn

Die Aufnahmeflächen von *Aster bellidiastrum* (AbN) und *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) waren östlich des Zeigersattels auf dem Zeiger lokalisiert (Abb. 7). Dieser besteht teilweise aus Verwitterungsmaterialien der Allgäuer Schichten in Abfolge mit tonhaltigem Fleckenmergel und Böden deren Ausgangsmaterialien Kalk- und Dolomitformationen darstellen. Der schwere Ton ist stark erosionsgefährdet. Durch die Beweidung und die daraus resultierenden Trittschäden kommt es zur Blaikenbildung. Da der Zeiger nicht innerhalb des Wintersportgebietes des Nebelhorns liegt, ist das Gebiet jedoch frei von pistenschädigenden Faktoren. Es handelte sich um ein 2300 m<sup>2</sup> großes Gebiet, auf welchem die jeweils acht Plots der beiden hier untersuchten Populationen verstreut ausgewählt wurden. *Aster bellidiastrum* wurde auf 1978 m ü NN bei N 47°24'40" / E 010°21'2" und *Chrysanthemum alpinum* etwas höher auf 2001 m ü NN bei N 47°24'36" / E 010°21'2" untersucht. Es handelt sich um das windexponierteste Gebiet des Nebelhorns, da die Winde vom Tal direkt in dessen Schneise hineinwehen, zudem ist es ein nach Westen exponierter, offener Hang (Neigungswinkel 34°). Die oberflächliche Bodenbeschaffenheit sowie die Vegetation variierte von alpinem Rasen zu gedüngter Weide. So war die Population von *A. bellidiastrum* in einem Bereich vorzufinden, welcher quellige Elemente vorzuweisen hatte und durch einige Kennarten der Karbonat-Alpen-Windecken (ELLENBERG 1996) zuzuordnen ist. Zudem kann eine Zuordnung für Alpine-Kalk-Magerassen (OBERDORFER 1977) vorgenommen werden. *Chrysanthemum alpinum* dagegen war auf trockeneren, artenärmeren Arealen und teilweise auf nacktem Oberboden vertreten. Aufgrund des Arteninventars und der sturmexponierten Lage des Standortes konnte die Tendenz einer Zuordnung zum Verband Nacktrietrasen (Elynetum) gefunden werden (ELLENBERG 1996). Alle Freilandversuche an diesem Standort wurden abgeschlossen, bevor das Vieh Zutritt hatte.





Grundlage: Digitale Orthophotos 2005, © Bayerisches Landesvermessungsamt, München, BRD (www.geodaten.bayern.de)

Abb. 7: Orthofoto der alpinen Standorte von *Aster bellidiastrum* (AbN), *Bellis perennis* (BpN), *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *C. atratum* (CatN), Nebelhorn, Oberstdorf.

### 2. 1. 5. 2 Wegrand, Nebelhorn

Auf einer Höhe von 1895 m ü NN war die untersuchte Population von *Chrysanthemum atratum* (CatN) lokalisiert (Abb. 7). Die Aufnahmefläche lag direkt am Rande eines Wanderweges, welcher vom Tal über die Mittelstation (Seealpe) und die Bergstation (Höfatsblick) zum Nebelhorngipfel führt. Vor allem im oberen Drittel vor der

Bergstation waren mehrere, kleine und vereinzelt Populationen von *Chrysanthemum atratum* vorzufinden. Dieser Bereich setzt sich aus Verwitterungsmaterialien der kalkapinen Zone (aus dem Trias und Jura) zusammen. Dabei liegt der Plattenkalk auf jüngeren Allgäuschichten und Hauptdolomit. Die Population von CatN war klein und trat auf einer 15 m<sup>2</sup> großen Fläche auf. Die Vegetationsgesellschaft dürfte einem subalpinen Rostseggen-Bestand (*Caricetum ferrugineae*) zugeordnet werden (OBERDORFER 1977). Die genaue Lokalisation betrug N 47°24'45" / E 010°20'48" und die Fläche hatte eine Neigung von 25° nach Süd. Trotz der Lage direkt am Wanderweg konnten keine Individuenverluste beobachtet werden und während der Beweidung des Gebietes wurde die Fläche umzäunt, um einen Verlust durch Trittschäden oder Verbiss zu vermeiden.

### 2. 1. 5. 3 Lift, Nebelhorn

*Bellis perennis* wurde als einzige Art an drei Standorten auf drei unterschiedlichen Höhenstufen untersucht. 1965 m ü NN war die Nebelhorn-Höhengrenze, auf welcher *B. perennis* in einer teilweise dichten Population (BpN) auf einer Fläche von 250 m<sup>2</sup> vorgefunden werden konnte (Abb. 7). Die Aufnahmefläche war auf einem Pistenplateau mit einem Neigungswinkel von 15° nach Süd-Südost, direkt unter der Gondelstrecke zur Gipfelstation, bei N 47°24'55" / E 010°20'47" lokalisiert. Die Bodenbeschaffenheit sowie die Gesellschaftsform der Vegetation entsprach denen des Standortes von *Chrysanthemum atratum*. Auch hier wurde der Standort abgegrenzt, um ihn innerhalb des Untersuchungszeitraumes vor der Beweidung durch Vieh zu schützen.

## 2.2 Untersuchte Familie

Die folgende Beschreibung der Familie Asteraceae (Compositae) sowie der aufgeführten Unterfamilien und Tribus beruht weitgehend auf WAGENITZ (1979), HEß (1990) und BREMER (1994).

Nach KADEREIT (2002) lassen sich die untersuchten Arten folgender Taxonomie zuordnen:

Regnum: Eucarya  
 Subregnum: Chlorobionta  
 Phylum: Streptophyta  
 Subphylum: Spermatophytina  
 Classis: Magnoliopsida  
 Subclassis: Rosidae  
 Ordo: Asterales  
 Familia: Asteraceae  
 Subfamilia: Asteroideae  
 Tribus: Astereae  
 Subtribus: Asterinae  
 Genus: *Aster*, *Bellis*, *Erigeron*  
 Tribus: Anthemideae  
 Subtribus: Chrysantheminae  
 Genus: *Chrysanthemum*  
 Subtribus: Matricariinae  
 Genus: *Matricaria*

Die Familie Asteraceae umfasst ausdauernde, zwei- oder einjährige krautige bis holzige Pflanzen von teilweise sehr unterschiedlichem Habitus. Die Laubblätter können wechsel- oder gegenständig sein, vereinzelt kommen sie in einer grundständigen Rosette vor. Die Blätter besitzen keine Stipel und sind meist ungeteilt oder fiederschnittig geteilt. Die Einzelblüten sind dicht aneinander in Blütenköpfchen (Capitulae) aggregiert. Sie sind umgeben von einem Hüllkelch (Involucrum), welcher aus einer bis mehreren Reihen von Involukralblättern besteht, die deutlich von den oberen Hochblättern abgesetzt sind. Alle Blüten eines Capitulum sind entweder identisch oder in jeweils andersartige zentrale und periphere Blüten aufgeteilt. Dieser Blütenstand wird als Pseudanthium bezeichnet, da offensichtlich eine Einzelblume vorgetäuscht ist. Terminologisch besitzen die Compositen nach TROLL (1964) polytele Synfloreszenzen. So lassen sich die Capitula als extrem gestauchte, offene Trauben auffassen, die keine Endblüte besitzen, dabei ist der flache bis kegelförmige Köpfchenboden ein abgewandeltes Sprossachsenende. Er kann dabei völlig kahl, behaart, mit Borsten oder Spreublättern ausgestattet sein

Die Blütenformel der Asteraceae lautet:  $\ast$  bis  $\downarrow K5 [C(5) A(\bar{5})] G(2)$

Die Einzelblüten der Asteraceae sind radiärsymmetrisch oder zygomorph. Die ursprünglichen fünf Kelchblätter fehlen oder sind zu schuppenartigen Blättchen oder haarartigen Gebilden (Pappus) entwickelt. Ist ein Pappus vorhanden, so sitzt dieser an der reifen Frucht fest. Die fünfzipfeligen Kronblätter sind verwachsen und können bei den Zungenblüten einseitig vergrößert sein. Die Zungenblüten besitzen 3 bis 5 Zähne an ihrer Spitze, sind zygomorph und besitzen 4-6 parallele Nerven.

BREMER (1994) unterscheidet zwischen fünf Grundtypen: Bilabialblüten, Pseudobilabialblüten, echten Strahlblüten, 4-zähligen Strahlblüten und Zungenblüten. Präziserweise sollte der Begriff Zungenblüte ausschließlich dem Blütentyp der Lactuceae vorbehalten sein, jedoch wird diese Bezeichnung in der Literatur allgemein für alle zygomorphen Randblüten der Asteraceae verwendet. Die meistens mit weiblichen Organen ausgestatteten Zungeblüten können fertil oder steril sein, teilweise treten sie auch geschlechtslos als Neutren auf. Die zentral lokalisierten Röhrenblüten sind aktinomorph, 5-zipfelig und mit Kommissuralnerven ausgestattet. Es handelt sich hier um Zwitterblüten, welche sich jedoch teilweise scheinzwittrig und damit funktionell rein männlich zeigen, wenn sie aufgrund eines verkümmerten Ovars weiblich-steril sind. Die Corollaform der Röhrenblüte ist entweder deutlich in Röhre und Stiel unterteilt oder einteilig trichterförmig. Röhrenblüten besitzen stets fünf Staubblätter, deren Staubbeutel an den Längsseiten zu einer den Griffel umschließenden Antherenröhre verwachsen sind. Sie öffnen sich nach innen und geben die Pollenkörner auf die Fegehaare des Griffels ab und präsentieren auf diese Weise den Pollen sekundär. Die Filamente der Antheren sind mit einem Antherenkragen ausgestattet, welcher direkt unter der Anthere lokalisiert ist. Für die Klassifizierung der Unterfamilien haben die Eigenschaften der Stamina eine große Rolle gespielt und so werden diese in calcarate (gespornt) und ecalcarate sowie caudate (geschwänzt) und ecaudate eingeteilt (BREMER 1994). Die Theke der gespornten Staubblätter ist am Ansatzpunkt des Filaments verlängert, während die caudaten, schwanzförmigen Staubblätter Zellanhäufungen unter den Theken aufweisen. Zudem besitzen die Antheren der Compositen sterile apikale Anhängsel. Der unterständige coenokarpe Fruchtknoten ist aus zwei Fruchtblättern aufgebaut, wovon jedoch nur eines fertil ist. Er beinhaltet eine einzige basale, anatrophe Samenanlage, in welcher die Mikropyle nach unten gerichtet ist. Der Griffel (Stylus) der Asteraceenblüten ist weitgehend zweilappig, wobei die Stigmapapillen auf die Innenseite der Griffeläste oder auf randliche Griffelstreifen beschränkt sind. Die Griffeläste mancher Tribus sind mit sterilen Anhängseln ausgestattet. Einige Autoren beschreiben die Korrelation der Morphologie des Griffels mit dem Pollenpräsentationstyp (z.B. LEINS & ERBAR 1990). So schiebt ein dicker Stylus den Pollen nach oben, während dünnere und behaarte den Pollen in einem sehr variablen Mechanismus herausbürsten können. Dabei unterscheidet man zwischen vernonioid, carduoid, arctotoid, anthemoid und senecioid – je nach dem, wie die Fegehaare den Pollen transportieren (BREMER 1994). Die einsamige Schließfrucht (Achäne) besitzt eine Testa adnate, bei der die Samenschale eng an das Perikarp gepresst wird. Im reifen Samenzustand ist kaum noch Endosperm vorzufinden. Außerdem ist das Vorhandensein von Zwillingshaaren an Achänen charakteristisch. Verbreitet ist auch die Erscheinung der Heterokarpie (ZOHARY 1950, LACK 1975), bei welcher für gewöhnlich die randständigen Achänen unterschiedlich gestaltet sind. Anstelle des Blütenkelches besitzen Compositenblüten häufig einen Pappus. Die Struktur ist sehr unterschiedlich und die gängigsten Typen dürften scabrid (schuppig), barbellat (borstig) und plumos (federartig) sein (BREMER 1994). Typischerweise erfolgt die Fruchtausbreitung bei Blüten mit Pappus durch Anemochorie (SHELDON & BURROWS 1973). Es kommen jedoch auch Zoochorie, Hydrochorie und Anthropochorie als Ausbreitungsformen vor.

Die Pollenkörner der Asteraceae sind zur Ausschüttungszeit dreikernig, tricolporat (dreiporig-furchig) und häufig echinat (bestacheln) und haben einen komplizierten Exinenaufbau mit zwei Stäbchenschichten (infra- und intrategillare Baculae). Dies ist der Basistyp, von welchem sich weitere Pollenkorn Typen der Familie ableiten lassen. Man unterscheidet die beiden Grundtypen caveat (ausgehöhlt) und ecaveat. Im für die Asteroideae typischen caveat Pollenkorn formen sich drei Hohlräume zwischen den drei Mündungen. Da die Pollenkornmorphologie sehr heterogen ist, dient sie bei der Abgrenzung und Gliederung von Tribus, Subtribus oder Gattungen (LEINS 1973).



Ökologisch betrachtet sind die Capitula der Asteraceae allotrope Insektenblumen. Sie bieten ihren Besuchern leicht zugänglichen Pollen und Nektar. Anemophilie ist eher die Ausnahme. Neben Zoophilie ist auch die lange Blütezeit charakteristisch, die nicht zuletzt durch die Aufeinanderfolge der Reihen von Einzelblüten, die akropetal aufblühen (KUGLER 1970), bedingt wird. Hierdurch wird sichergestellt, dass Bestäubung durch Pollenkörner anderer Individuen stattfindet, was die genetische Vielfalt der Nachkommenschaft in positiver Weise beeinflusst (BURTT 1961). Laut einiger Autoren tritt jedoch bei ausbleibendem Insektenbesuch bei entomophilen Asteraceen-Blüten häufig spontane Selbstbestäubung ein (MÜLLER 1873, KERNER 1891, KNUTH 1898, KUGLER 1970, CRUDEN 1977, WAGENITZ 1987).

Hinsichtlich der Cytotaxonomie ist bei den Asteraceae eine breite Streuung vorzufinden. So lässt sich nach FEDOROV (1969) die vermutliche Ausgangszahl der Chromosomen angeben: sie liegt bei  $x=9$  für die Tribus Astereae, Anthemideae, Lactuceae und bei  $x=10$  für die Senecioneae, Eupatorieae und einem Teil der Inuleae. Die Chromosomenzahlen anderer Tribus sind heterogen oder unbekannt. Bei ausdauernden Arten ist die Polyploidie verbreitet, dadurch werden für den diploiden Chromosomensatz ( $2n$ ) Werte bis über 100 erreicht. Die genetische Artabgrenzung wird zudem durch Allopolyploidie erschwert, die eng mit Bastardierung verbunden ist. Nach KNOBLOCH (1959) existieren 2100 beschriebene Bastarde der gesamten Familie. Neben anderen Evolutionsfaktoren hat hier sicherlich der Mensch durch Störung des natürlichen Pflanzengefüges und Einschleppung von Arten eine große Rolle gespielt.

Die wichtigsten Inhaltsstoffe der Asteraceae umfassen aus Fruchtzucker bestehende Reservestoffe wie polymere Kohlenhydrate (z.B. Inulin) und Terpenoide (z.B. Sesquiterpenlactone), die vor allem in den vegetativen Pflanzenteilen ausdauernder Arten vorzufinden sind.

Mit etwa 22000 Arten in 1300 Gattungen ist die kosmopolitisch verbreitete Familie der Asteraceen die artenreichste der Dicotyledonen. Während sie im tropischen Tiefland und in dichten Wäldern gemäßigter Breiten nur in geringer Zahl anzutreffen sind, scheinen die Asteraceae trockenere Standorte und sogar Halbwüstengebiete zu bevorzugen. Die Anzahl echter Wasserpflanzen ist dagegen auffallend gering.

Innerhalb der Asteraceae lassen sich 17 Tribus in drei Unterfamilien unterscheiden: Die erste Unterfamilie, die Barnadesioideae, kann als Schwestergruppe aller Asteraceae angesehen werden, sie wird nicht in verschiedene Tribus gegliedert und besitzt 92 Arten in neun Gattungen. Als einzige Unterfamilie der Asteraceae fehlt ihr die Chloroplasten-DNA-Inversion (JANSEN & PALMER 1987). Die meisten Vertreter der Barnadesioideae besitzen besondere Axillardornen, deren Homologie ungewiss ist. Der auffälligste Unterschied dürfte jedoch die lange Behaarung auf Corolla, Achäne und Pappus sein. Außerdem zeichnet sie sich durch einheitlich dorsiventrale, scheinbar zweilippige und meistens zygomorphe Blütenkronen aus. Eine echte bilabierte Corolla wird nur bei den Röhrenblüten einiger *Barnadesia*-spezies vorgefunden (BREMER 1994). Es handelt sich um eine reliktdäre Gruppe, die ausschließlich in den nördlichen Anden Südamerikas vorkommt.

Die kosmopolitische, zweite Unterfamilie Lactucoideae (Cichorioideae) ist in sechs Tribus aufgeteilt. Diese Gruppe zeichnet sich hauptsächlich durch die Abwesenheit einiger Charakteristika der Asteroideae aus. Ihre Blütenteile sind größer und ihre Blütenkronen sind tief gekerbt. Ihre zentralen Blüten sind meistens zungenförmig, echte (3-zählige) Zungenblüten sind jedoch rar. Die homogenen Capitula besitzen entweder ausschließlich Röhren- oder Zungenblüten. Sie sind hauptsächlich mit actinomorphen oder bilabierten Blüten oder 5-zähligen Zungenblüten ausgestattet. Rot, violett und blau sind dabei die üblichen Blütenfarben. Zudem wird vor allem bei den Lactuceae Latex in den Milchsaftröhren produziert. Die Mehrheit der Asteraceae wird durch die dritte Unterfamilie, die Asteroideae repräsentiert. Insgesamt ist sie in zehn Tribus, 57 Subtribus 1135 Gattungen und ca. 16200 Arten gegliedert, dabei gelten die

Tribus Astereae und Senecioneae als am weitesten und kosmopolitan verbreitet (BREMER 1994). Die Astereae unterteilen sich in drei Subtribus, 174 Gattungen und ca. 2800 Arten während sich die Anthemideae in 109 Gattungen und ca. 1740 Arten gliedern. Die Unterfamilie zeichnet sich vor allem durch folgende Merkmale aus: die Ausprägung echter Zungenblüten mit meistens vier Längsnerven, sanft gezähnten Blütenzipfel der Röhrenblüten und caveate Pollen. Außerdem sind die Narbenpapillen der Griffelastinnenseiten auf zwei randliche Streifen beschränkt. Häufig sind Harzgänge vorhanden, Milchsaftgewebe fehlt in dieser Unterfamilie, jedoch werden die Verbindungen Benzofuran und Benzopyran (PROKSCH & RODRIGUEZ 1983, PROKSCH 1985) sowie Polyacetylene synthetisiert. Die meisten Vertreter besitzen gelbe Blüten und apikal dreifach gefiederte Laubblätter. Die Involukralblätter sind in wenigen oder mehreren Reihen angeordnet. Bilabiate oder 5-zählige Zungenblüten kommen extrem selten vor, wobei in vielen Gattungen die Zungenblüten durch weibliche Röhrenblüten ersetzt sind. Diese heterogamen Capitula besitzen dann zentral männliche und peripher weibliche Röhrenblüten und man spricht von röhrenblütig *Aster*-artigen. Zum anderen kommen strahlenblütig *Aster*-artige vor, welche zentral mit hermaphroditen Röhrenblüten und randständig mit weiblichen Zungenblüten ausgestattet sind. Die Antheren der Asteroideae sind häufig ecalcarat und ecaudat und besitzen somit weder basal verlängerte Theken noch sterile Fortsätze, während die caudate Form eher selten vorkommt. Die Pollenkörner besitzen ringsherum gleichmäßige Bestachelung durch Spinae (echinater Pollentyp), während die Pollenkörner der Unterfamilie Lactucoideae die Spinae auf ein System von Leisten beschränkt hat (lophater Pollentyp). Jedoch fanden sich einige einheimische und zahlreiche nordamerikanische Arten beider Unterfamilien mit vergleichbaren echinaten Pollenkörnern (FEUER & TOMB 1977). Die Pollenkörner der Asteroideae sind in der Regel caveat. Die Achänenform ist variabel, manchmal länglich, abgeflacht, kahl oder flaumig bis zottig behaart oder gestaucht und beflügelt. Falls ein Pappus vorhanden ist, so ist dieser mit spitzen Borsten ausgestattet. Die Trennung der Narbe in zwei ventral lokalisierte randständige Streifen kommt nur innerhalb der Asteroideae vor und vorhandene Fegehaare sind häufig abgerundet und auf die oberen Griffeläste beschränkt.

Für die Tribus Astereae ist der asteroide Griffeltyp kennzeichnend, welcher kahle triangulate bis subulate, sterile Anhängsel besitzt (JONES 1976). Diese sind exakt an den Spitzen der Griffeläste lokalisiert und unterhalb befinden sich die Streifen von Narbenpapillen (BREMER 1994). Die adaxial Griffelbehaarung fehlt bei der Tribus Astereae. Ein einzigartiges Merkmal der Astereae ist das Überkreuzen der Griffeläste in der späten Anthese (JONES 1976). BAAGØE (1978) entdeckte einen eigenen Typ von Zungenblütenepidermis für die Astereae, welcher eine Verdickung der äußeren Zellwände aufzeigt. Die Pollenkörner dieser Tribus sind helianthoid (SKVARLA et al. 1977) und die Laubblätter sind stets ungeteilt. Ein weiteres Charakteristikum wird durch die Testa-Epidermis mit verdickten Innen- und Radialzellwänden dargestellt, während die Außenwände dünn bleiben (GRAU 1977). Die letzten drei Attribute sind zwar typisch, jedoch nicht allein der Tribus Astereae vorbehalten. Sesquiterpene Lactone und Pentaynene gehören zu den chemischen Hauptbestandteilen der Familie der Asteraceae (SEAMAN 1982), jedoch fehlen sie in der Tribus Astereae.

Vertreter der Tribus Anthemideae zeichnen sich häufig durch ihren aromatischen Duft aus, was aus der hohen Konzentration an Mono- und Sesquiterpenen resultiert (GREGER 1977). Sie besitzen trockenhäutig berandete Involukralblätter, welche häufig durchsichtig oder bräunlich sind, und bilden einen Pappus ohne Kapillarborsten aus. Ihre Blätter sind häufig wechselständige, gegliederte Blätter und große Blattflächen kommen nicht vor. Die kleinen und ecaudaten Antheren sind einheitlich, ihre Griffel gehören dem anthemoiden Typ an, welcher apikal verkürzt und pinselförmig behaart ist und an welchem das Narbengewebe stets auf zwei verschiedenen Linien verläuft. Die Früchte zeigen sich sehr variabel und

haben häufig myxogene Zellen. Kennzeichnend für die Tribus ist der schuppige Pappus, welcher aus einer Krone, einem Öhrchen oder separaten Schuppen aufgebaut ist.

## 2.3 Untersuchte Gattungen und Arten

Die Artenbeschreibungen erfolgen nach WAGENITZ (1979, 1987) und werden ergänzt durch Angaben von ENGLER (1897), KUGLER (1970), HEYWOOD (1975), TUTIN et al. (1989), HERB (1990), SCHMEIL & FITSCHEN (1993), BREMER (1994), BREMER & HUMPHRIES (1993), OBERDORFER (1994), AICHELE & SCHWEGLER (1995) und SEBALD et al. (1996).

### 2. 3. 1 *Aster bellidiastrum* (L.) SCOPOLI, Alpenmaßliebchen

*Aster bellidiastrum* ist eine von ca. 250 Arten der Gattung *Aster* (Tribus Astereae, Subtribus Asterinae). Sie ist ausdauernd, mit knotigem Wurzelstock und adventivbewurzelt. Die aufrechten, schaftartigen und mit vielzelligen, krausen Haaren ausgestatteten blattlosen Stängel besitzen ein apikal lokalisiertes Capitulum. Die ganzrandigen oder stumpf gezähnten Laubblätter stehen grundständig in nach oben gerichteten Rosetten. Sie sind oberhalb zerstreut behaart, während sie unterhalb, vor allem an der Nervatur dicht flaumig-kraushaarig sind. Die Blattform ist variabel und reicht von klein und rundlich bis größer und elliptisch. Gemeinsam ist ihnen jedoch die basale Verschmälerung in einen längeren Stiel. Die Involukralblätter von *A. bellidiastrum* sind zweireihig angeordnet, lanzettlich und lang. Deren Farbe ist hellgrün bis rötlich überlaufen, sie sind zerstreut behaart mit einem häutigen Rand ausgestattet. Der für die Art charakteristische Köpfchenboden ist kegelförmig und markig. Die Capitula von *A. bellidiastrum* sind aus zentralen, gelben, 5-zähligen und hermaphroditen Röhrenblüten sowie peripheren, einreihigen, weißen, weiblichen Zungenblüten zusammengesetzt. Während der Senescenz färben sich beide Blütentypen rötlich und die Zungenblüten rollen sich dabei zurück. Die sterilen Anhängsel der Griffeläste überragen den Narbenbereich. Die Pollenkörner gehören dem Typus *Aster* an. Ihre obovat bis länglich geformten zweinervigen Achänen sind zusammengedrückt, vor allem nach oben hin behaart sowie mit einem 2-3reihigen Haarkranz ausgestattet. Der für die Gattung *Aster* typische Pappus besteht aus einreihigen, gelblichweißen, feinen Borsten. Die Chromosomenzahl für *Aster bellidiastrum* lautet  $2n=18$ . Die je nach Höhenlage, während der Monate April bis September blühende Art ist in den Alpen sowie deren Vorland in subalpinen bis alpinen Bereichen angesiedelt. Sie kommt vor allem in Blaugrashalden, Quellfluren und an Waldrändern vor und bevorzugt kalkhaltige, basische, sickerfeuchte Böden kühl-humider Standorte. Als alpin-präalpine Art ist *A. bellidiastrum* vor allem in den Alpen verbreitet, ist jedoch bis nach Niederösterreich, Slowenien, Jura und Apenninen, Nordkapaten, westlichen Balkanhalbinseln bis nach Albanien stet.



Zeichnung: aus KRAUSE  
(1905)

Abb. 8: *Aster bellidiastrum*. a: Habitus; b: Capitulum; c: Zungenblüte; d: Röhrenblüte; e: Achäne.

### 2. 3. 2 *Bellis perennis* LINNAEUS, Mehrjähriges Gänseblümchen

Die Gattung *Bellis* gehört der Tribus Astereae, Subtribus Asterinae an und birgt zehn, davon sieben mediterrane Arten. *Bellis perennis* ist eine ausdauernde, krautige Pflanze, teilweise stark basal verzweigt und reichlich mit Adventivwurzeln ausgestattet. Der in der Regel blattlose, aufsteigende, aber selten aufrechte Spross ist leicht behaart oder unter dem endständigen Capitulum mit dichten, kurzen Haaren besetzt. Die Laubblätter stehen in einer grundständigen Rosette. Sie sind spatelförmig bis verkehrt-eilänglich und am Grund in einen breiten, geflügelten Stiel zusammengezogen, der kahl oder bewimpert sein kann. Sie haben einen deutlichen Nerv, welcher randständig häufig in 1-5 flache Sägezähne mündet. *Bellis perennis* besitzt meistens 13 Involukralblätter, welche in zwei Reihen angeordnet sind. Ihr Köpfchenboden ist kegelförmig und hohl. Die Capitula sind zentral mit gelben, hermaphroditen und 4- bis 5-zähligen Röhrenblüten und peripher mit ein- bis zweireihigen, weißen bis rötlich überlaufenen, weiblichen Zungenblüten ausgestattet. Die ungeschnäbelte Achäne von *B. perennis* ist verkehrt-eiförmig, zusammengedrückt, besitzt Randnerven, ist zerstreut behaart und besitzt keinen Pappus, jedoch teilweise

sehr kurze basal verwachsene Borsten. Das bestachelte Pollenkorn von *Bellis perennis* ist prolat-sphäroid und gehört ebenfalls zum *Aster*-Typ. Der diploide Chromosomensatz beträgt  $2n=18$ . Die Blütezeit variiert, kann jedoch von Januar bis Dezember auftreten. Vor allem im Cynosirion und Arrhenatheretum sind mehrere Hauptblütezeiten zu beobachten. Aufgrund der zeitigen Blüte kann *B. perennis* auch als Frühjahrsblüher angesehen werden. In ihrem Ursprung ist *Bellis* eine mediterrane Gattung, in welcher nur *B. perennis* bis weit nach Nord- und Südeuropa vordringt. Es handelt sich um eine archäophytische Spezies (erste archäologische Belege im 2.-3. Jh. n. Chr.); (STRIKA 1993), die erst durch Schaffung künstlicher Lebensräume in vorgeschichtlicher Zeit zur Ausbreitung kam. So hat sie sich auch in Nord- und Südamerika, längs der pazifischen Küste, auf Madeira, Spanien, Portugal, Sizilien, Griechenland, Westasien, nördlich bis Island und dem südlichen Skandinavien, östlich bis zum Baltikum, Karpaten und Vorposten bis Russland sowie Neuseeland angesiedelt und dringt vereinzelt bis in die alpine Stufe vor. Bevorzugte Standorte sind Weiden, Parkrasen und Gärten mit nährstoffreichem, sandigen oder lehmigen Untergrund.



Zeichnung: aus KRAUSE  
(1905)

Abb. 9: *Bellis perennis*. a: Habitus; b: Capitulum; c: Röhrenblüte; d: Gynoeceum und Stylus; e und f: Zungenblüte; g: Antherenröhre; h: gewölbter Blütenboden; i: Achäne.

---

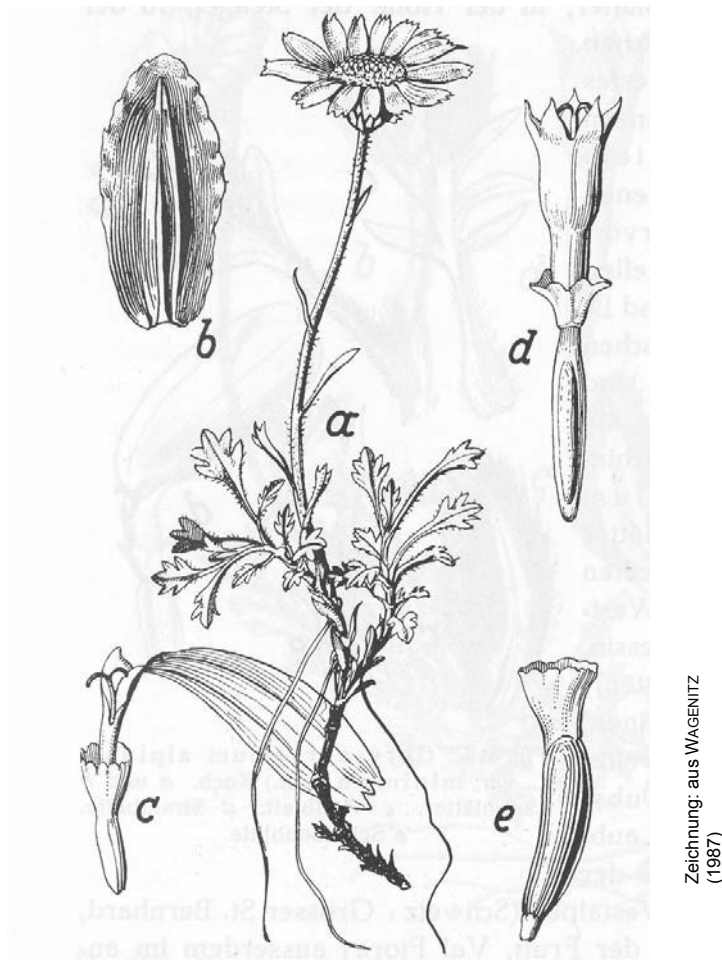
### 2. 3. 3 *Chrysanthemum* LINNAEUS, Margerite

Die der Tribus Anthemideae, Subtribus Chrysantheminae zugehörige Gattung *Chrysanthemum* umfasst ca. 150 Arten.

---

#### 2. 3. 3.1 *Chrysanthemum alpinum* LINNAEUS, Alpenmargerite

Der rasenbildende Hemikryptophyt *Chrysanthemum alpinum* ist ausdauernd und besitzt eine walzenförmige verästelte Grundachse. Die einfachen Sprossstängel sind aufrecht, oberwärts kahl bis filzig behaart, basal im Übergang zur Wurzel etwas holzig und zeigen wechselständige Laubblätter. Die grundständigen Laubblätter sind keilig-verkehrt-eiförmig, kammförmig eingeschnitten und tief 3- bis 4-fiederspaltig, während die Stängelblätter lineal und ungeteilt oder keilförmig verbreitert und 3-zählig vorkommen. Der halbkugelförmige Blütenboden trägt breit berandete und schwarzbraun gefärbte Involukralblätter. Die Capitula stehen endständig und einzeln. Die zentralen Röhrenblüten sind gelb, 5-zählig und hermaphrodit, während die äußeren Zungenblüten weiß und weiblich sind. *Chrysanthemum alpinum* bildet kurze und spindelförmige, 5-rippige Achänen, die vor allem auf den geflügelten Rippen myxogene Zellen besitzen. Ihr Pappus wird durch eine glockenförmige Krone repräsentiert. Die Art hat einen Chromosomensatz von  $2n=18, 36, 54$  und tritt hauptsächlich in Gruppen auf kurzrasigen Alpenmatten, an Felsen, Geröll, Moränen auf und hat eine Blütezeit von Juli bis August. Es handelt sich um eine kiesliebende und stark kalkmeidende Art. Die Verbreitung von *C. alpinum* liegt hauptsächlich in den Zentralalpen sowie den Pyrenäen, Karpaten, im Illyrischem Gebirge bis Apennin. Die untersuchte Population gehört nach VIERHAPPER (1919) und WAGENITZ (1987) der Sippe var. *cuneifolium* (MURR.) VIERHAPPER an, unter anderem da in den Ostalpen ausschließlich diese Sippe vorkommt.



Zeichnung: aus WAGENITZ  
(1987)

Abb. 10: *Chrysanthemum alpinum* var. *cuneifolium*. a: Habitus; b: Hüllblatt; c: Zungenblüte; d: Röhrenblüte; e: Achäne mit Krönchen.

### 2. 3. 3. 2 *Chrysanthemum atratum* JACQUIN, DC, Sägeblättrige

#### Margerite

*Chrysanthemum atratum* ist eine ausdauernde Pflanze mit knotiger, schiefer oder waagrechter Grundachse. Die Sprossachse ist aufrecht, kahl und mit sägezahnblättrigen, kahlen und fleischigen Laubblättern ausgestattet. Die unteren Laubblätter sind gestielt, keilförmig, zur Spitze hin mit 3-7 Sägezähnen versehen oder fiederschnittig, während die mittleren bis oberen Blätter länglich-lanzettlich bis lineal und tief fiederschnittig sind und häufig nach außen gerichtete Sägezähne zeigen. Die lang gestielten Capitula sitzen endständig und einzeln. Das Involucrum ist halbkugelig mit dachartig angeordneten Involukralblättern, welche grün sind und mit einem zur Spitze hin verbreiternden schwarzen Hautrand ausgestattet. Die hermaphroditen, 5-zähligen Röhrenblüten im Zentrum des Capitulum sind gelb, während die äußeren, weiblichen Zungenblüten weiß sind. Die Achänen sind kreiselförmig, kahl und

deren Pappus erscheint als weiß-braune Krone. *C. atratum* hat die Chromosomenzahl  $2n=54$  und blüht von Juli bis September. Die Art tritt durch ihre kalkliebende Eigenschaft auf stark kalkhaltigem Boden häufig antagonistisch an die Stelle von *Chrysanthemum alpinum*. Sie ist auf Geröll, berastem Schutt, Schneegruben und auf Alluvionen der Kalkalpen zu finden sowie auf nassen, tonhaltigen Unterlagen. Die Art ist von den Alpen bis nach Niederösterreich und den Apeninen sowie im Illyrischen Gebirge verbreitet.

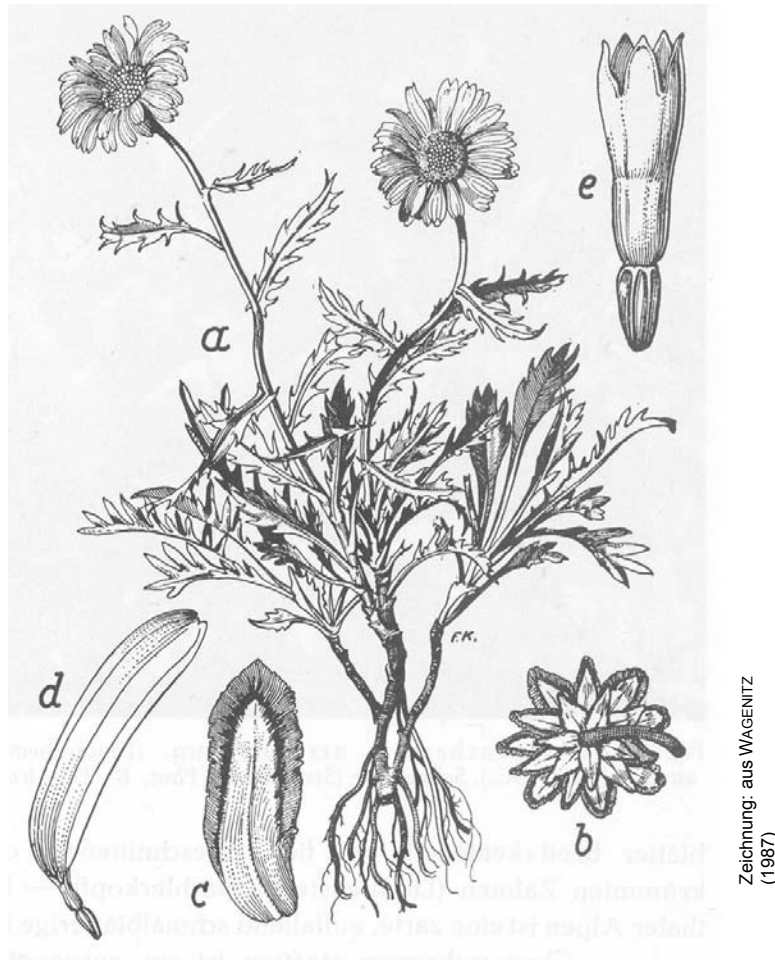


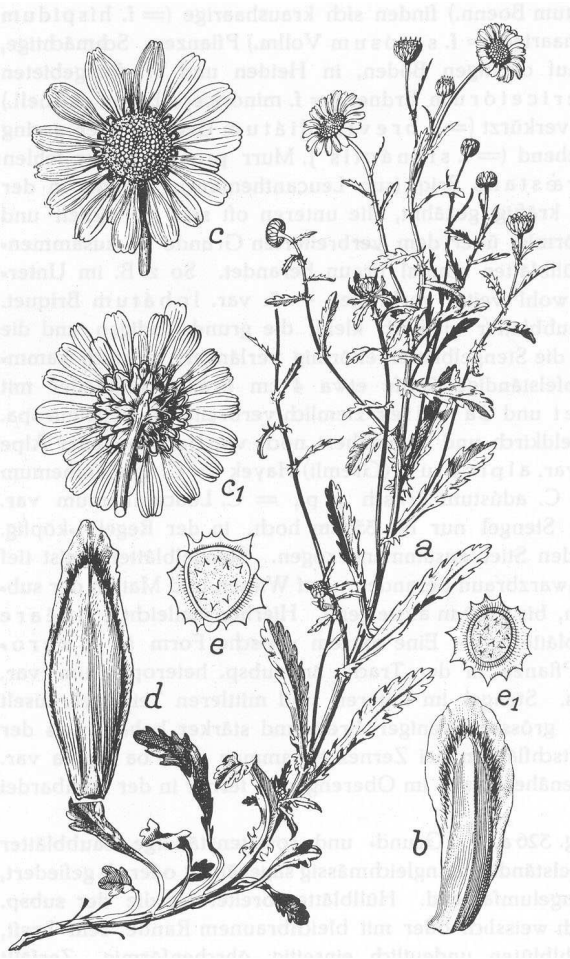
Abb. 11: *Chrysanthemum atratum*. a: Habitus; b: Involucrum (Außenseite); c: Involukralblatt (Innenseite); d: Zungenblüte; e: Röhrenblüte.



### 2.3.3.3 *Chrysanthemum leucanthemum* LINNAEUS, Wiesenmargerite

Die schwierig zu klassifizierende Spezies *Chrysanthemum leucanthemum* ist eine ausdauernde Pflanze, welche eine walzenförmige, knotige und schief liegende Grundachse besitzt und selten halbstrauchförmig auftritt. Der in der Regel kahle Sprossstängel ist aufrecht und entweder unverzweigt oder in mehrere Äste aufgegliedert. Ihre wechselständigen, derben Laubblätter sind kahl oder zerstreut behaart. Die häufig immergrünen grundständigen Blätter sind gestielt keilförmig bis rundlich, grob gezähnt bis fiederspaltig, während die Stängelblätter eher lineal bis eilänglich, grob gezähnt oder fiederspaltig bis ganzrandig sind, wobei die obersten sitzend sind. Die Involukralblätter sind in zwei bis drei Reihen angeordnet, grün und mit einem braunen Rand ausgestattet. Der Blütenboden von *C. leucanthemum* ist halbkugelförmig ausgebildet. Die endständigen Capitula sind aus zentralen, gelben hermaphroditen 5-zähligen Röhrenblüten und peripheren weißen, vielnervigen, weiblichen Zungenblüten aufgebaut. Ihre verkehrt-kegelförmigen bis zylindrischen Achänen haben zehn Rippen, die vor allem mit epicarpen Schleimzellen und in den Tälchen mit Sekretkanälen und Vaskulärsträngen dazwischen ausgestattet sind. Sie besitzen keinen Pappus, jedoch ist er bei den Zungenblüten als kronenhafter Saum zu finden. Die Blütezeit von *C. leucanthemum* beginnt im Mai und kann bis November andauern. Die Art bevorzugt trockene bis mäßig feuchte Fettwiesen und ist ebenso an Wegrändern oder Brackäckern zu finden. Sie ist nahezu in ganz Europa, Nordskandinavien, Sibirien, Kaukasus verbreitet und wurde in Nordamerika und Neuseeland eingeschleppt. *Chrysanthemum leucanthemum* ist eine sehr variable Art und zerfällt in zahlreiche Unterarten und Sippen. Die Artengruppe *C. leucanthemum* hat diploide ( $2n=18$ ) bis dekaploide ( $2n=90$ ) Sippen und ist morphologisch schwierig unterscheidbar. Zudem herrscht Unstimmigkeit hinsichtlich der Nomenklatur (*Chrysanthemum leucanthemum* LINNAEUS = *Leucanthemum vulgare* LAMARCK), was die Identifikation erschwert. Es dürfte sich daher bei den untersuchten Populationen um eine Individuenmischung der folgenden Subspezies handeln:

- **ssp. *leucolepis*** BRIQUET et CAVILLIER var. *pallidum* (FIORI et PAOL. sub. *Chrysanthemum leucanthemum* var. *vulgare*). ( $2n=18$ ).
- **ssp. *montanum*** var. *adustum* KOCH, (*Chrysanthemum adustum* FRITSCH). ( $2n=54$ ).
- **ssp. *ircutianum*** TURCZANINOW nom. Inval. ( $2n=36$ ).



Zeichnung: aus WAGENITZ (1987)

Abb. 12: *Chrysanthemum leucanthemum*. a: Habitus; b und d: Hüllblatt (versch. ssp.); c: Capitulum; d: Pollenkorn.

### 2. 3. 4 *Erigeron annuus* (L.) PERSOON, Einjähriger Feinstrahl

Der Tribus Astereae, Subtribus Asterinae zugehörig ist die Gattung *Erigeron*, welche ca. 250 Arten umfasst. *Erigeron annuus* ist eine ein- bis zweijährige, drüsig behaarte, krautig bis halbstrauchige Pflanze. Der aufrechte, rundlich und kantig gerieft Stängel besitzt teilweise abstehende lange oder anliegende kurze Behaarung. Er ist dicht beblättert und im oberen Bereich stark verzweigt. Die Laubblätter sind hellgrün und zerstreut bis dicht behaart. Man kann drei Blattpyten unterscheiden: Die unteren Blätter sind lanzett- bis eiförmig oder elliptisch, stumpf gezähnt und verjüngen sich stielwärts. Charakteristisch hierbei ist, dass sie während der Blütezeit in der Regel vertrocknen. Die mittleren und oberen Laubblätter sind lanzettlich bis länglich, kürzer gestielt und teilweise sitzend sowie leicht gezähnt oder ganzrandig, während die Astblätter lineal-lanzettlich und meistens ganzrandig sind. Das kräftige und spindelförmige Wurzelwerk verzweigt sich rasch in abwärts gerichtete Seitenwurzeln 1. Ordnung, die selbst auch starken Verzweigungscharakter zeigen. *Erigeron annuus* blüht häufig

schon im ersten Jahr, seltener noch im Folgejahr. Die Capitula sind nach oben gerichtet, hängen dann über, um sich anschließend zur Blühphase erneut aufzurichten. Sie stehen in lockeren Doldentrauben, dabei werden die endständigen Capitula des Hauptstängels von den Seitenästen häufig übergipfelt. Die Involukralblätter des halbkugeligen Involucrums stehen wenigreihig, sind lineal-lanzettförmig, spitz, mit grünlichem bis bräunlichen Mittelstreifen und breitem häutigen Rand. Sie können kahl oder unregelmäßig langhaarig sein und schlagen sich nach der Blütezeit zurück. Die zentralen, gelben Röhrenblüten sind hermaphrodit, während die peripheren, weißen bis violettfarbenen Zungenblüten rein weiblich sind und in zwei Reihen stehen. Die abgeflachten Achänen besitzen zwei Nerven und schwache Behaarung. Die bei *Erigeron annuus* auftretende Heterokarpie zeigt sich im Aufbau des Pappus: Der zweireihig angeordnete Pappus der Röhrenblüten ist in seiner Innenreihe aus haarfeinen, stark fragilen Borsten und in seiner Außenreihe aus zahlreichen kurzen und breiteren Borsten aufgebaut. Die Zungenblüten besitzen lediglich den kurzen Borstentyp in einer Reihe. Der Pollenmorphologie nach gehört *E. annuus* zum *Aster*-Typ und die Chromosomenzahl ist  $2n=26, 27, 36$ . Eine weit verbreitete Eigentümlichkeit der Gattung *Erigeron* besteht in der tetrasporischen Embryosackentwicklung, bei welcher alle vier Makrosporen an der Bildung des Embryosacks beteiligt sind. Der dadurch entstandene 16-kernige Embryosack hat doppelt so viele Kerne wie der Normaltyp. *Erigeron annuus* siedelt sich gerne an Ruderalstandorten an und bevorzugt sickerfrische und nährstoffreiche Lehmböden und blüht in den Monaten von Juni bis Oktober. Die Spezies ist in Nordamerika, Mitteleuropa, Japan und China verbreitet. Die Subspezies der untersuchten Populationen wurde als **ssp. *septentrionalis*** FERNALD & WIEGAND determiniert.



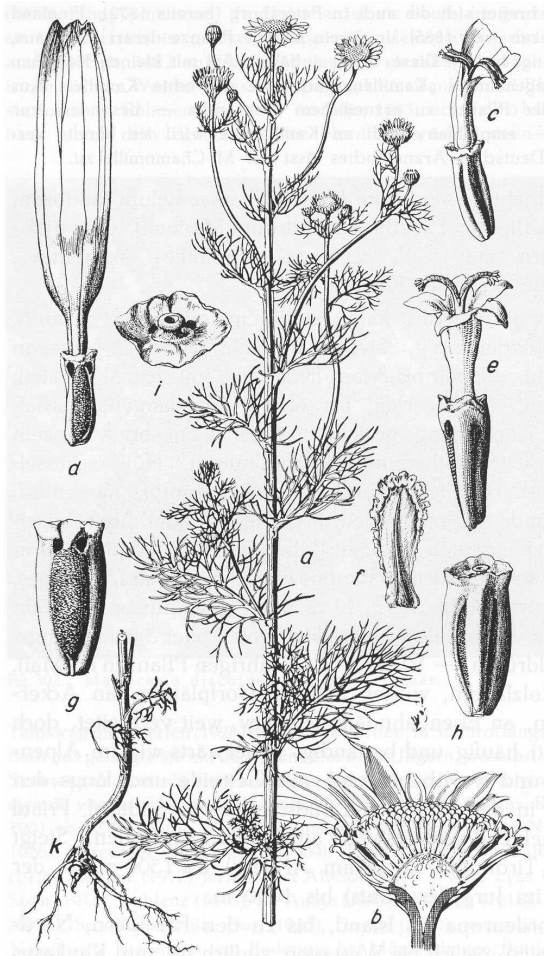
Zeichnung: aus WAGENITZ (1979)

**Abb. 13: *Erigeron annuus*. a: Habitus; b: Achäne einer Röhrenblüte ; c: Achäne einer Zungenblüte.**

### 2. 3. 5 *Matricaria inodora* LINNAEUS, Geruchlose Kamille

Die Gattung *Matricaria* umfasst etwa 70 Arten und gehört der Tribus Anthemideae, Subtribus Matricariinae an. *Matricaria inodora* ist eine meistens einjährige, seltener zweijährige, kahle und krautige Pflanze. Die Art bildet dünne, spindelförmigen Wurzeln aus, ihr Stängel ist aufrecht und verästelt sich ab der Mitte. Die kahlen Laubblätter stehen wechselständig und sind doppelt bis dreifach-fiederspaltig mit linealen fadenförmigen, oberseits gefurchten und spitzen Abschnitten. Die Involukralblättern stehen in einer Reihe und sind länglich bis eiförmig und an der Spitze von einem breiten Hautrand umgeben. Der Blütenboden von *M. inodora* ist markig und zunächst flach und wölbt sich mit fortlaufender Anthese stark halbkugelig. Die lang gestielten, in Doldentrauben angeordneten Capitula tragen zentral gelbe, hermaphrodite, 4- bis 5-zählige Röhrenblüten und peripher weiße weibliche Zungenblüten. Die außen gewölbten, schwarzen Achänen zeigen ein gekörneltes Mittelfeld und sind auf der Innenseite scharf gekielt und mit für die Gattung charakteristischen fünf Längsfurchen

ausgestattet, welche in Öldrüsen münden. Der Pappus wird durch ein schmales, häutiges Krönchen repräsentiert und die Pollenkörner sind echinat. Die Chromosomenzahl von *Matricaria inodora* lautet  $2n=18 (+0 1B)$ , 36. Die von Mai bis Oktober blühende, kalkmeidende Spezies tritt an Wegrändern, Rainen, Äckern und Ruderalstandorten auf und ist von Nordeuropa über Island, Nordskandinavien, Westasien, Transkaukasien, Türkei, Norditalien bis Nordspanien sowie in den Alpenländern (adventiv) verbreitet.



Zeichnung: aus WAGENITZ (1987)

**Abb. 14: *Matricaria inodora*. a und k: Habitus; b: Querschnitt des Capitulum; c und d: Zungenblüte; e: Röhrenblüte; f: Involukralblatt; g und h: Achäne (Vorder- und Rückseite); i: Krönchen mit Griffelrest.**



---

## **3. METHODEN**

---

### **3.1 Standortaufnahme**

Die Standorte der untersuchten Arten wurden anhand von Kriterien wie Höhenlage, Vorkommen von Arten und Populationen in ausreichender Größe ausgewählt. Der Hauptteil der Standortaufnahmen fand zu Beginn des Projektes im Frühjahr/Sommer 2001 statt und lediglich vereinzelt und saisonal begründet fanden Nachträge statt. Sämtliche Freilandexperimente und –beobachtungen wurden im selben Untersuchungsareal einer Population durchgeführt.

Die Vegetation der Untersuchungsflächen wurde anhand einer floristischen Analyse erfasst. Die innerhalb der jeweiligen Standorte vorkommenden Arten wurden teilweise vor Ort ermittelt oder gesammelt und mit Hilfe von Bestimmungsliteratur determiniert (SCHMEIL & FITSCHEN 1993, SCHUBERT & VENT 1994, LAUBNER & WAGNER 1996a/b). Anschließend wurde die Pflanzensoziologie nach OBERDORFER (1977, 1983) und ELLENBERG (1996) zugeordnet. Die botanische Nomenklatur der untersuchten Arten richtet sich nach WAGENITZ (1979, 1987).

Die Angaben der Höhenmeter und Koordinaten wurden im Sommer 2002 ermittelt. Hierfür wurde ein Global Positioning System (GPS 12 XL, Garmin, Kansas, USA) verwendet. Die Positionsgenauigkeit des Gerätes betrug laut Hersteller 15 m RMS (quadratischer Mittelwert). Das räumliche Bezugssystem wurde dabei am geografischen Gitter ausgerichtet. Der Neigungsgrad wurde mit Hilfe eines Geologen-Kompasses ermittelt, welcher mit Neigungsmesser ausgestattet war. Alle Flächenangaben beziehen sich auf Schätzwerte. Die Angaben zur Gesamtgröße sowie Bodenbeschaffenheit der Untersuchungsflächen entstammen den Auskünften der jeweiligen Besitzer/Bewirtschafter/Förster oder wurden mit Hilfe der Literatur ermittelt (z.B. BITTEROLF 2000). Teilweise wurden die Flächengrößen Vorort mit Schrittlängen von einem Meter ermittelt oder anhand des Programms AMTLICHE TOPOGRAPHISCHE KARTEN - BAYERN SÜD (© Landesvermessungsamt Bayern, BRD) vermessen.

## **3.2 Phänologie und Morphologie**

---

### **3.2.1 Blühphänologie der Populationen**

---

Um die Blühphänologie einer Art bzw. Population zu ermitteln, wurden zunächst je Standort größendefinierte Plots (i.d.R. 1m<sup>2</sup>) abgegrenzt. Bei der Auswahl der verschiedenen Plots (T1-T8) wurde darauf geachtet die Variabilität der Artmächtigkeit innerhalb der Untersuchungsfläche zu repräsentieren. Bei den alpinen Populationen AbN (*Aster bellidiastrum*) und CaNZ (*Chrysanthemum alpinum*) wurden aufgrund ihrer geringen Pflanzendichte pro m<sup>2</sup>, insgesamt acht Quadrate á 1 m<sup>2</sup> markiert. Für die subalpinen Populationen Eal (*Erigeron annuus*) und Mil (*Matricaria inodora*) mussten aus Präsenzgründen unterschiedlich große Plots ausgewählt werden. Demnach waren die Plots T1 und T3 bei Eal jeweils 1 m<sup>2</sup> groß, während T2 0,5 x 4 m (2 m<sup>2</sup>) und T4 0,3 x 7 m (2,1 m<sup>2</sup>) maßen (Gesamtfläche = 6,1 m<sup>2</sup>). Die Plots T1-T3 der Population Mil hatten jeweils eine Fläche von 1 m<sup>2</sup> während die Größe von T4 0,7 x 7 m (4,9 m<sup>2</sup>) betrug (Gesamtfläche = 7,9 m<sup>2</sup>). Falls möglich, so wurde vor bzw. kurz nach der Anthese der ersten Individuen einer Population, die Rametzahl pro Plot ermittelt. Um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, wurde der Mittelwert aller Plots einer Population auf das einheitliche Maß von 1m<sup>2</sup> umgerechnet.

Die Erfassung der Blühphänologie erfolgte nach KEARNS & INOUE (1993). Dabei wurde zunächst die Phänologie der Population ermittelt. Hierfür wurden ab dem Zeitpunkt der Flächenkennzeichnung die Zahl aller geöffneten Capitula pro Plot notiert. Da die exakte Zahl geöffneter Blüten pro Capitulum nicht bestimmt werden konnte, wurden die Röhrenblüten in zwei akropetal verlaufende Bereiche unterteilt: Einerseits in periphere Blütenkreise (PeBk), welche sich vom ersten äußeren Blütenkreis bis zum mittleren Blütenkreis (gemessen vom Gesamtkreis) definierten und andererseits in die zentralen Blütenkreise (ZeBk), die ab dem mittleren Kreis bis hin zum Zentrum des Gesamtkreises festgelegt wurden. Der jeweilige Übergang beider Bereiche (mittlerer Blütenkreis) wurde nach Augenmaß bestimmt. Berücksichtigt wurden jeweils alle geöffneten Capitula, bis hin zum Zeitpunkt des Verblühens der letzten, zentral lokalisierten Röhrenblüten.

Bei den verzweigten Arten (*Chrysanthemum leucanthemum*, *E. annuus* und *M. inodora*) wurde zusätzlich die Anzahl blühender Capitula pro Ramet ermittelt. Hier wurden in der Regel bis zu 20 zufällig ausgewählte Ramets ausgewertet. Bei der außergewöhnlich capitulareichen, collinen Population von *E. annuus* (EaB) wurden bis zu 39 Ramets berücksichtigt.

In den meisten Fällen blühten die Populationen bereits vor Beginn der Datenaufnahme. Aus diesem Grund wurde für die Ermittlung der Blühdauer jeweils nur die Zeitspanne ab dem ersten Blühmaximum bis zum Verblühen der Population berücksichtigt. Somit handelt es sich nicht um die tatsächliche Gesamtblühdauer, wenn von der Blühdauer einer Population gesprochen wird.



### 3. 2. 2 Blühphänologie eines Einzelcapitulums

Ergänzend zur Phänologie einer Population wurde die Blühphänologie einzelner Capitula untersucht. Hierfür wurden 20-22 Capitula einer Population mit Hilfe eines unauffällig gefärbten Wollfadens markiert und vom Knospenstadium des Köpfchens bis zur Seneszenz im 2- bis 4-Tages-Rhythmus beobachtet. Hier wurden die Röhrenblüten als Gesamtkreis wie folgt definiert: Von den peripheren hin zu den zentralen Blütenkreisen wurde jeder Bereich in dessen Mitte zusätzlich in einzelne Kreisregionen unterteilt ( $< \frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{3}{4}$  und  $\frac{1}{1}$  der Gesamtkreise geöffnet).

Beide Aufnahmetypen wurden in der Regel im 2- bis 4-Tage-Rhythmus und vereinzelt witterungsbedingt maximal im Abstand von 1-5 Tagen durchgeführt.

### 3. 2. 3 Morphometrie

Die Ermittlung der mittleren Gesamtblütenzahl eines Capitulum erfolgte durch addieren aller Einzelblüten aus je zehn Stichproben.

Die morphometrische Erfassung der Einzelblüten erfolgte an Alkoholmaterial (in 70%igem EtOH konserviert) mit einem Binokular (Leica MZ6, Objektiv 0,63-4,0, Okular 10x21B, Leica, Solms, BRD). Die Röhrenblüten wurden auf einen Objektträger mit einem Tropfen Glycerin aufgebracht und mit Hilfe eines Deckglases fixiert. Der Objektträger wurde mit Millimeterpapier unterlegt und zur Vermessung unter das Objektiv gebracht. Für die Zungenblüten wurde Wasser verwendet, da sich dieser Blütentyp in Glycerin sehr schnell zusammenrollte. Der Unterschied der Lichtbrechungsindices beider Medien war hier zu vernachlässigen (Glycerin:  $n=1,47$ ;  $H_2O$ :  $n=1,33$ ). Sowohl die Zungen- als auch Röhrenblüten wurde jeweils aus 20 unterschiedlichen Capitula einer Population entnommen. Die Blütenlängen wurden von der Spitze (mittig) bis zur Sollbruchstelle der Achäne, die Breite stets exakt in der Mitte der gemessenen Länge ermittelt. Um die Maßangaben zu verifizieren, wurden vergleichend zusätzlich zehn Zungenblüten der collinen Population von *Bellis perennis* (BpU) im REM vermessen.

Außerdem wurde die Morphometrie der oberirdischen Pflanzenteile ermittelt und hierfür der Capitulumdurchmesser und die Pflanzenhöhe vermessen. Zunächst wurden je 20 Ramets an ihrer Stängelbasis von ihrem unterirdischen Teil am natürlichen Standort abgetrennt. Für die Vermessung von der subalpinen Population von *Erigeron annuus* (Eal) konnten nur 12 Ramets gesammelt werden, da es sich um eine kleinere Population handelte. Im Anschluss wurden alle Laubblätter entfernt, die Köpfchen abgetrennt und die Pflanzen vermessen. Der untere Ansatzpunkt für die Streckenmessung des Stängels war derjenige, an welchem die Pflanze kurz über dem Untergrund abgetrennt wurde, bis hin zum oberen Punkt, an welchem das Involucrum des Capitulum ansetzt. Diese Vermessung wurde pro Population an 12-23 Individuen durchgeführt. Pro Pflanze wurden zusätzlich bis zu drei zufällig ausgewählte Capitula mit ihrer Blütenfläche leicht auf eine Oberfläche gedrückt, mit Hilfe einer Schieblehre der Durchmesser ermittelt und der Durchschnitt für ein Capitulum anhand von 12-23 Proben errechnet. Bei den verzweigten Arten wurden teilweise mehr als drei Capitula pro Ramet

vermessen und so konnte der Durchschnittswert aus insgesamt 38-52 Proben ermittelt werden. Zudem wurde anhand dieser Individuen der verzweigten Arten die Anzahl an Capitula pro Ramet sowie die Anzahl an Capitula inklusive Knospen pro Ramet ausgezählt. Da bei der Probenentnahme Vorort lediglich einköpfige Individuen der beiden Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* (CIU/CLI) vorkamen, wurde deren Anzahl an Capitula pro Ramet aus den Ergebnissen der Phänologiedaten der jeweiligen Population übernommen.

---

### 3. 2. 4 Biomasse

Ergänzend zu den morphometrischen Vermessungen der Pflanzenteile wurde die Biomasse bestimmt, um eine Aussage über die Variabilität der Pflanzengröße im Verhältnis zur tatsächlichen Biomasse bezüglich der verschiedenen Höhenstufen treffen zu können. Es wurde dabei ebenso zwischen den reproduktiven (Capitula und Knospen) und den vegetativen (Stängel) Pflanzenteilen unterschieden. Pro Population wurden dieselben Pflanzen verwendet, welche zuvor morphometrisch vermessen worden waren. Sie wurden sortiert nach Capitula, Knospen und Stängel pro Probe gesondert in Papiertüten gegeben, um dann im Trockenschrank bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz (COLOSI & CAVERS 1984) mindestens für fünf Tage zu trocknen. Im Anschluss wurde das Gewicht des Trockenmaterials mit Hilfe einer Feinwaage (PE 656, Bosch, Jungingen, BRD) ermittelt.

---

## **3. 3 Attraktantien**

Um die Attraktantien der untersuchten Arten näher zu untersuchen, wurde eine Farb-, UV- und Duftmalbestimmung jeweils beider Blütentypen durchgeführt. Außerdem wurden die Inhaltsstoffe vom Nektar aller Arten qualitativ untersucht.

---

### 3. 3. 1 Blütenfarben und Blütenmale

Die Farben der Zungen- und Röhrenblüten der untersuchten Arten wurden mit Hilfe einer Farbskala nach KORNERUP & WANSCHER (1981) ermittelt. Bei diffusem Licht wurde jeweils die Farbe der Zungen- und Röhrenblüten mit der Skala des Farblexikons verglichen und zugeordnet.

Zur Bestimmung der UV-Male wurden die Capitula am natürlichen Standort folgendermaßen fotografiert: Zunächst wurden die jeweiligen Capitula in Schwarz-Weiß aufgenommen. Anschließend wurde die gleiche Aufnahme durch einen UV-durchlässigen Schott-Filter UG 1 nach (KUGLER 1963) gemacht. Der eingesetzte Filter ist durchlässig für kurzwelliges Licht im Bereich von 300-400 nm. Auf den so aufgenommenen Fotos erscheint reflektiertes UV-Licht hell, während der restliche Wellenlängenbereich dunkel erscheint.

Um die Orte der Duftemission innerhalb der Blüten zu ermitteln, wurde eine Neutralrot-Färbung nach VOGEL (1963) durchgeführt. Duftmale können durch die Vitalfärbung mit Neutralrotlösung (1:10.000) makroskopisch sichtbar erscheinen (VOGEL 1963). Diese Methode beruht auf der Tatsache, dass durchlässige Gewebepartien, wie sie z.B. zur Duftemission nötig sind, die Lösung von Neutralrot dem Konzentrationsgefälle folgend besonders gut aufnehmen. Mehrere Blütenköpfchen einer Art (standortunabhängig) wurden jeweils 30-180 min. in die Lösung eingelegt und anschließend mit einem Fotomikroskop (Mikrophot, MPS 05/12, Leitz/Wild, Solms, BRD) fotografiert. Aus Zeitgründen erfolgte bei *Chrysanthemum atratum* die Färbung jedoch anhand einer anderen, vom Standort CatN benachbarten Population (in einer Entfernung von 80 m entlang des Weges in Aufstiegsrichtung).

### 3.3.2 Nektar

Um die Zuckerzusammensetzung des Nektars zu ermitteln, wurden Nektarproben qualitativ untersucht. Aufgrund der geringen Nektarmengen in den Röhrenblüten der untersuchten Individuen, wurde jeweils der Nektar von 22-44 Blüten aus je 8-36 zufällig ausgewählten Capitula mittels Chromatographiepapier (No.1, Whatman, Maidstone, GB) gesammelt. Hierfür wurde das Papier in spitz zulaufende Dreiecke geschnitten, die ein Eintauchen in die Röhrenblüten und Aufsaugen des darin befindlichen Nektars ermöglichten. Die Papierstücke wurden anschließend in 1 ml Alkohol reinst (70%) gegeben, einige Stunden zwischengekühlt und anschließend bei -40°C eingefroren. Pro Population wurden zehn Proben untersucht. Vor der Analyse wurden zunächst die Papiere aus der Probe entfernt und der Inhalt dann mit einer Heraeus Biofuge 13 (Heraeus Sepatech, Hanau, BRD) abzentrifugiert. Anschließend wurden sie in einer Vakuumzentrifuge (SpeedVac SC 110, Savant, New York, USA) bis zur Trockne eingengt, um den natürlichen Wassergehalt des Nektars und den zum Konservieren verwendeten Alkohol zu entfernen. Die getrockneten Proben wurden im Anschluss im genau definierten Volumen an H<sub>2</sub>O reinst (100 µl, 18,2 MΩ, Elga, Maxima) aufgenommen. Um eventuelle makroskopische Verunreinigungen in der Lösung zu entfernen, wurden die Proben mittels Filtration durch einen totvolumenarmen Spritzenaufsatzfilter (Nylon Acrodisc 4, ø 4 mm, Porengröße: 0,45 µm von GelmanSciences, Michigan, USA) gereinigt und 50 µl der Lösung für die Zuckeranalyse entnommen (Injektionsvolumen: 10 µl). Der eingesetzte Zuckerstandard enthielt Glucose, Fructose und Saccharose. Die qualitative Inhaltsanalyse erfolgte durch High Performance Liquid Chromatography (HPLC). Die zur Zuckeranalyse verwendete HPLC-Anlage (Waters, Massachusetts, USA) setzte sich aus der isokratischen Pumpe 510, dem automatischen Probengeber 717+, dem Säulenofen CHM und dem Brechungsindex-Detektor 410 zusammen. Die verwendete Säule (4,6 x 250 mm, High Performance Carbohydrate Column, Waters, Massachusetts, USA) besaß eine trifunktionelle Propylamin-Phase auf Kieselgelbasis mit sphärischem Material. Die Partikelgröße der auf 35°C temperierten Säule betrug 4 µm mit einer Porengröße von 60 Å. Als isokratisches Laufmittel wurde ein Acetonitril-Wasser-Gemisch (72:28 %) bei einer Flussrate von 1,4 ml/min. verwendet. Zur Beseitigung von Verunreinigungen und zum Schutz der Säule wurde der Haupttrennsäule eine Vorsäule (Sentry Guard, Column 3,9 x 20 mm, gleiches Packungsmaterial wie die Trennsäule) vorgeschaltet. Während der Analysen wurden die Laufmittel mit Helium entgast. Die Steuerung der HPLC-Anlage sowie die graphische Auswertung der Chromatogramme erfolgte mit der Software MILLENIUM<sup>32</sup> (Waters, Massachusetts, USA). Die Identifikation der Hauptzucker (Fru, Glu, Sac) fand

mit Hilfe von Standards statt, während die Bestimmung der anderen Zucker nachträglich anhand ihrer Retentionszeiten ermittelt wurde, wobei hier die Richtigkeit höchstwahrscheinlich ist. Anhand von Grafiken konnten die relativen Zuckermengen im Verhältnis zueinander sowie die Zuckerarten verifiziert werden. Das Verhältnis der drei Hauptzucker Glucose, Fructose und Saccharose wurde prozentual errechnet, um eine Aussage über die Zuckerdominanz im Nektar einer Population treffen zu können.

## **3.4 Pollen**

### **3.4.1 Pollenkornzahl und Pollenkorngröße**

Zur Ermittlung der Pollenkornattribute wie Anzahl und Größe wurden je 10-20 Röhrenblüten aus jeweils unterschiedlichen, in 70%igem Alkohol konservierten Capitula ausgewertet. Für die Bestimmung der Pollenkornzahl wurde möglichst der gesamte Inhalt einer geschlossenen Anthere in einem Tropfen Alkohol (70%) auf einem Objektträger entleert und mit einem Deckglas fixiert. Da bei einigen der untersuchten Populationen die Adhäsion der Pollenkörner stark ausgeprägt war, wurde die Wahl unreifer Knospen vermieden, um diesen Faktor möglichst zu reduzieren. Aus diesem Grund wurden immer gerade noch geschlossene Blüten eines sich als nächsten öffnenden Blütenkreises ausgewählt. Die Probe wurde dann auf das Objektiv eines Durchlichthelfeldmikroskop (Zeiss ICS Standard 25, Objektiv A-Plan 10x/0,25 und 40x0,65, Okular E-PI 10x20, Zeiss, Oberkochen, BRD) aufgelegt und die Pollenkornzahl ausgezählt. Danach konnte die absolute Gesamtmenge an Pollenkörnern für eine Blüte und entsprechend für ein Capitulum hochgerechnet werden. Zur Ermittlung der Pollenkorngröße wurde das gleiche Durchlichthelfeldmikroskop mit einem Okularmikrometer ausgestattet. Dieses wurde geeicht, indem ein Objektmikrometer auf den Objektisch aufgelegt wurde. Anschließend wurden beide Skalen zur Deckung gebracht und die Maßeinheit pro Skalenteil ermittelt. Bei einer Vergrößerung von 400-fach galt: 1 Skalenteil = 2,5  $\mu\text{m}$ . Für die Probenvorbereitung wurden zehn Blüten, die aus zehn verschiedenen Capitula einer Population stammten, entnommen und der Inhalt jeweils einer Anthere herauspräpariert. Die Inhalte der zehn Antheren wurden dann in einem Tropfen Aqua demin. vermengt und anschließend 20 Einzelpollen im gleichen Durchlichthelfeldmikroskop vermessen. Dabei wurde generell von der oberen Pollenspina bis einschließlich zur unteren gemessen. Um die Maßangaben zu verifizieren, wurden bei BpU vergleichend ebenso 20 Pollenkörner im REM vermessen.

### **3.4.2 Pollenvitalität**

In der vorliegenden Arbeit wurde zur Ermittlung der Pollenkornvitalität die fluorochromatische Reaktion (FCR) angewendet, welche in der Literatur, als eines der besseren Nachweisverfahren (z.B. im Vergleich mit der Lactophenol-Anilinblau-Färbung) angesehen wird (HESLOP-HARRISON et al. 1984, GREISSEL 1989, MAYER 1997). Diese Nachweismethode beruht auf HESLOP-HARRISON & HESLOP-HARRISON (1970) und GREISSEL (1989) und macht anhand

einer enzymatischen Reaktion vitale Pollenkörner mit intakten Zellmembranen sichtbar. Durch Färbung der Pollenkörner mit Fluoresceindiacetat (FDA) fluoreszieren lebensfähige Pollenkörner bei Blaulichtanregung in einem Fluoreszenzmikroskop. Da vitale Pollenkörner eine permeable Membran besitzen, kann unpolares FDA ungehindert in die Zelle eindringen und wird dort durch das Enzym Esterase zu polarem Fluoreszin hydrolysiert. Dieses kann nicht mehr durch die Membran austreten und wird in der Zelle angereichert. Nach GREISSEL (1989) werden letale Pollenkörner zur besseren Sichtbarkeit unter dem Fluoreszenzmikroskop zusätzlich mit Propidiumiodid angefärbt, welches in die Zellmembran sowohl letaler als auch vitaler Zellen eingelagert wird und bei Blaulichtanregung eine rote Fluoreszenz hervorruft. In vitalen Zellen wird die rote Fluoreszenz des Propidiumiodids jedoch durch das grün fluoreszierende Fluorescein überlagert, so dass nach dieser Methode rote Pollenkörner als letal, grüne dagegen als vital gewertet werden können. Da in den Pollenkörnern der untersuchten Arten das Fluorescein unter Blaulichtanregung sehr schnell verblasste und somit auch vitale Zellen rot erschienen, wurde auf die Propidiumiodid-Färbung verzichtet. Die letalen Pollenkörner innerhalb der Proben wurden unter dem gleichen Mikroskop, jedoch mit Durchlichthelfeldansicht gesondert erfasst.

Von jeder Art wurden je zehn Proben aus zehn verschiedenen, frisch geernteten Capitula ausgewertet. Bei den Populationen, deren Standorte länger als eine Stunde vom Labor entfernt waren, wurden die Pflanzen möglichst mit Wurzelteilen in eine Plastiktüte gegeben, die am Boden mit feuchter Erde bedeckt war, und anschließend sofort gekühlt transportiert. Zur Erstellung der Stammlösung von FDA (Fluka Chemie-AG, Buchs, CH) wurden 5 mg/ml in Aceton vollständig gelöst. Die für jeden Versuch frisch angesetzte Gebrauchslösung bestand aus 0,2 ml Stammlösung ad 10,0 ml Aqua dest. Die Pollenkörner von noch geschlossenen Blüten wurden auf Objektträger gebracht und mit einer 10%igen Saccharoselösung versetzt. Eine Ruhephase von 10-15 min. ermöglichte dennoch dehydrierten Pollenkörnern die Quellung und Wiederherstellung der Membranfunktion. Anschließend erfolgte die Zugabe von zwei Tropfen der FDA-Gebrauchslösung. Nach einer Anfärbedauer von 10-20 min. wurden Deckgläser auf die Objektträger aufgebracht, um mit 10%iger Saccharoselösung einige Male zu spülen. Zur Auszählung unter dem Mikroskop wurden in homogener, definierter Verteilung maximal 1200 Pollenkörner hinsichtlich ihrer Vitalität und Letalität in jeweils zehn Proben pro Population erfasst. Dies erfolgte mittels eines Fluoreszenzmikroskops (Leitz DMRB/E, Wetzlar, BRD), welches mit Durchlichthelfeldmikroskopie und Auflichtfluoreszenzmikroskopie ausgestattet war. Für die Fluoreszenzmikroskopie wurde eine Hg 50 W Höchstdrucklampe in Kombination mit dem Filtersystem I3 zur Blauanregung (BP 450-490, RKP 510, LP 520) und das Objektiv PL FLUOTAR 20x/0,50 verwendet. Pro Probe wurde jeweils der Inhalt von drei Antheren ausgezählt und die durchschnittliche Pollenvitalitätsrate aus allen zehn Proben in Prozent ermittelt.

## 3.5 Bestäubung und Reproduktion

### 3.5.1 Pollen-Ovula-Rate

Anhand der Pollen-Ovula-Rate (P/O-Rate) von Blütenpflanzen lässt sich nach CRUDEN (1977) eine Aussage über ihr Reproduktionssystem machen. Dabei versteht man das Verhältnis der Pollenkornzahl zur Anzahl der Samenanlagen einer hermaphroditen Blüte. Um eine derartige Charakterisierung der Reproduktionssysteme an den untersuchten Arten in vitro vorzunehmen, wurden zunächst je zehn Röhrenblüten aus zehn verschiedenen, in 70%igem Alkohol konservierten Capitula präpariert. Die Bestimmung der Pollenkornzahl pro Anthere und pro Blüte erfolgte wie bereits in 3.4.1 beschrieben. Da Asteraceenblüten stets nur eine einzige Samenanlage besitzen, fand die Präparation des Gynoeceums nicht statt. Zur Bestimmung der P/O-Rate wurde der Quotient aus der Anzahl aller Pollenkörner pro Röhrenblüte und der Anzahl aller Samenanlagen pro Röhrenblüte berechnet. Anschließend wurde die mittlere P/O-Rate<sub>r</sub> aus allen untersuchten Röhrenblüten bestimmt. Dabei wurde die Formel von CRUDEN (1977) verwendet.

$$\text{P/O-Rate}_r = \frac{\text{Mittlere Pollenkornzahl / Blüte}}{\text{Mittlere Anzahl der Samenanlagen / Blüte}}$$

Blütenökologisch betrachtet stellt ein Capitulum eine Einheit dar. Aufgrund des unterschiedlichen Verhältnisses der Pollenmenge hinsichtlich der einzelnen Röhrenblüte und der Röhrenblüten unter zusätzlicher Berücksichtigung der Zungenblüten, wurde außerdem die P/O-Rate einer Blüte für ein Capitulum (Röhren- und Zungenblüte) ermittelt. Hierfür wurde die Gesamtpollenzahl aller Röhrenblüten eines Capitulums berechnet, dessen Wert anschließend durch die Gesamtzahl an Blüten pro Capitulum dividiert wurde. Da stets nur eine Samenanlage vorkommt entspricht dieses Ergebnis bereits der P/O-Rate einer Einzelblüte eines Capitulums (=P/O-Rate<sub>r+z</sub>). Diese Ermittlung wurde ausschließlich für die Arten mit fertilen Zungenblüten durchgeführt.

$$\text{P/O-Rate}_{r+z} = \frac{\text{Mittlere Pollenkornzahl / Röhrenblüte} \times \text{Mittlere Röhrenblütenzahl / Capitulum}}{\text{Mittlere Gesamtblütenzahl (Röhren- und Zungenblüten) / Capitulum}}$$

### 3.5.2 Bestäubungs- und Reproduktionserfolg

Um eine Vergleichsmöglichkeit der morphologischen und reproduktionsbiologischen Profile in Vivo zu erlangen, sollten die Reproduktionssysteme anhand unterschiedlich angeordneter Bestäubungsexperimente untersucht werden. Dafür wurden folgende Versuche durchgeführt: Test auf Autogamie (Abgeschirmt, unmanipuliert = AU),

Geitonogamie (Abgeschirmt, von Hand selbstbestäubt = AH), und Xenogamie (Unabgeschirmt, unmanipuliert = UU). Außerdem wurde die Relevanz der Capitulagröße bzw. der Schauwirkung und Anlockung von Röhrenblüten (Unabgeschirmt, manipuliert, mit Röhrenblüten = UMR) und von Zungenblüten (Unabgeschirmt, manipuliert, mit Zungenblüten = UMZ; Abgeschirmt, manipuliert, mit Zungenblüten = AMZ) verifiziert. Zudem konnte dadurch eine Aussage über die Fähigkeit der Apomixis sowie über die Fertilität der weiblichen Zungenblüten getroffen werden.

Alle Versuche wurden an jeweils zehn Individuen pro Population durchgeführt und fanden einerseits im Freiland, an ihren natürlichen Standorten und andererseits unter Ausschluss von Bestäubern in einer Phytokammer (Abt. Bio V, Univ. Ulm) statt. Die Pflanzen für die Versuche in der Phytokammer wurden aus Saatgut aufgezogen, welches von den Pflanzen der Originalstandorte stammte. Leider konnten die alpinen Arten dabei nicht zur Blüte gebracht werden und damit die entsprechenden Versuche (AU, AH, AMZ) nicht durchgeführt werden. Ebenso konnten die subalpinen Populationen von *Bellis perennis* und *Erigeron annuus* hinsichtlich dieser Versuche nicht getestet werden.

Alle Capitula wurden kurz vor Beginn ihrer Seneszenz mit Stücken aus Nylonstrumpf locker umhüllt und unterhalb des Köpfchens mit Hilfe eines Wollfadens verschlossen. Dieser diente zum Zwecke des Auffangens der Blüten und sich entwickelnder Achänen. Nach ca. zwei Wochen wurde die Einhüllung jeweils in Stichproben vorsichtig geöffnet, um den Reifegrad der Achänen zu überprüfen. Hier wurde sorgfältig darauf geachtet, keinen Verlust der Blüten oder Achänen zu erleiden. Nachdem alle Achänen eines Capitulum ausgehüllt waren, wurden die eingehüllten Blütenköpfchen von der Pflanze abgetrennt, in Papiertüten gegeben und später ausgezählt. Der jeweilige Reproduktionserfolg konnte ermittelt werden, indem die absolute Anzahl der verblühten Röhren- und Zungenblüten sowie der entwickelten Achänen ausgezählt und deren Anzahl zueinander verglichen wurde. Die daraus resultierende absolute Zahl des Reproduktionserfolges konnte dann in Prozent dargestellt werden.

### 3. 5. 2. 1 Selbst- und Fremdbestäubung

Um die untersuchten Arten auf Selbst- oder Fremdbestäubung hin zu testen, wurden drei verschiedene Versuchsansätze gewählt:

Zunächst wurde die Fremdbestäubung und damit die Bestäubungseffektivität der Blütenbesucher getestet (UU). Hierfür wurden im Freiland zufällig gewählte Capitula kurz vor Beginn der Seneszenz eingestruempft und nach der Fruchtreife geerntet.

Die Autogamie- und Geitonogamiefähigkeit wurde in zwei Experimenten ermittelt: Zum einen wurde die Selbstbestäubung innerhalb einer Blüte getestet, indem Capitula während ihrer gesamten Anthesedauer unter Ausschluss von Bestäubern und unberührt in der Phytokammer gehalten wurden (AU).

Um zum anderen die Fähigkeit zur Geitonogamie zu untersuchen, wurden die Capitula von ebenfalls in der Phytokammer gehaltenen Pflanzen im Abstand von zwei Tagen mechanisch von Hand mit ihrem eigenen Pollen bestäubt. Dies geschah, indem vorsichtig mit einem Zahnstocher über die Röhrenblüten gestrichen wurde, um dadurch die Pollenkörner zu verteilen. Für jede Handbestäubung wurde ein frischer Zahnstocher verwendet und sie wurde während der gesamten Blütezeit der untersuchten Individuen durchgeführt.

### 3. 5. 2. 2 Schauwirkung und Fertilität

Um die Attraktivität beider Blütentypen auf Bestäuber zu testen, wurden die jeweiligen Individuen im Freiland in ihrem Knospenstadium manipuliert. Dabei wurden einerseits alle Zungenblüten entfernt, sodass ausschließlich Röhrenblüten zurückblieben (UMR). Mit diesem Versuchsansatz sollte die Relevanz der Anlockung durch Pollen und Nektar überprüft werden. Andererseits wurden mit Hilfe einer stumpfen Pinzette alle Röhrenblüten entfernt, so dass ausschließlich Zungenblüten am Capitulum verblieben (UMZ). Es wurde darauf geachtet dabei den Blütenboden nicht zu verletzen. In diesem Versuch sollte die Schauwirkung der Zungenblüten in ihrer Capitulum-vergrößernden Funktion sowie deren Musterwirkung getestet werden. Nach der Blühphase wurden alle Individuen eingestumpft und nach der Fruchtreife geerntet. Die Ergebnisse konnten nach ihrer Auswertung mit den Resultaten aus den Versuchen mit unmanipulierten Capitula verglichen werden und damit die Relevanz der einzelnen Blütentypen sowie Rolle als blütenbiologische Einheit verifiziert werden.

Um zu überprüfen, in wie weit die rein weiblichen Zungenblüten der untersuchten Arten fertil bzw. steril sind, wurden in der Phytokammer zusätzliche Individuen manipuliert, indem ihre Röhrenblüten im Knospenstadium entfernt wurden (AMZ). Bildeten sich trotz ausbleibender Blütenbesucher Achänen aus, so konnte davon ausgegangen werden, dass die Blüten fertil und sogar apomiktisch waren. Durch „Zufallsfunde“ während der Auswertung der gesamten Bestäubungsexperimente, konnte darüber hinaus bei einigen Arten die Fertilität ihrer Zungenblüten verifiziert werden, indem an Zungenblüten haftend verbliebene Achänen vorgefunden wurden (bzw. in Fällen von Heterokarpie innerhalb einer Probe).

Leider konnte die Phytokammer nicht gänzlich insektenfrei gehalten werden. Zum einen wurden einige Pflanzen von Blattläusen befallen und zum anderen wurden zahlreiche Ameisen gesichtet. Da diese Experimente dennoch interessante Resultate zeigten, die vor allem großen Aufschluss über deren Selbstbestäubungsverhalten gaben, wurden sie im Gesamtprojekt beibehalten.

## 3.6 Bestäuberbeobachtungen

Um die Blütenbesucher anteilmäßig und in Abhängigkeit der Tageszeit zu erfassen, wurden an unterschiedlichen Tagen zu unterschiedlichen Zeiten 15-minütige Beobachtungen an den Capitula durchgeführt. Diese Versuchsreihe fand 2002 statt und es wurden je Population 25-105 Beobachtungsblöcke (BB) (= 6,25-26,25 h) und insgesamt 612 BB (= 153 h) durchgeführt. In den Beobachtungen wurden, abhängig von der Besucherfrequenz, jeweils 1-13 unterschiedliche, zufällig ausgewählte Capitula gleichzeitig beobachtet. Häufig wurden jedoch während der Dauer von vier Blöcken die gleichen Individuen betrachtet. Die Zuordnung jedes Blütenbesuchers in die jeweilige Insektengruppe wurden vor Ort durchgeführt. Vereinzelt wurden die Blütenbesucher für die spätere Determination gefangen, in Schnappdeckelgläschen gegeben, gekühlt transportiert und anschließend bei -40 °C tiefgefroren. Bei schlechter Witterung (Regen, Schnee sowie Temperaturen unter 5°C) wurden keine Beobachtungen durchgeführt, da bei diesen Verhältnissen der Insektenanflug stark eingeschränkt war, oder die Pflanzen ihre Capitula geschlossen hielten.



Die Daten der Blütenbesuche wurden anschließend auf einen vergleichbaren, einheitlichen Wert umgerechnet („Besucher pro Capitulum pro Stunde“). Verweilten Blütenbesucher länger als die Dauer eines Beobachtungsblockes auf einem Capitulum, so wurde das gleiche Individuum im nächsten Block als neuer Besucher definiert. Für die Auswertung der Blütenbesuche durch Insekten in Abhängigkeit der Tageszeit konnte die Verteilung der Besucher in überlappenden Zeitbereichen nicht exakt eingestuft werden und so fand die Zuteilung entsprechend der zeitlich ähnlichsten Tageszeit statt.

Für jede Population wurde ein Besucherspektrum angefertigt. Da dieses aus den Ergebnissen der Beobachtungsböcke resultiert und während dieser Beobachtungen häufig keine detaillierten Determinationen stattfinden konnten, wurden teilweise ähnliche Tiergruppen in definierte Morphospezies zusammengefasst. Besuchergruppen, welche relativ gering bezüglich des Gesamtspektrums vertreten waren, wurden als „Rest“ und nicht bestimmbare Individuen in der Gruppe „non det.“ zusammengefasst.

Um neben der quantitativen Aussage zusätzlich ein Profil der Qualität und Zusammensetzung der Blütenbesucher einer Population zu erhalten, wurden Bestäuberlisten angefertigt. Hierfür wurden bei jeder Population, im ersten Versuchsjahr (2001) gezielt die blütenbesuchenden Insekten von den Capitula abgesammelt und für eine exakte Bestimmung wie bereits beschrieben transportiert und tiefgefroren. Dabei wurden, falls möglich, geschützte Arten ausgespart. Die Determination der Tiere erfolgte von 2003-2004 und wurde unter Zuhilfenahme von Bestimmungsliteratur durchgeführt (z. B. CHINERY 1986, SCHAEFER 1994, BELLMANN 1995) und fand mit Unterstützung von Spezialisten der jeweiligen Tiergruppe an insgesamt 339 Insekten statt. Die faunistische Nomenklatur beruht auf Angaben der Bestimmungsliteratur und Spezialisten sowie auf verschiedenen Quellen im Internet. Die faunistischen Belegexemplare sind in der Insektensammlung der Abteilung Systematische Botanik & Ökologie, Universität Ulm hinterlegt, während die floristischen Belegexemplare der untersuchten Arten im Herbarium der Universität Ulm hinterlegt sind.

### **3. 7 Auswertung und Statistik**

Die Auswertungen sowie die graphischen Darstellungen der Ergebnisse wurden mit Hilfe des Tabellenkalkulationsprogramms EXCEL® (Microsoft, Washington, USA) und der Statistiksoftware STATISTICA® (Statsoft, Oklahoma, USA) erstellt. Letzteres diente zudem dazu, die Daten unter statistischen Gesichtspunkten auszuwerten sowie Varianzanalysen durchzuführen.

Die Verteilungsvariante der ermittelten Variablen wurde deskriptiv mit Hilfe eines KOLMOGOROV-SMIRNOV/LILLIEFORS-Normalverteilungstest geprüft. Da nicht normal verteilte Werte stark dominierten, wurde für alle Daten nichtparametrisch verfahren. Bei unabhängigen Stichproben wurde ein Vergleich mit Hilfe eines MANN-WHITNEY-U-Test durchgeführt. Sollten mehr als zwei Stichproben miteinander verglichen werden, wurde ein KRUSKAL-VALLIS-ANOVA Test angewendet.

Hinsichtlich des Grades von Signifikanzen wurde generell vorgegeben:

$p > 0,05$  = nicht signifikant

$p < 0,05$  = signifikant (\*)

$p < 0,01$  = hochsignifikant (\*\*)

$p < 0,001$  = höchst signifikant (\*\*\*)

Für orientierendes Testen ohne Adjustierung sollte jedoch nicht außer Acht gelassen werden, dass hierbei kein Beweis, sondern lediglich eine Tendenz aufgezeigt wird. Daher muss bei der Interpretation multipler Tests eine Signifikanz in der Form betrachtet werden, dass hierbei eine Fragestellung aufgeworfen und somit eine Hypothese generiert wird (GAUS & HÖGEL 2002).

Die Zusammensetzung des Besucherspektrums einer Population wurde hinsichtlich ihrer Differenzen anhand einer quantitativen Berechnung des nach BRAY & CURTIS (1957) modifizierten SORENSON-Index ermittelt. Hierfür wurden die Absolutwerte der pro Population und pro Spezies beobachteten Blütenbesucher auf den einheitlichen Wert „pro Capitulum und pro Stunde“ umgerechnet. Der Index erlaubt den Vergleich verschiedener Standorte im Bezug auf die Ähnlichkeiten der Zusammensetzung des Besucherspektrums. So wurden im Rahmen dieser Arbeit alle Arten- bzw. Gattungspaare verglichen. Außerdem wurde die Anzahl aller Individuen einer Besuchergruppe pro Höhenstufe zusammengefasst (collin, subalpin, alpin) und vergleichend betrachtet. Die Besuchergruppe „non det.“ wurde aufgrund der fehlenden Vergleichbarkeit hierbei nicht mitberücksichtigt.

Für den SORENSON-Index gilt:

Index = 0 = absolute Unähnlichkeit der Parameter

Index = 1 = absolute Übereinstimmung der Parameter

Nach MAGURRAN (1988) wurde dabei folgende Formel verwendet:

$$C_N = \frac{2j_N}{a_N + b_N}$$

$a_N$  = Gesamtzahl der Individuen aller Spezies an Standort A

$b_N$  = Gesamtzahl der Individuen aller Spezies an Standort B

$j_N$  = Summe der jeweils kleineren der beiden Häufigkeiten einer Spezies (die auf Standort A+B vorkommt)

Bei allen Auswertungen ist zu berücksichtigen, dass Zahlenangaben zwei Stellen nach dem Komma bei Werten von 5 und >5 aufgerundet wurden. Sämtliche Rohdatentabellen für die graphischen Abbildungen und Tabellen, sind als EXCEL-Tabellen auf CD-Rom als Anlage beigefügt. Die Bildbearbeitung wurde mit PHOTOSHOP® (Adobe, California, USA) und FREEHAND® (Macromedia, California, USA) durchgeführt.

---

## **4. ERGEBNISSE**

---

### **4.1 Phänologie und Morphologie**

---

#### **4.1.1 Blühphänologie der Populationen**

---

##### **4.1.1.1 Vergleich der Arten**

Die Blühdauer der beiden Populationen von *Aster bellidiastrum* war etwa gleich lang, jedoch bildeten die Pflanzen des subalpinen Standorts doppelt so viele Capitula, als die alpinen Individuen (Abb. 15, 16).

Die Blütezeit der subalpinen Population von *A. bellidiastrum* (AbI) hatte ab ihrem Blühhöhepunkt eine Blühdauer von 20 Tagen (26. Mai bis 14. Juni); (Abb. 15). Bereits zu Beginn der Datenaufnahme blühten 5,8 Capitula pro m<sup>2</sup> (n=4). Bis zum 17. Mai blühten ausschließlich die periphere Blühkreise (PeBk) der Capitula von AbI. Ab dem 21. Mai war die Blüte soweit fortgeschritten, dass insgesamt 25,5 Capitula pro m<sup>2</sup> blühten. Von diesen hatten 6,3 Capitula pro m<sup>2</sup> bereits die zentralen Blütenkreise (ZeBk) geöffnet. Der Blühhöhepunkt der Population wurde am 26. Mai erreicht (28,5 Cap/m<sup>2</sup>), an dem der Anteil von Individuen mit zentral geöffneten Blütenkreisen mit 23 Capitula gegenüber 5,5 Capitula mit peripher geöffneten Blütenkreisen vorherrschte. Ab diesem Tag nahm die Anzahl blühender Capitula stark ab, es waren nur mehr Capitula mit zentral geöffneten Blühkreisen vorhanden. Am 18. Juni waren alle Individuen verblüht.

Die alpine Population von *A. bellidiastrum* (AbN) hatte zu Beginn der Phänologieaufnahme am 27. Juni 2001 bereits 11,9 in der Blühphase befindlichen Capitula pro m<sup>2</sup> (n=8) (Abb. 15). Die Blühdauer der Population ab dem Zeitpunkt des Blühgipfels dauerte 25 Tage (1. Juni - 25. Juli 2001). Die Anzahl der Individuen mit peripher geöffneten Blütenkreisen nahm ab dem Blühmaximum (13,3 Cap/m<sup>2</sup>) stetig ab und ab dem 19. Juli waren nur mehr zentral blühende Capitula von AbN zu beobachten, bis am 29. Juli schließlich das Blühen der Population beendet war.

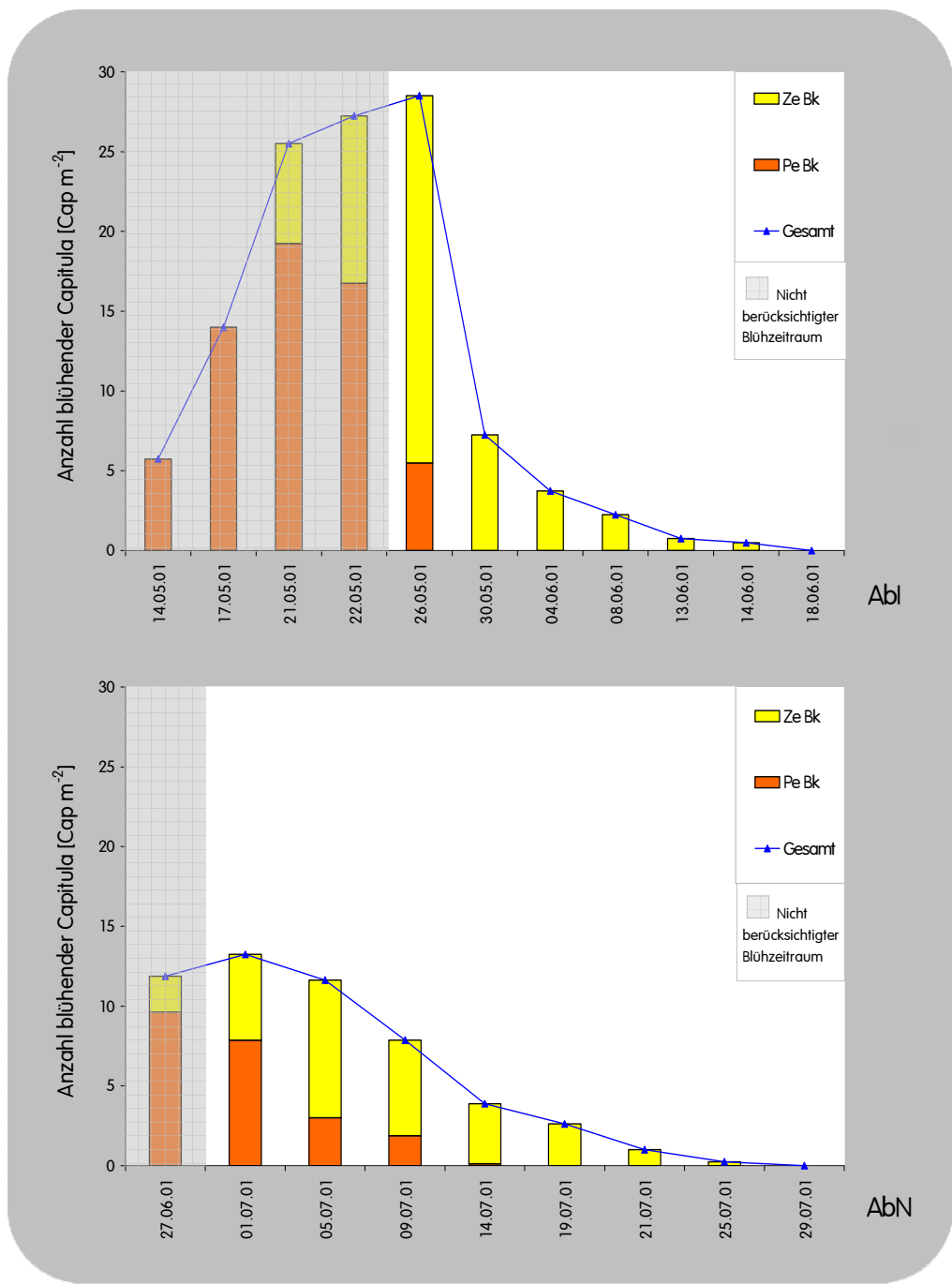


Abb. 15: Blühphänologie der subalpinen (AbI) und alpinen (AbN) Populationen von *Aster bellidiastrum* (PeBk= Periphere Blütenkreise, ZeBk=Zentrale Blütenkreise).

Der Blühverlauf der subalpinen (AbI) und alpinen (AbN) Populationen von *Aster bellidiastrum* war zeitlich versetzt (Abb.16). Die subalpine Population AbI hatte während ihres Blühhöhepunkts nahezu doppelt so viel blühende Capitula pro m<sup>2</sup> (28,5) als die alpine Population AbN (13,3). Die Blühdauer der alpinen Population war etwas länger (vgl. Abb. 15).

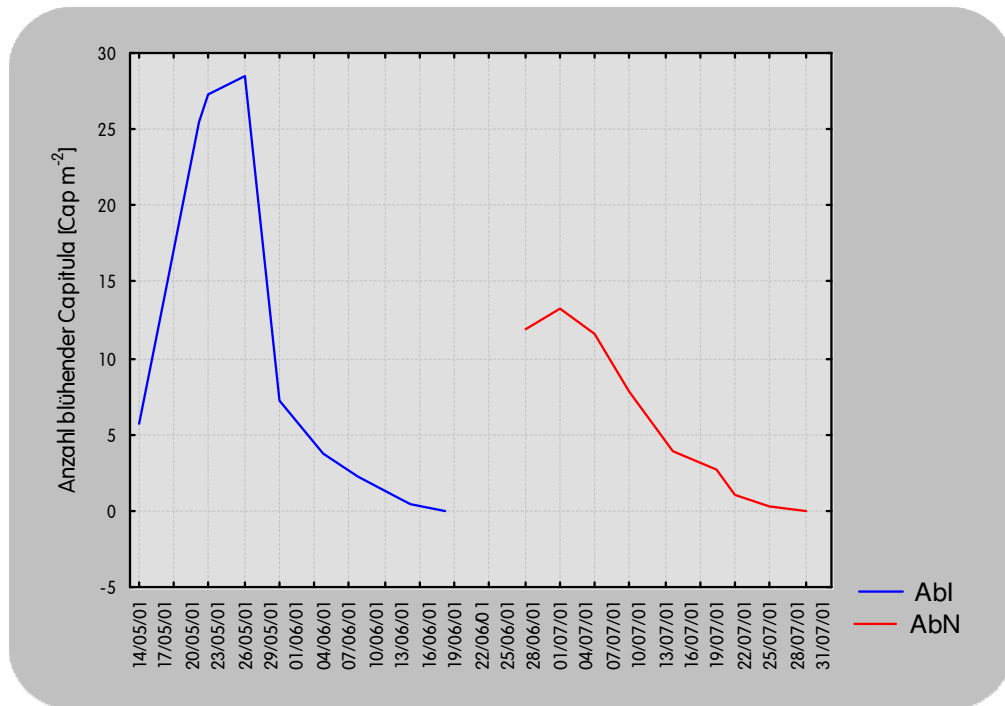


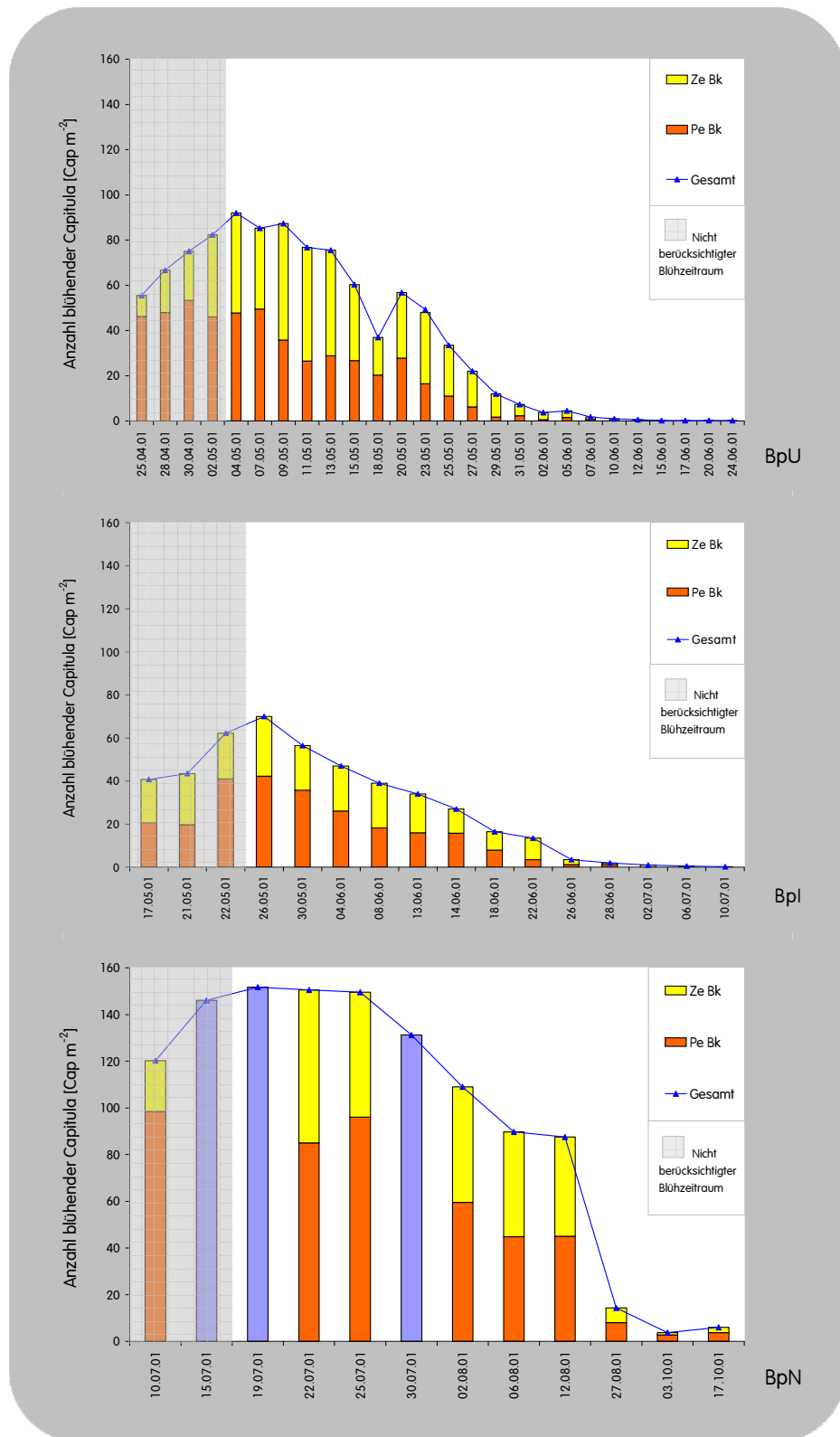
Abb.16: Blühverlauf der subalpinen (AbI) und alpinen (AbN) Populationen von *Aster bellidiastrum*.

Die Blühphänologie auf Populationsebene von *Bellis perennis* wurde auf drei verschiedenen Höhenstufen untersucht und verhielt sich sehr unterschiedlich (Abb. 17, 18).

Die colline Population von *B. perennis* BpU blühte ab dem Blühmaximum 52 Tage lang. Am ersten Aufnahmetag befanden sich bereits 55,5 Capitula pro m<sup>2</sup> (n=4) in der Anthese (Abb. 17). Dabei betrug der Anteil an Capitula mit peripher blühenden Kreisen 46,3 pro m<sup>2</sup>, während insgesamt 9,3 Capitula pro m<sup>2</sup> ihre Blütenkreise im Zentrum geöffnet hatten. Am 4. Mai war der Blühhöhepunkt mit insgesamt 92 Capitula pro m<sup>2</sup> erreicht, dessen Blühstadien (PeBk/ZeBk) sich nahezu gleichmäßig aufteilten: 47,8 Capitula hatten ihre periphere Blütenkreise und 44,3 Capitula ihre zentrale Blütenkreise geöffnet. Ab dem zweithöchsten Blühmaximum fünf Tage später (87,3 Cap/m<sup>2</sup>) nahm die Anzahl der blühenden Capitula stetig ab; Die Individuen mit zentral geöffneten Blütenkreisen nahmen zu, während jene mit peripher offenen Blüten abnahmen. Vom 31. Mai bis zum 24. Juni blühten schließlich nur noch vereinzelte Individuen.

Die subalpine Population von *B. perennis* (Bpl) blühte 46 Tage lang (26. Mai bis 10. Juli); (Abb. 17). Der Blühverlauf war ähnlich dem der collinen Population (BpU). Zu Beginn der Datenaufnahme waren 40,8 Capitula pro m<sup>2</sup> geöffnet (n=4). Die Anzahl der Capitula mit peripher geöffneten Blüten war nahezu gleich der mit zentral geöffneten (PeBk=20,8; ZeBk=20,0 Capitula pro m<sup>2</sup>). Am 26. Mai war der Blühgipfel mit insgesamt 70 Capitula pro m<sup>2</sup> erreicht. An diesem Tag war allerdings die Anzahl der Capitula, die noch in den äußeren Blütenkreisen blühten (42,3 Cap/m<sup>2</sup>) weitaus höher als die mit zentral blühenden Kreisen (27,8 Cap/m<sup>2</sup>). Von diesem Zeitpunkt an nahm das Blühen stetig ab und in den letzten 13 Tagen der Blühphase von Bpl blühten nur noch einzelne Capitula.

Die alpine Population von *B. perennis* (BpN) blühte im Vergleich mit der collinen und subalpinen Population am längsten mit einer Dauer ab ihrem Blühpeak von 91 Tagen (19. Juli bis 17. Oktober); (Abb. 17). Sie begann mit 120,3 Capitula pro m<sup>2</sup> (n=4) zu blühen und hatte ihren Blühhöhepunkt am 19. Juli mit 151,8 blühenden Capitula pro m<sup>2</sup> und hatte im Vergleich zu den anderen beiden Populationen damit auch die höchste Anzahl an Capitula zu verzeichnen. Die rasche Abnahme an blühenden Capitula ab dem 27. August resultiert aus einer Aufnahmepause von 15 Tagen. Zwischen dem 2. und 4. September kam es zum überraschenden Schneefall am Standort Nebelhorn, welcher die Aufnahmefläche drei Wochen lang überdeckte und erst Anfang Oktober geschmolzen war, sodass die letzten Individuen am 3. Oktober bis 17. Oktober erfasst wurden.



**Abb.17: Blühphänologie der collinen (BpU), subalpiner (Bpl) und alpiner (BpN) Populationen von *Bellis perennis*** (PeBk=Periphere Blütenkreise, ZeBk=Zentrale Blütenkreise, blaue Balken=Gesamtmenge ohne Unterteilung der Blütenphasen).



Im Vergleich der Blühverläufe der drei Populationen von *Bellis perennis* wurden folgende Merkmale ermittelt (Abb. 18): Insgesamt währte die Blühdauer der alpinen Population mit 91 Tagen doppelt so lang wie jeweils die der collinen und subalpinen Höhenstufen (52 und 46 Tage). Zudem blühte die alpine Population (BpN) mit fast doppelt so vielen Capitula ( $151,8 \text{ Cap/m}^2$ ) wie die colline Population BpU ( $92 \text{ Cap/m}^2$ ) und die subalpine Bpl ( $70 \text{ Cap/m}^2$ ). Da sich alle drei Populationen zu Beginn der Phänologieaufnahmen bereits im letzten Drittel des Kurvenanstieges befanden, kann davon ausgegangen werden, dass sich Bpl und BpN zeitlich überlappten und BpU und Bpl sogar größere zeitliche Überschneidungen zeigten, als dargestellt.

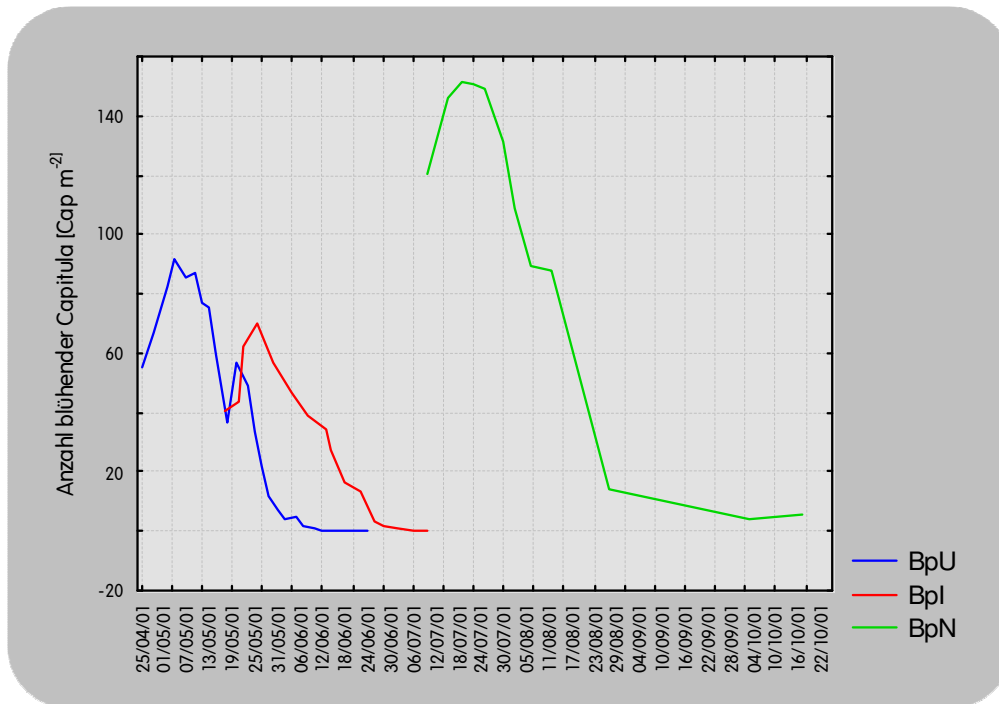


Abb.18: Blühverlauf der collinen (BpU), subalpinen (Bpl) und alpinen (BpN) Populationen von *Bellis perennis*.

Drei *Chrysanthemum*-Arten wurde an vier Standorten auf drei Höhenstufen untersucht: Die Blühphänologie der alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und (CatN) *Chrysanthemum atratum* sind in Abb. 19 dargestellt. Ein Vergleich der Blühverläufe dieser Populationen mit den beiden Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* (CIU und CII) ist in Abb. 21 veranschaulicht.

Mit der Aufnahme der Blühphänologie der alpinen Population *C. alpinum* (CaNZ) wurde erst kurz vor ihrem Blühhöhepunkt begonnen und dauerte 58 Tage (1. Juli bis 27. August); (Abb.19). Zu diesem Zeitpunkt waren  $12,0 \text{ Capitula pro m}^2$  ( $n=8$ ) in Blüte, die beide Blühphasen in gleicher Menge aufwiesen (je  $6,0 \text{ PeBk}$  und  $\text{ZeBk Capitula pro m}^2$ ). *Chrysanthemum alpinum* hatte als einzige Population zwei deutliche Blühgipfel. Dabei war das zweite Blühmaximum ( $5,3 \text{ Cap/m}^2$ ) nur halb so hoch wie das erste.

Die alpine Population *C. atratum* (CatN) blühte nur 24 Tage (14. Juli bis zum 12. August), bildete jedoch im Blühmaximum viermal so viele Capitula als *C. alpinum* (Abb. 19). Der Blühhöhepunkt wurde am 14. Juli erreicht. Hierbei waren unter den insgesamt  $41,8$  geöffneten Capitula pro  $\text{m}^2$  ( $n=4$ )  $18$  Capitula, die äußere Blütenkreise geöffnet hatten und  $23,8$  Capitula, deren zentrale Kreise blühten. Zunächst sank die Anzahl

blühender Capitula in der Population leicht und ab dem 29. Juli stark ab, bis zehn Tage später keine blühenden Individuen mehr zu beobachten waren.

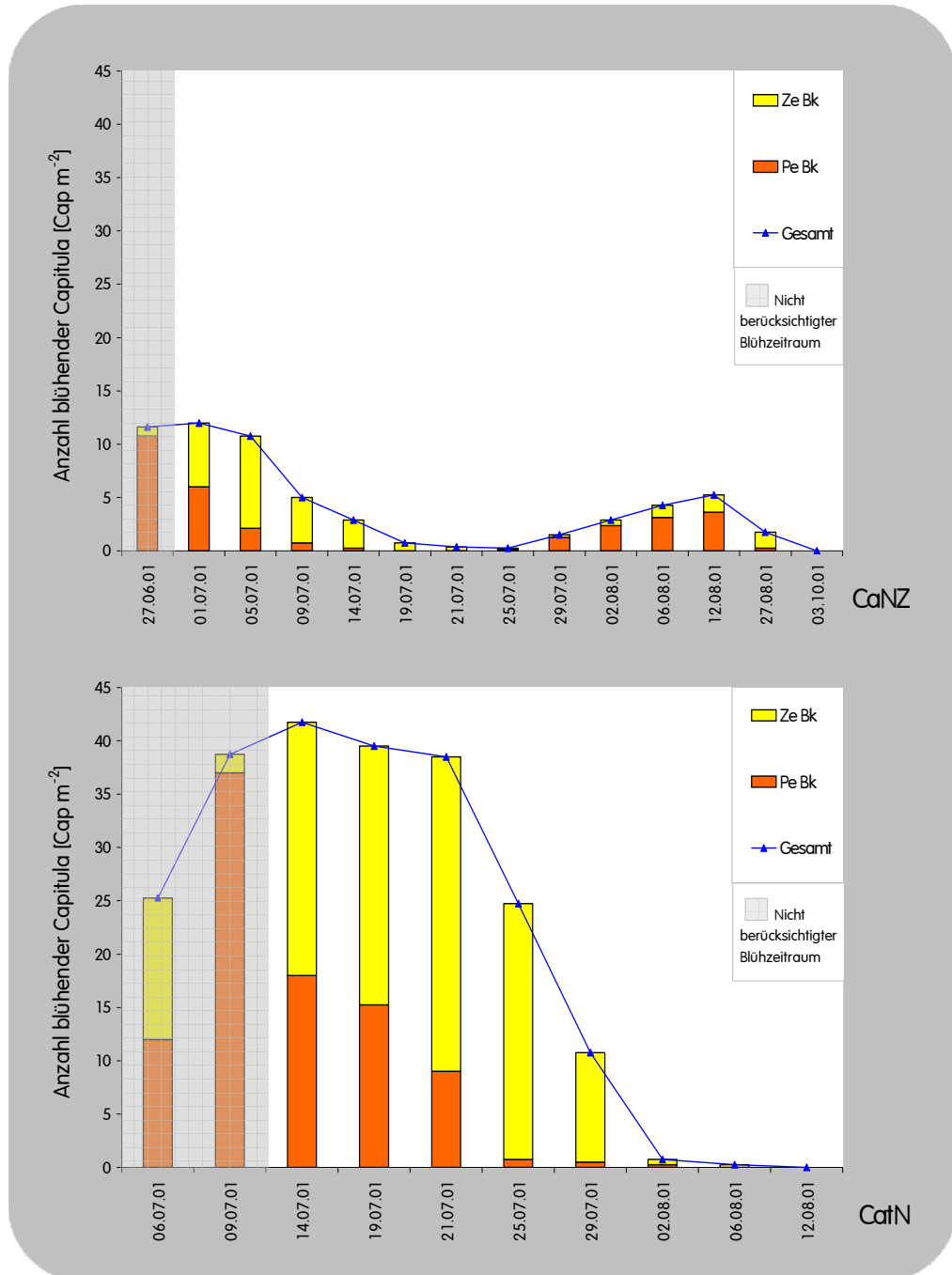
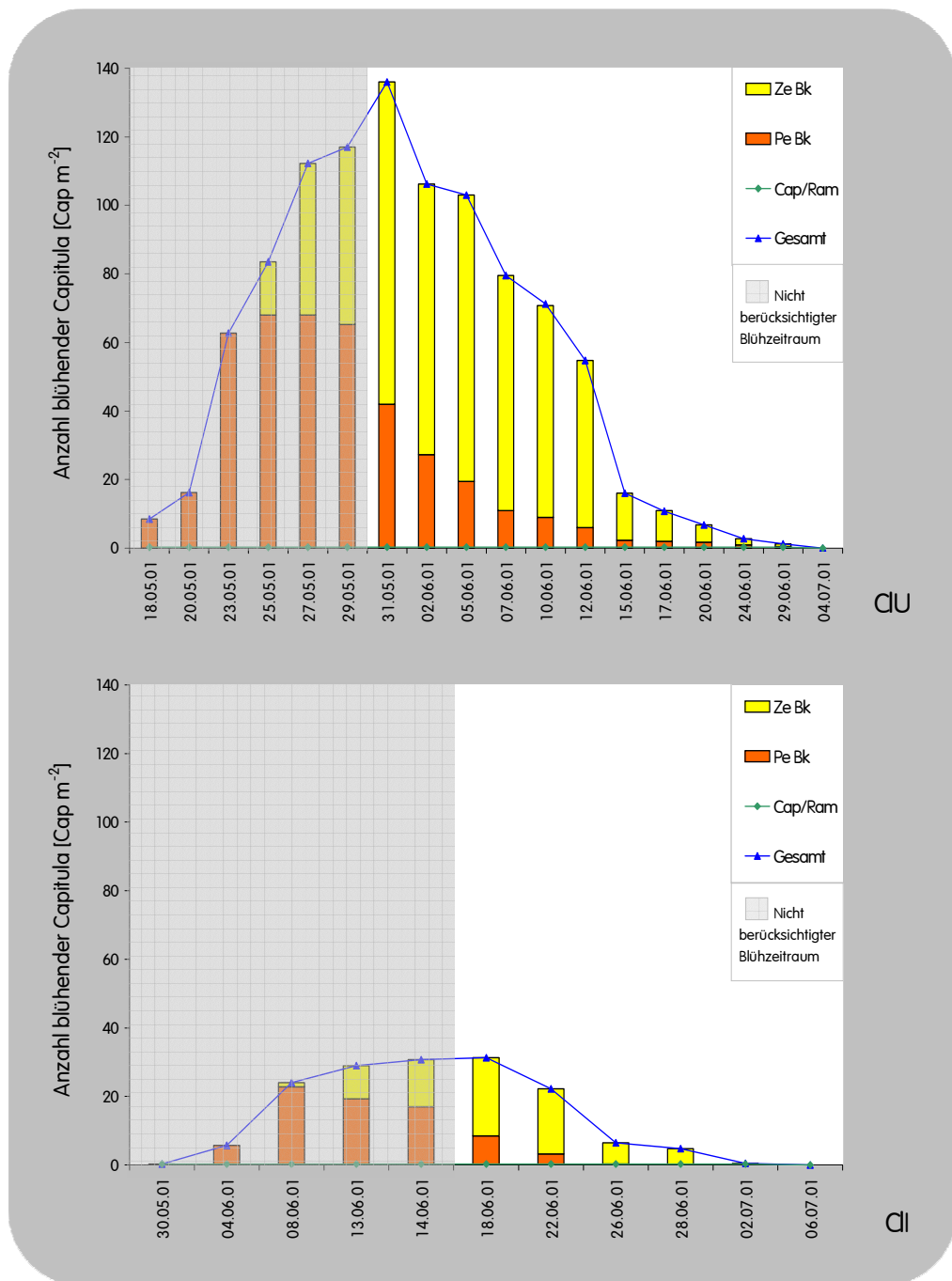


Abb.19: Blühphänologie der alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *Chrysanthemum atratum* (CaTN); (PeBk=Periphere Blütenkreise, ZeBk=Zentrale Blütenkreise).

Die colline Population von *Chrysanthemum leucanthemum* (CIU) hatte ab ihrem Blühgipfel eine Blühdauer von 30 Tagen (Abb. 20). Noch bevor das Blühmaximum mit 136 Capitula pro m<sup>2</sup> (n=4, PeBk=42 Cap/m<sup>2</sup>, ZeBk=94 Cap/m<sup>2</sup>) erreicht wurde, nahm die Anzahl an Capitula mit offenen äußeren Blütenkreisen bereits ab, während die Individuen mit blühenden zentralen Blütenkreisen zunahm, bis schließlich ab dem 4. Juli keine Capitula mehr aufblühten. Anfangs waren 1,0 Capitula pro Ramet je m<sup>2</sup> zu verzeichnen. Ab dem 27. Mai stieg die Anzahl nur gering (1,1 Cap/Ramet/m<sup>2</sup>). Ab dem 20. Juni blühte wiederum nur 1,0 Capitula pro Ramet pro m<sup>2</sup>.

Die subalpine Population von *C. leucanthemum* (CII) hatte eine vergleichsweise halb so lange Blühdauer (15 Tage). Zudem bildete sie um ein Vielfaches weniger blühende Capitula als die colline Population CIU (Abb. 20). Die Blühphase der Population begann am 30. Juni mit 0,3 blühenden Capitula pro Ramet und pro m<sup>2</sup> (n=4). Mit 31,3 blühenden Capitula pro m<sup>2</sup> wurde am 18. Juni der Blühhöhepunkt erreicht. Ähnlich wie bei der collinen Population CIU nahmen die Capitula mit offenen peripheren Blühkreisen bereits vor Erreichen dieses Blühpeaks ab, während die zentralen Blühkreise zunahmen. Am 22. Juni blühten 22,3 Capitula pro m<sup>2</sup> (PeKr=3,3 Cap/m<sup>2</sup>; ZeBk=19,0 Cap/m<sup>2</sup>), zwei Tage später fiel die Anzahl blühender Individuen auf 6,5 Capitula pro m<sup>2</sup> (PeKr=0,3 Cap/m<sup>2</sup>; ZeBk=6,3 Cap/m<sup>2</sup>) ab und nach weiteren 12 Tagen war die Blütezeit beendet. Zu Beginn der Datenaufnahme waren 1,0 Capitula pro Ramet je m<sup>2</sup> zu verzeichnen, ab dem 13. Juni stieg die Anzahl an und erreichte am 26. Juni den maximalen Wert von 1,2 Capitula pro Ramet pro m<sup>2</sup>. Am vorletzten Aufnahmetag (2. Juli) fiel die Anzahl blühender Capitula pro Ramet pro m<sup>2</sup> erneut auf 1,0 ab.



**Abb. 20: Blühphänologie der collinen (CIU) und subalpinen (CII) Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum*** (PeBk=Periphere Blütenkreise, ZeBk=Zentrale Blütenkreise, Cap/Ram=Capitula pro Ramet).

Das Blühen der beiden alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum*, *C. atratum* sowie der collinen und subalpinen Populationen von *C. leucanthemum* überlappte sich zeitlich (Abb. 21). Am intensivsten blühte die colline Population von *C. leucanthemum* (136 Cap/m<sup>2</sup>). Wesentlich weniger Capitula blühten in der alpinen Population *Chrysanthemum atratum* (41,8 Cap/m<sup>2</sup>), noch geringer war die Anzahl blühender Capitula der

subalpinen Population *C. leucanthemum* (31,1 Cap/m<sup>2</sup>) und die alpine Population *C. alpinum* hatte nur 12,0 blühende Capitula pro m<sup>2</sup>, was knapp 1/11 im Vergleich zur collinen Population von *C. leucanthemum* ausmacht. *C. alpinum* hatte im Vergleich aller vier Populationen jedoch die weitaus längste Blühdauer mit 58 Tagen.

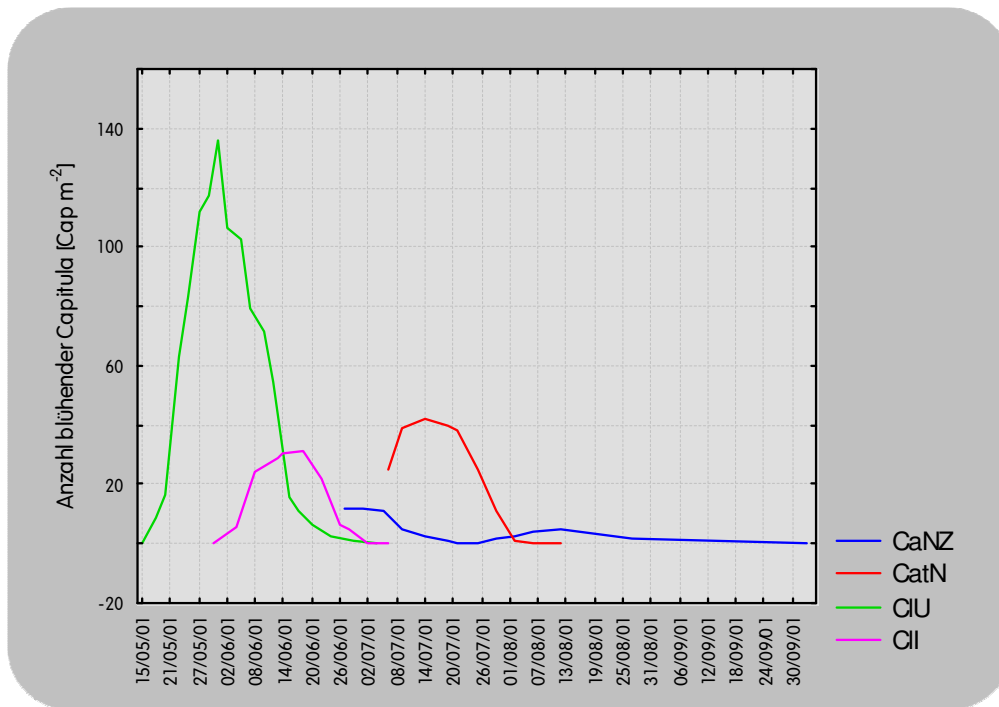
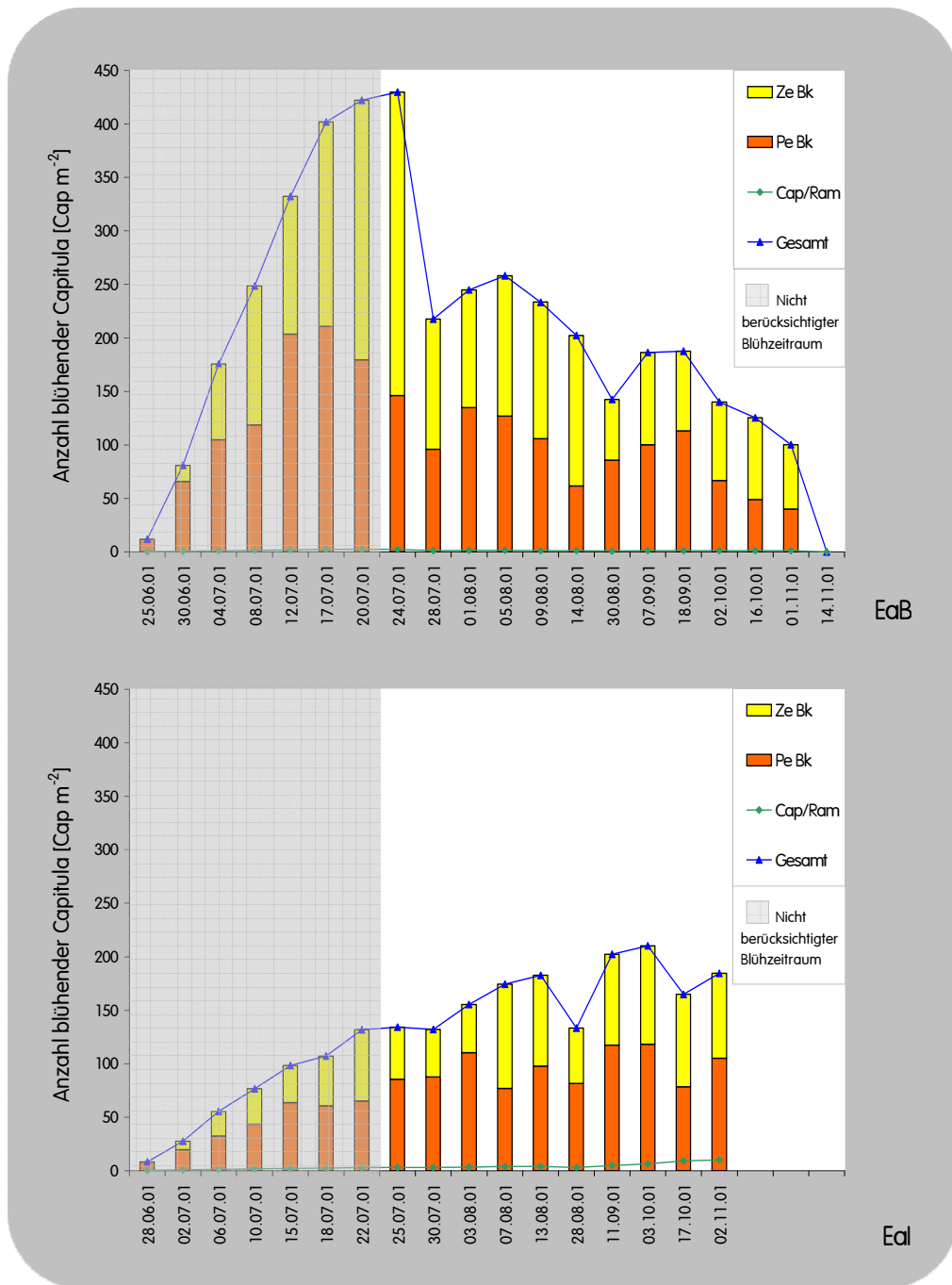


Abb. 21: Blühverlauf der alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *Chrysanthemum atratum* (CatN), sowie der collinen (CIU) und subalpinen (CII) Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum*.

Die Blühphänologie von *Erigeron annuus* zeigt am collinen (EaB) und am subalpinen (EaI) Standort jeweils einen Verlauf mit drei Blühmaxima (Abb. 22).

Die colline Population von *E. annuus* (EaB) blühte ab ihrem ersten Blühgipfel (429,8 Cap/m<sup>2</sup>, n=4) 101 Tage lang (24. Juli bis 1. November); (Abb. 22). Unter den blühenden Capitula waren zu diesem Zeitpunkt 146,3 mit peripher blühenden Kreisen und 283,5 mit zentral blühenden Kreisen. Die Capitulazahl pro Ramet stieg von anfänglich 0,3 auf 2,5 Cap/Ramet/m<sup>2</sup>. Der zweite Blühgipfel (5. August) war etwas kleiner als der erste (258 Cap/m<sup>2</sup>). Zu diesem Zeitpunkt war die Anzahl der Capitula mit peripher und zentral blühenden Kreisen nahezu gleich (PeKr=127,0 Cap/m<sup>2</sup>, ZeBk=131,0 Cap/m<sup>2</sup>). Der dritte Blühpeakl (7. September) zeigte mit einer Capitulazahl von 186,3 pro m<sup>2</sup> 100,3 Capitula mit geöffneten peripheren Blühkreisen und 86,0 Capitula mit geöffneten zentralen Blühkreisen. Die Capitulazahl pro Ramet war beim ersten Blühmaximum (24. Juli) am höchsten (2,5 Cap/Ramet/m<sup>2</sup>) und fiel am 5. August auf 1,5 Capitula pro Ramet pro m<sup>2</sup> und am 7. September auf 1,3 Capitula pro Ramet pro m<sup>2</sup> ab. Der innerhalb der letzten 13 Aufnahmetage relativ steile Abfall auf Null, resultiert aus Frost und Schnee, die das Ende der Blüte der Population EaB herbeiführten.

Die subalpine Population von *Erigeron annuus* (Eal) begann mit ihrer Blühphase am 28. Juni und zeigte ab dem ersten Blühgipfel in insgesamt 101 Tagen drei kleine Blühmaxima (Abb. 22). Die Blüte der Population wurde durch eine äußere Störung am 2. November 2001 verfrüht beendet. Im Vergleich zu der collinen Population erreichte die subalpine ihren Blühgipfel langsamer. Dieser wurde am 25. Juli erreicht ( $134,3 \text{ Cap/m}^2$ ,  $n=4$ ). Dabei hatten  $85,4$  Capitula ihre äußeren Blühkreise geöffnet und  $48,9$  Capitula ihre zentralen. Zu diesem Zeitpunkt waren  $2,9$  Capitula pro Ramet pro  $\text{m}^2$  zu verzeichnen. Der zweite Blühhöhepunkt (13. August), mit  $182,8$  Capitula pro  $\text{m}^2$ , zeigte  $4,1$  Capitula pro Ramet. In  $97,7$  Capitula waren die peripheren Blütenkreise und in  $85,1$  Capitula die zentralen Kreise geöffnet. Nach 51 Tagen (3. Oktober) erreichte die Population ihr drittes und höchstes Blühmaximum ( $210,3 \text{ Cap/m}^2$ ;  $6,5 \text{ Cap/Ramet/m}^2$ ). Dabei hatten  $118,2$  Capitula ihre periphere Kreise in Blüte, während  $92,1$  Capitula ihre inneren Blütenkreise geöffnet hatten. Es muss berücksichtigt werden, dass ab diesem Aufnahmetag das Plot T1 durch eine äußere Störung nicht mehr vorhanden war und die Anzahl an Capitula demnach sogar noch höher liegen würde. Ab dem 17. Oktober waren auf T4 von insgesamt 13 Ramets nur noch 8 vorhanden und ab dem 2. November waren weitere Verluste durch äußere Störungen zu verzeichnen. Es kann jedoch davon ausgegangen werden, dass die Blühphase der Population Eal ohne Störfaktoren länger gewährt hätte, als die der Population EaB.



**Abb. 22: Blühphänologie der collinen (EaB) und subalpinen (EaI) Populationen von *Erigeron annuus*** (PeBk=Periphere Blütenkreise, ZeBk=Zentrale Blütenkreise, Cap/Ram=Capitula pro Ramet).

Der Blühverlauf der beiden Populationen von *Erigeron annuus* zeigt große Ähnlichkeit (Abb. 23). Beide begannen und beendeten ihre Blühphase zeitgleich (je 101 Tage). Zwar wurde die subalpine Population von *E. annuus* (EaI) durch unnatürliche Faktoren in ihrer Blüte gestört, jedoch wäre vermutlich, wie bei der collinen Population EaB die Blütezeit ebenfalls auf natürliche Weise durch Winterfrost beendet gewesen. Die Anzahl blühender Capitula



zum Zeitpunkt des Blühhöhepunkts war bei der collinen Population EaB etwa doppelt so hoch ( $429,8 \text{ Cap/m}^2$ ) als bei der subalpinen Population Eal ( $210,3 \text{ Cap/m}^2$ ). Ein weiterer Unterschied lag darin, dass der Blühhöhepunkt bei der collinen Population im ersten Drittel der Blühphase lag und bei der subalpinen Population im letzten Drittel.

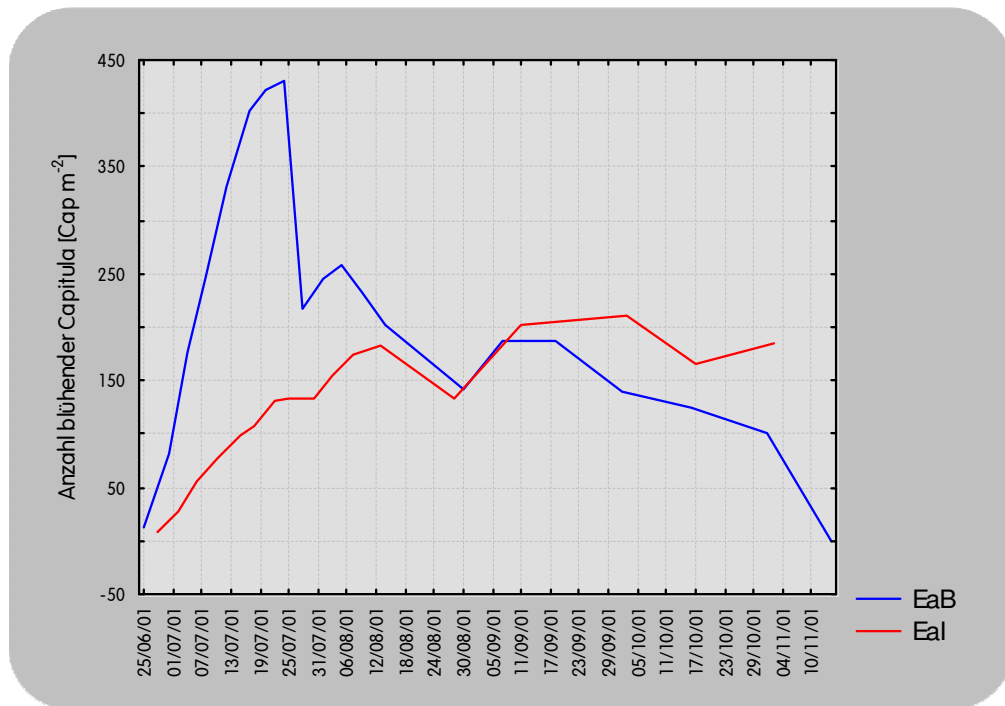


Abb. 23: Blühverlauf der collinen (EaB) und subalpinen (Eal) Populationen von *Erigeron annuus*.

Die Blühphase von *Matricaria inodora* in der collinen Höhenstufe (MiH) dauerte 29 Tage (17. Juli bis 14. August 2001); (Abb. 24). Die Population erreichte ihr Blühmaximum am 17. Juli mit einer Gesamtzahl von  $697,0 \text{ Capitula pro m}^2$  ( $n=4$ ). Dabei waren  $374,5 \text{ Capitula}$  mit peripher geöffneten Blütenkreisen und  $322,5 \text{ Capitula}$  mit zentral blühenden Kreisen zu beobachten. Die Anzahl der Capitula pro Ramet betrug  $8,9 \text{ pro m}^2$ . Von diesem Tag an sank die Zahl blühender Individuen stark ab und während am vorletzten Aufnahmetag (14. August) noch  $55,3 \text{ Capitula pro m}^2$  blühten ( $2,1 \text{ Cap/Ramet/m}^2$ ;  $\text{PeBk}=26,3 \text{ Cap/m}^2$ ;  $\text{ZeBk}=29 \text{ Cap/m}^2$ ), hatte die Population 15 Tage später am 29. August ihre Blütezeit beendet. Dieser starke Abfall im Blühgeschehen wurde nicht zuletzt dadurch verursacht, dass die Pflanzen auf den Plots T1 und T2 vertrockneten und die Plots T3 und T4 abgemäht worden waren.

Die subalpine Population von *M. inodora* (Mil) blühte ab dem Blühgipfel doppelt so lang (66 Tage) als die colline Population. Der Blühhöhepunkt wurde am 13. August mit  $102,8$  blühenden Capitula pro  $\text{m}^2$  ( $n=4$ ) erreicht. Zu diesem Zeitpunkt waren  $1,2 \text{ Capitula pro Ramet pro m}^2$  ausgebildet.  $42,5 \text{ Capitula}$  hatten ihre peripheren Blütenkreise und  $60,3 \text{ Capitula}$  die zentralen Blütenkreise geöffnet. Nach diesem Tag nahm die Anzahl blühender Individuen stark ab und am 2. November waren keine blühenden Capitula mehr vorhanden. Zwar wurde Plot T4 an diesem letzten Aufnahmetag zu  $\frac{3}{4}$  mit Erde aufgeschüttet vorgefunden, jedoch kann aufgrund

der zurückgebliebenen Individuen geschlossen werden, dass die Blüte der Population auch ohne diesen Störfaktor beendet war.

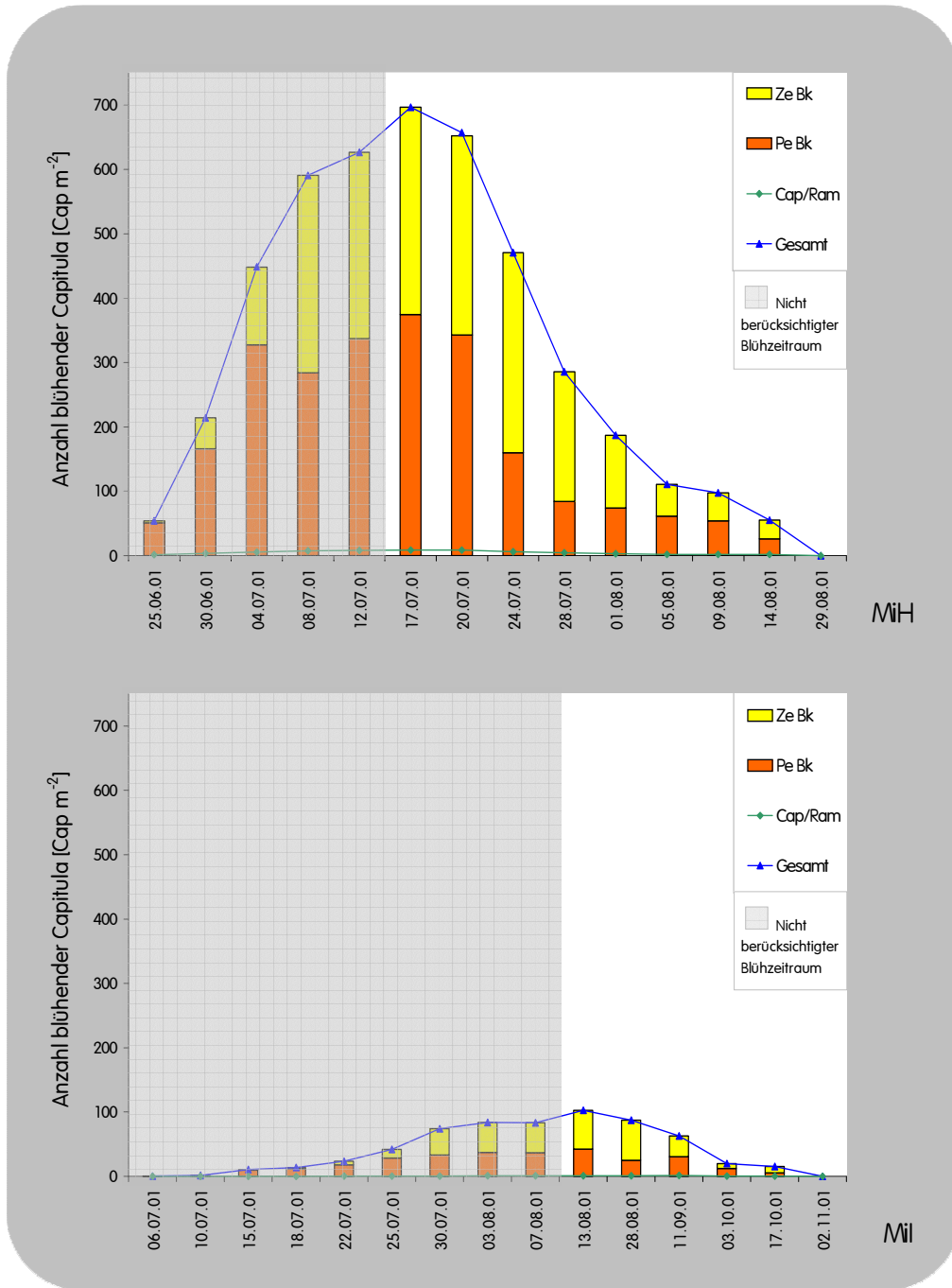


Abb. 24: Blühphänologie der collinen (MiH) und subalpinen (Mil) Populationen von *Matricaria inodora* (PeBk=Periphere Blütenkreise, ZeBk=Zentrale Blütenkreise, Cap/Ram=Capitula pro Ramet).

Die Blühverläufe der beiden Populationen von *Matricaria inodora* waren auffallend unterschiedlich (Abb. 25). Die subalpine Population (Mil) blühte fast doppelt so lang wie die colline Population (MiH). Zum Zeitpunkt ihrer Blühgipfel hatte die kürzer blühende, colline Population eine siebenfach höhere Anzahl blühender Capitula ( $697 \text{ Cap/m}^2$ ) als die subalpine Population ( $102,8 \text{ Cap/m}^2$ ). Beide Populationen überlappten sich in ihrem Blühverlauf. Dabei begann die Population Mil ihr Blühen bereits im ersten Drittel der Blühphase von MiH, die zu diesem Zeitpunkt bereits kurz vor ihrem Blühhöhepunkt stand.

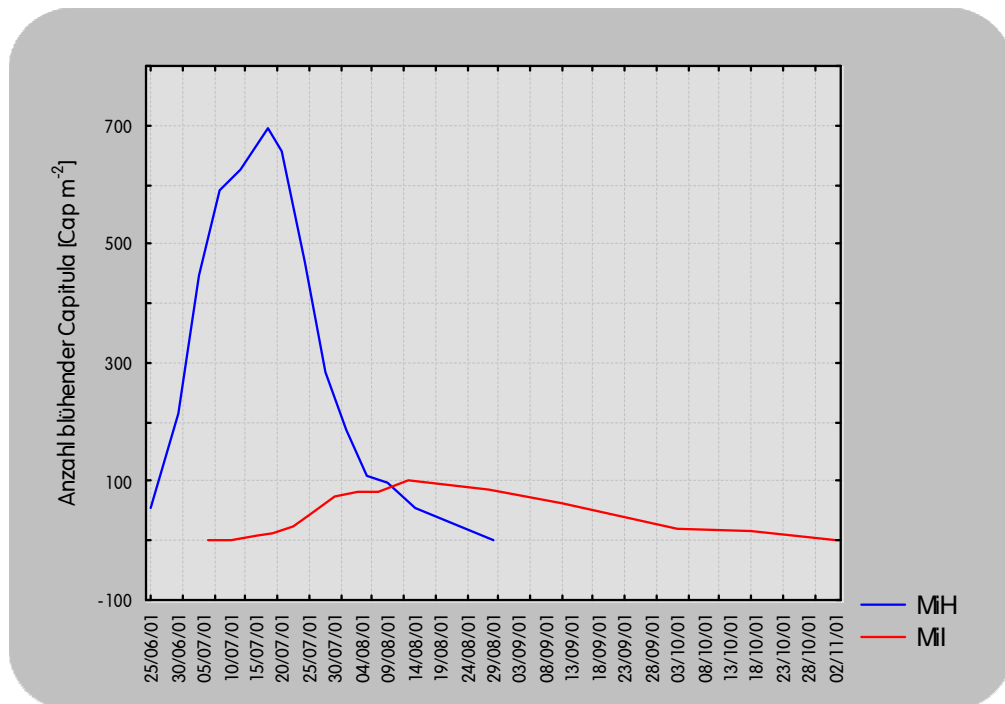


Abb. 25: Blühverlauf der collinen (MiH) und subalpinen (Mil) Populationen von *Matricaria inodora*.

#### 4. 1. 1. 2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Wird die Blühdauer aller Populationen an ihrer jeweiligen Höhenstufe betrachtet, zeigen sich folgende Tendenzen (Abb. 26): Die collinen Populationen hatten im Median eine Blühdauer von 41 Tagen ( $n=4$ ), während die alpinen Populationen nahezu gleich lang blühten (41,5 Tage;  $n=5$ ). Mit 46 Blühtagen lagen die subalpinen Populationen am höchsten. Statistisch ergaben sich jedoch zwischen allen drei Höhenstufen keine signifikanten Unterschiede.

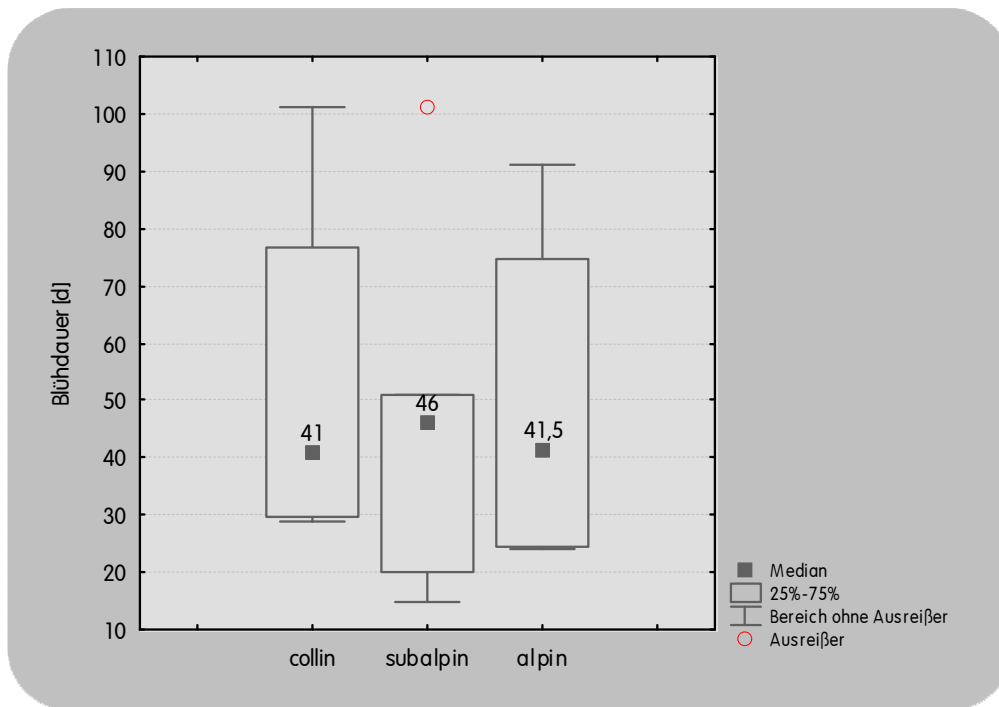


Abb. 26: Blühdauer der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen.

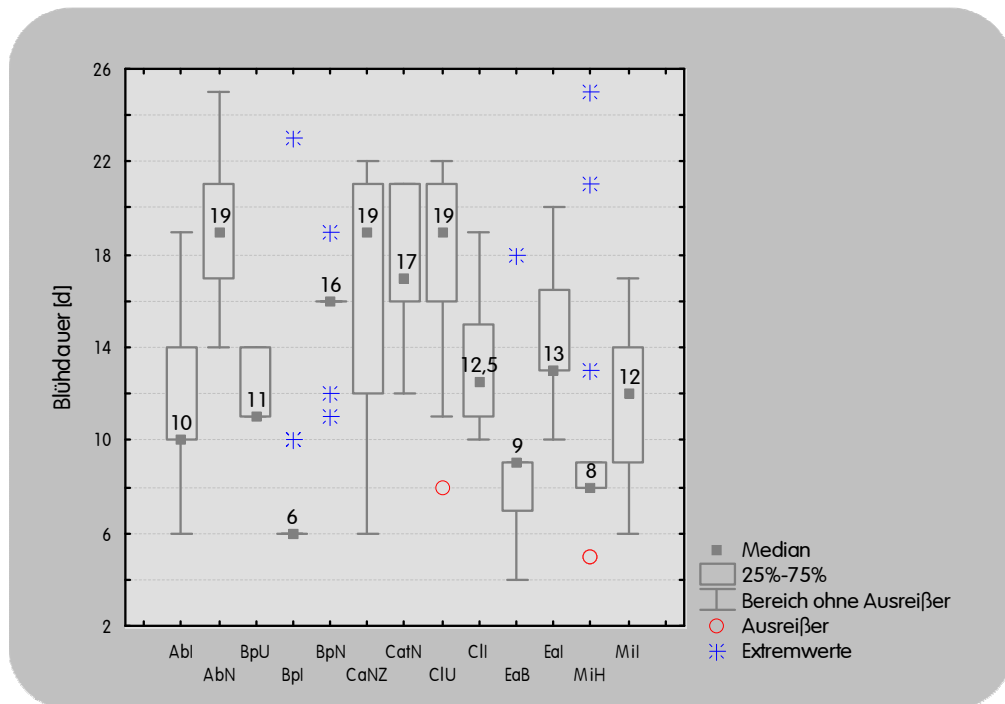
## 4. 1.2 Blühphänologie eines Einzelcapitulums

### 4. 1. 2. 1 Vergleich der Arten

Die mediane Blühdauer des einzelnen Capitulum wird in Abb. 27 für jede der untersuchten Populationen alphabetisch dargestellt.

Die subalpine Population von *Aster bellidiastrum* (AbI) blühte mit 10 Tagen im Median höchstsignifikant kürzer als die alpine Population AbN mit 19 Tagen ( $U=17,5^{***}$ ;  $N=43$ ). Die drei Populationen von *Bellis perennis* zeigten ebenfalls signifikante Unterschiede: während die colline Population BpU mit 11 Tagen im Median eine Mittelstellung einnahm, blühte die subalpine Population BpI mit 6 Tagen hochsignifikant kürzer ( $U=6,0^{***}$ ;  $N=28$ ). Bei den Capitula der alpinen Population BpN dagegen war eine hochsignifikant längere Blühphase zu beobachten ( $U=6,0^{**}$ ;  $N=25$ ). Die Blühdauer der Capitula der subalpinen Stufe unterschied sich von den alpinen ebenso höchstsignifikant ( $U=19,0^{***}$ ;  $N=41$ ). Auffallend hierbei ist, dass die Individuen von BpI und BpN in ihrer Häufigkeit sehr homogen waren und nur vereinzelt Extremwerte zu finden sind. Die Blühdauer der Capitula von *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) streute von allen Populationen am stärksten. Mit 19 Blühtagen im Median dauerte ihre Blühphase nur zwei Tage länger als die der Population *C. atratum* (CatN) mit einer Blühdauer von 17 Tagen ( $n=39$ ). Innerhalb der Gruppe von *Chrysanthemum leucanthemum* ergab sich ein hochsignifikanter

Blühdauerunterschied von 19 Tagen bei der collinen Population CIU zu 12,5 Tagen bei der subalpinen Population CII ( $U=81,0^{**}$ ;  $N=39$ ). Die Populationen von *Erigeron annuus* (EaB/EaI), deren Einzelcapitula 9 und 13 Tage blühten, unterschieden sich ebenso höchstsignifikant in ihrer Blühdauer ( $U=19,0^{***}$ ;  $N=40$ ) und die Capitula der collinen Population von *Matricaria inodora* (MiH) blühten signifikant kürzer (8 Tage) als deren subalpine Population Mil (12 Tage); ( $U=87,5^*$ ;  $N=38$ ).



**Abb. 27: Blühphänologie eines Einzelcapitulum der untersuchten Populationen** (Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CII=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; EaI=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

#### 4. 1. 2. 2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Die Anzahl der Blühtage eines Capitulum nahm mit steigender Höhe zu (Abb. 28): Während die Capitula der collinen Populationen im Median 9 Tage lang blühten ( $N=66$ ), dauerte die Blühphase eines Capitulum der subalpinen Standorte 11 Tage ( $N=101$ ) und die der alpinen 17 Tage ( $N=79$ ). Im Vergleich war die Blühdauer der alpinen Capitula höchstsignifikant länger als die der subalpinen ( $U=1137^{***}$ ;  $N=180$ ) und der collinen ( $U=1274,0^{***}$ ;  $N=145$ ). Während die alpinen Capitula hinsichtlich ihrer Blühdauer eine relativ geringe Streuung zeigen, ist bei den collinen Individuen eine hohe Streuung erkennbar.

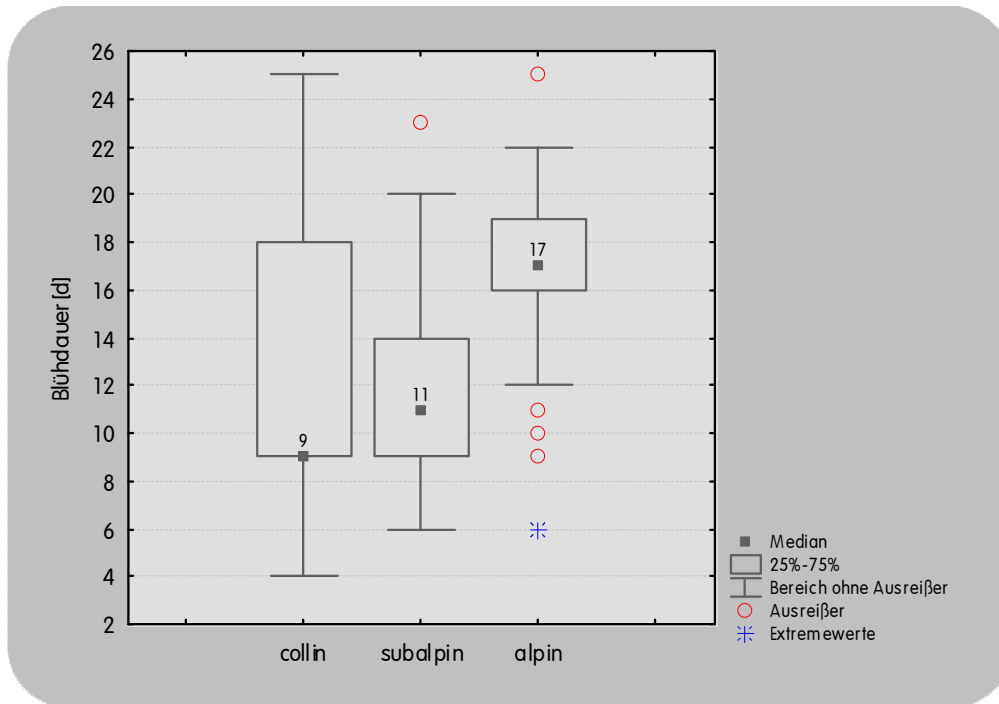


Abb. 28: Blühphänologie eines Einzelcapitulum im Vergleich innerhalb der Höhenstufen.

### 4. 1. 3 Morphometrie

#### 4.1. 3.1 Blütenmorphometrie – Vergleich der Arten

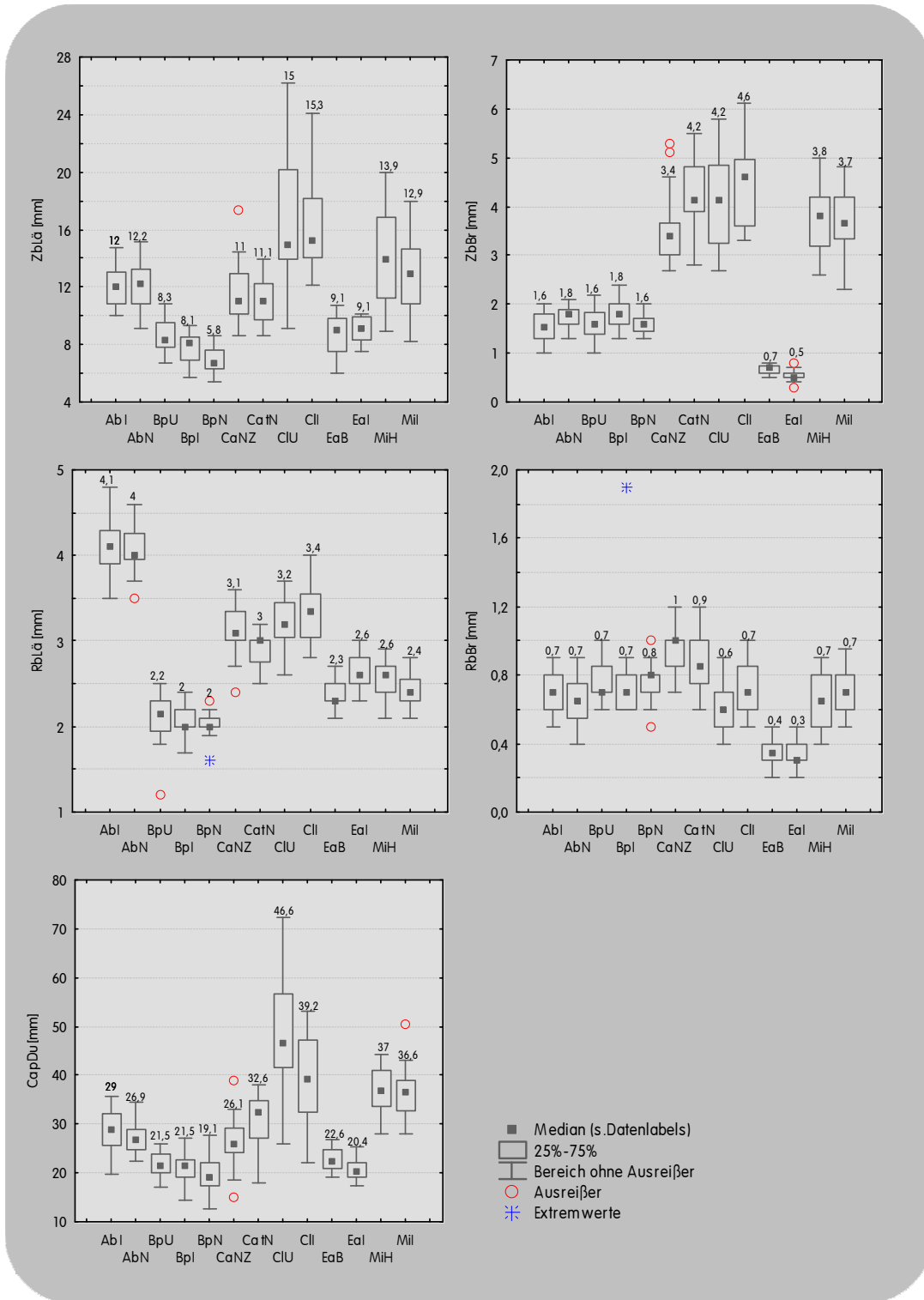
Die Zahlenwerte zur Blütenverteilung innerhalb der Capitula sowie die morphometrischen Daten der Zungen- und Röhrenblüten und Capitula aller untersuchten Populationen sind in Tab. 1 angegeben. In Abb. 29 werden die morphometrischen Unterschiede hierfür graphisch dargestellt.

Die beiden Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* zeigten die längsten (CIU=14,9 mm; n=20; CII=15,3 mm; n=20) und breitesten Zungenblüten (CIU=4,2 mm; n=20; CII=4,6 mm; n=20). Die colline Population von *Matricaria inodora* (MiH) (ZbLä=13,9 mm; ZbBr=3,8 mm; n=20) und deren subalpine Population Mil (ZbLä=12,9 mm; ZbBr=3,6 mm; n=20) und die alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) (ZbLä=11,0 mm; ZbBr=3,4 mm; n=20) und *Chrysanthemum atratum* (CaTn) (ZbLä=11,05 mm; ZbBr=4,2mm; n=20) hatten ähnlich breite, jedoch weitaus kürzere Zungenblüten. Die längsten Röhrenblüten mit 4,1 mm (AbI) und 4,0 mm (AbN) (je n=20) hatten beide Populationen von *Aster bellidiastrum*. Die Breite der Röhrenblüten aller Populationen war ähnlich. Nur die Röhrenblüten der Populationen von *Erigeron annuus* waren sehr schmal und

maßen im Median 0,35 mm (EaB) und 0,3 mm (EaI) (je n=20). Die Durchmesser der Capitula der untersuchten Populationen waren nahezu gleich groß. Beide Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* hatten im Median die größten Durchmesser mit 46,6 mm (CIU) und 39,2 mm (CII) (je n=20).

Die subalpine Population von *Aster bellidiastrum* (AbI) unterschied sich hinsichtlich der Zungenblütenbreite signifikant (1,6 mm) von der alpinen Population AbN (1,8 mm); ( $U=112,0^*$ ;  $N=40$ ). Zwischen der collinen (BpU) und subalpinen (BpI) Population von *Bellis perennis* ergaben sich in der gesamten Morphometrie keine signifikanten Unterschiede, jedoch waren die Zungenblüten der Individuen der collinen Population BpU (8,3 mm) höchstsignifikant länger als die der alpinen Population BpN (6,8 mm); ( $U=52,0^{***}$ ;  $N=40$ ). Die Durchmesser ihrer Capitula betragen 21,4 mm (BpU) und 19,05 mm (BpN) und unterschieden sich ebenfalls signifikant ( $U=106,5^*$ ;  $N=40$ ). Auch die Zungenblüten der subalpinen Population BpI waren signifikant länger (8,1 mm) als die der alpinen Population BpN (6,8 mm); ( $U=100,0^*$ ;  $N=40$ ). In ihrer Zungenblütenbreite unterschieden sich beide Populationen (BpI=1,8 mm; BpN=1,6 mm) ebenfalls signifikant ( $U=123,0^*$ ;  $N=40$ ).

Die Populationen der beiden alpinen *Chrysanthemum*-Arten CaNZ und CatN zeigten bei insgesamt drei Blütenattributen signifikante Unterschiede: die Breite der Zungenblüten unterschied sich signifikant (CaNZ=3,4 mm; CatN=4,2 mm;  $U=98,5^*$ ;  $N=40$ ), die Röhrenblüten von *C. alpinum* (CaNZ) waren signifikant länger (3,1 mm) im Vergleich zu *C. atratum* (CatN) (3,0 mm); ( $U=106,0^*$ ;  $N=40$ ) und der Durchmesser ihrer Capitula unterschied sich im Median ebenfalls signifikant (CaNZ=26,1 mm; CatN=32,6 mm;  $U=103,5^*$ ;  $N=40$ ). Die Röhrenblüten der collinen Population von CIU waren 0,6 mm breit und damit hochsignifikant schmaler als die der subalpinen Population von *Chrysanthemum leucanthemum* (CII), welche im Median 0,7 mm breit waren ( $U=95,0^{**}$ ;  $N=40$ ). Auch waren die Durchmesser der Capitula der collinen Population von *C. leucanthemum* (CIU) signifikant größer (46,6 mm) als die von CII (39,2 mm) ( $U=121,5^*$ ;  $N=40$ ). Die Zungenblüten der collinen Population von *Erigeron annuus* (EaB) waren mit 0,7 mm hochsignifikant breiter als die ihrer subalpinen Population EaI mit 0,5 mm ( $U=78,5^{**}$ ;  $N=40$ ) und ihre Röhrenblüten mit 2,3 mm höchstsignifikant kürzer als die von EaI mit 2,6 mm ( $U=71,0^{***}$ ;  $N=40$ ). Zudem waren die Durchmesser der Capitula von EaB signifikant größer (22,6 mm) als die der Individuen von EaI (20,4 mm); ( $U=115,0^*$ ;  $N=40$ ). Für beide Populationen von *Matricaria inodora* ergaben sich keinerlei signifikanten Unterschiede in den Blütenmaßen.



**Abb. 29: Blütenmorphometrie der untersuchten Populationen** (Zblä= Zungenblütenlänge; ZbBr= Zungenblütenbreite; Rblä=Röhrenblütenlänge; RbBr=Röhrenblütenbreite; CapDu=Capitulumdurchmesser; AbI=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CLl=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; EaI=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).



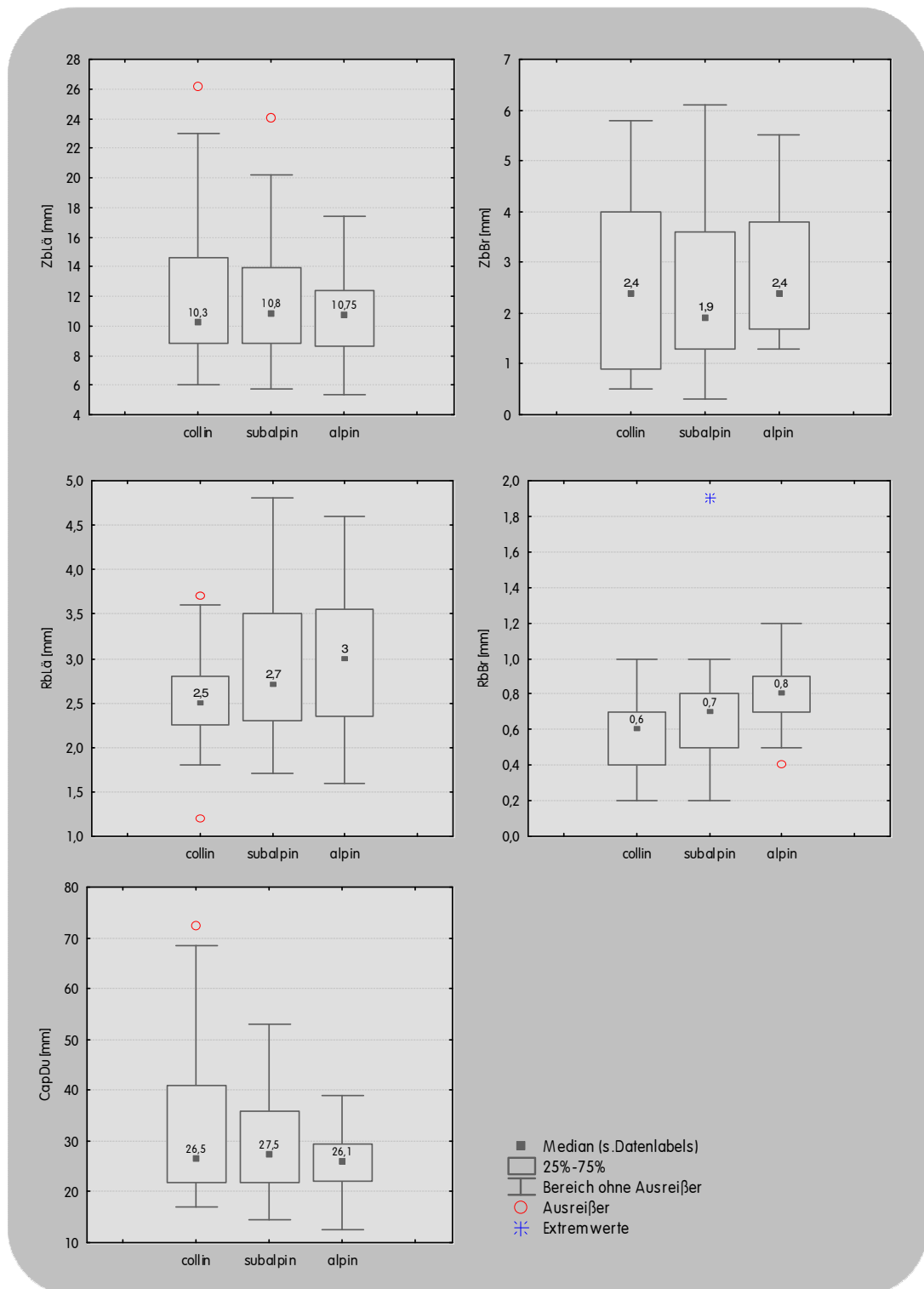
**Tab. 1: Blütenmorphometrische Werte der untersuchten Populationen** (Zb=Zungenblüten; Cap=Capitula; Rb=Röhrenblüten; Ram=Ramet; Kno=Knospen; ZbL=Zungenblütenlänge; ZbB=Zungenblütenbreite; RbL=Röhrenblütenlänge; RbB=Röhrenblütenbreite; Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CII=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

	Abl	AbN	BpU	BpI	BpN	CaNZ	CatN	CIU	CII	EaB	Eal	MiH	Mil
<b>#Zb/Cap</b>	42,6	38,2	40,7	43,1	27,1	17,6	24,9	21,2	17,5	91,7	95,7	22,3	19,7
	SD±8,6 n=10	SD±6,9 n=10	SD±5,2 n=10	SD±6,3 n=10	SD±6,0 n=10	SD±2,3 n=10	SD±6,9 n=10	SD±3,7 n=10	SD±3,7 n=10	SD±21,8 n=10	SD±25,5 n=10	SD±4,0 n=10	SD±3,1 n=10
<b>#Rb/Cap</b>	103,4	103,0	138,6	115,5	61,3	74,4	213	244,6	167,8	235,6	276,8	393	347,2
	SD±27 n=10	SD±15,5 n=10	SD±23,9 n=10	SD±20,6 n=10	SD±16,8 n=10	SD±27,0 n=10	SD±44,2 n=10	SD±129,6 n=10	SD±60,2 n=10	SD±21,4 n=10	SD±57,1 n=10	SD±79,3 n=10	SD±54,5 n=10
<b>#Cap/Ram</b>	1	1	1	1	1	1	1	1,0	1,0	10,5	11	29	5,2
	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0,2 n=18	SD±0,3 n=11	SD±6,0 n=20	SD±9,2 n=12	SD±32,1 n=20	SD±3,3 n=20
<b>#CapKno/ Ram</b>	1	1	1	1	1	1	1	1,0	1,0	26,5	48,8	66,4	14,3
	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0 n=20	SD±0,2 n=18	SD±0,3 n=11	SD±12,9 n=20	SD±41,9 n=12	SD±63,0 n=20	SD±9,8 n=20
<b>Ø Cap</b>	28,6	27,4	21,8	20,7	20,0	26,4	30,9	48,3	39,6	21,7	20,7	34,8	35,4
	SD±4,3 n=21	SD±3,3 n=23	SD±2,4 n=20	SD±3,4 n=21	SD±3,4 n=20	SD±5,9 n=23	SD±5,4 n=20	SD±12,6 n=20	SD±8,9 n=20	SD±2,3 n=39	SD±2,1 n=28	SD±0,5 n=53	SD±5,2 n=52
<b>ZbL</b>	12,0	12,0	8,7	7,9	7,0	11,6	11,1	16,5	16,3	8,7	9,1	14,2	12,9
	SD±1,3 n=20	SD±1,5 n=20	SD±1,1 n=20	SD±1,0 n=20	SD±0,9 n=20	SD±2,1 n=20	SD±1,6 n=20	SD±4,3 n=20	SD±3,5 n=20	SD±1,3 n=20	SD±0,8 n=20	SD±3,4 n=20	SD±2,6 n=20
<b>ZbB</b>	1,6	1,8	1,6	1,8	1,6	3,5	4,2	4,2	4,4	0,7	0,6	3,8	3,7
	SD±0,3 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,7 n=20	SD±0,8 n=20	SD±0,9 n=20	SD±0,8 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,6 n=20	SD±0,7 n=20
<b>RbL</b>	4,1	4,1	2,1	2,1	2,0	3,1	2,9	3,2	3,4	2,4	2,6	2,5	2,4
	SD±0,4 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,2 n=20
<b>RbB</b>	0,7	0,7	0,8	0,8	0,8	0,9	0,9	0,6	0,7	0,4	0,3	0,7	0,7
	SD±0,1 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,3 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,1 n=20	SD±0,2 n=20	SD±0,1 n=20

#### 4.1.3.2 Blütenmorphometrie – Vergleich innerhalb der Höhenstufen

In Hinblick auf die Standorte wurden folgende Längen der Zungenblüten ermittelt (Abb. 30): 10,3 mm für die collinen (N=80), 10,8 mm für die subalpinen (N=100) und für die alpinen Populationen (N=80). Dabei ergaben sich jedoch in deren Vergleich untereinander keine signifikante Unterschiede. Die Breiten der Zungenblüten maßen im Median bei den collinen und alpinen Populationen 2,4 mm und bei den subalpinen 1,9 mm, wobei sich die Zungenblüten der subalpinen Populationen von den alpinen signifikant unterschieden ( $U=3290,0^*$ ; N=180). Obwohl die Zungenblüten der collinen Populationen nahezu gleich lang wie die der alpinen Populationen waren, zeigte ein Vergleich zwischen denen der subalpinen und collinen Standorten dennoch keinen signifikanten Unterschied, was hier auf die geringen Unterschiede in der Streuung der Häufigkeiten zurückzuführen ist. Die Röhrenblüten wurden mit ansteigender Höhenstufe länger (collin: 2,5 mm, N=80; subalpin= 2,7 mm, N=100; alpin=3,0 mm, N=80) und unterschieden sich signifikant innerhalb der collinen und subalpinen Stufe ( $U=3078,0^*$ ; N=180) und höchstsignifikant zwischen der collinen und alpinen Stufe ( $U=2111,5^{***}$ ; N=160). Ebenso nahm die Breite der Röhrenblüten mit der Höhenstufe zu (collin=0,6 mm; subalpin=0,7 mm; alpin=0,8 mm). Die Unterschiede zwischen den collinen und alpinen Gruppen ( $U=1381,0^{***}$ ; N=160) und zwischen subalpin und alpin ( $U=2234,5^{***}$ ; N=180) waren jeweils höchstsignifikant.

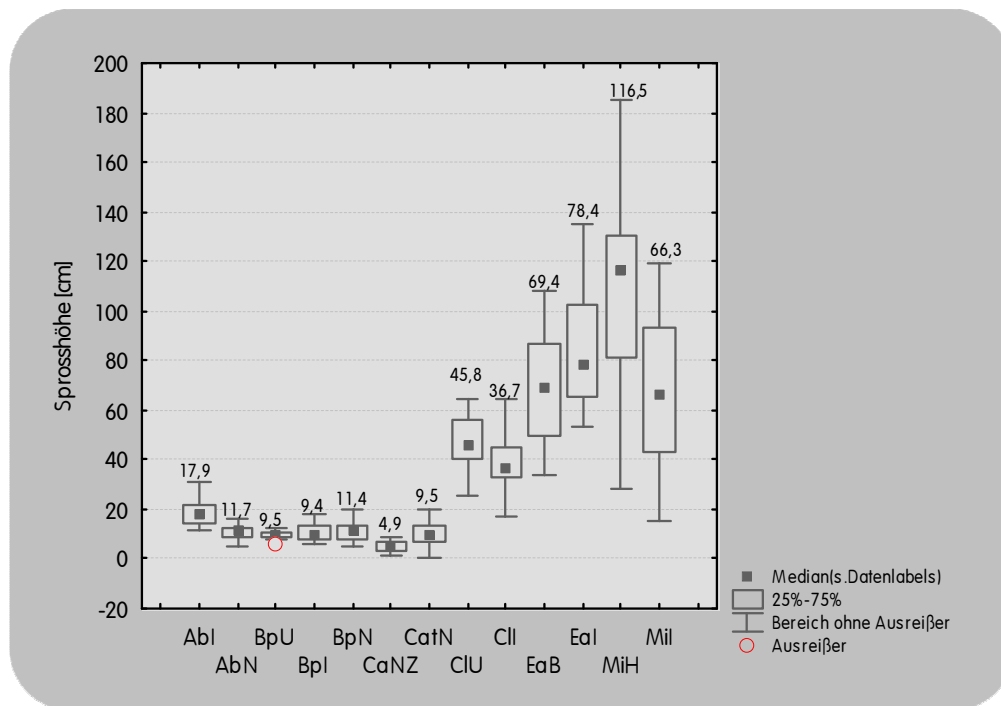
Die medianen Durchmesser der Capitula colliner und alpiner Standorte zeigten signifikante Unterschiede ( $U=2481,0^*$ ; N=160), während sich im jeweiligen Vergleich beider zu subalpinen Standorten keine statistisch signifikanten Unterschiede ergaben. Obwohl letzterer einen Durchmesser der Capitula von 27,5 mm aufwies, die collinen Capitula 26,5 mm und die alpinen einen ähnlichen Durchmesserwert (26,1 mm) hatten, so war doch die Häufigkeitsverteilung zwischen der collinen und alpinen Höhenstufe verschieden: die colline zeigte eine sehr starke und die alpine eine geringe Streuung. Daraus resultiert auch der signifikante Unterschied, der zunächst – bei alleiniger Betrachtung des Medianwertes – nicht offensichtlich wird.



**Abb. 30: Blütenmorphometrie der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen** (ZblLä=Zungenblütenlänge; ZbBr=Zungenblütenbreite; RblLä=Röhrenblütenlänge; RbBr=Röhrenblütenbreite; CapDu=Capitulumdurchmesser).

### 4.1.3.3 Morphometrie der Individuengröße – Vergleich der Arten

Beim Vergleich der Arten an ihren unterschiedlichen Standorten zeigte sich die Tendenz, dass die unverzweigten Arten im Median weitaus kürzere Sprossachsen als die verzweigten Arten hatten (Unverzweigt: *Aster bellidiastrum* (Abl=17,9 cm; n=21; AbN=11,7 cm; n=23); *Bellis perennis* (BpU=9,5 cm; n=20; BpI=9,4 cm; n=21; BpN=11,4 cm, n=20); *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ=4,9 cm ; n=23); *C. atratum* (CatN= 9,5 cm; n=20); verzweigt: *C. leucanthemum* (CIU= 45,8 cm; n=20; CII=36,7 cm; n=20); *Erigeron annuus* (EaB=69,4 cm; n=20; Eal=78,4 cm; n=12); *Matricaria inodora* (MiH=116,5 cm; n=20; Mil= 66,3 cm; n=20); (Abb. 31). Die mediane Größe der Individuen unterschied sich zwischen den Populationen Abl und AbN ( $U=46,5^{***}$ ;  $N=44$ ) und zwischen den alpinen Populationen CaNZ und CatN ( $U=69,5^{***}$ ;  $N=43$ ) dennoch höchstsignifikant. Die Individuen der collinen Population CIU waren im Median kleiner als die der subalpinen CII ( $U=114,0^*$ ;  $N=40$ ), während die Individuen der collinen Population MiH im Median höchstsignifikant größer waren als die der subalpinen Population Mil ( $U= 64,0^{***}$ ;  $N=40$ ).



**Abb. 31: Morphometrie der Individuengröße der untersuchten Populationen** (Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CII=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

#### 4.1.3.4 Morphometrie der Individuengröße -Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Im Vergleich der Höhenstufen wird deutlich, dass sich die Individuengröße bei ansteigender Höhe verringert (Abb. 32).

Die Populationen der collinen Stufe hatten im Median den höchsten Wert (27,9 cm; N=80) und zeigten auch die größte Streuung. Die Sprosshöhe der subalpinen Populationen nahm eine Mittelstellung ein und hatte ihren Median auf der Hälfte des Wertes der collinen mit 27,9 cm (N=94) und zeigten damit einen signifikanten Unterschied ( $U=2852,0^*$ ; N=174) mit ebenso großer Streuung der Gesamtwerte. Im Vergleich zu den alpinen Pflanzen, welche die geringsten Werte in den Sprosshöhen mit sehr geringer Streuung einnahmen (8,8 cm, N=86) ergaben sich zur collinen und subalpinen Stufe höchstsignifikante Unterschiede ( $U=769,5^{***}$ ; N=166 und  $U=877,0^{***}$ ; N=180).

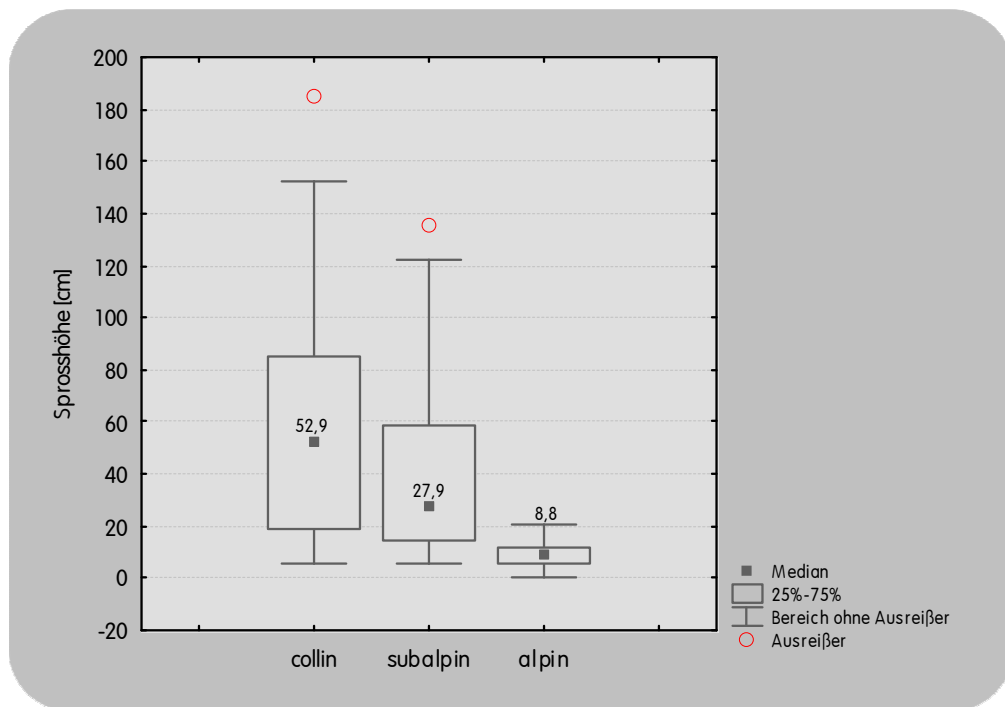
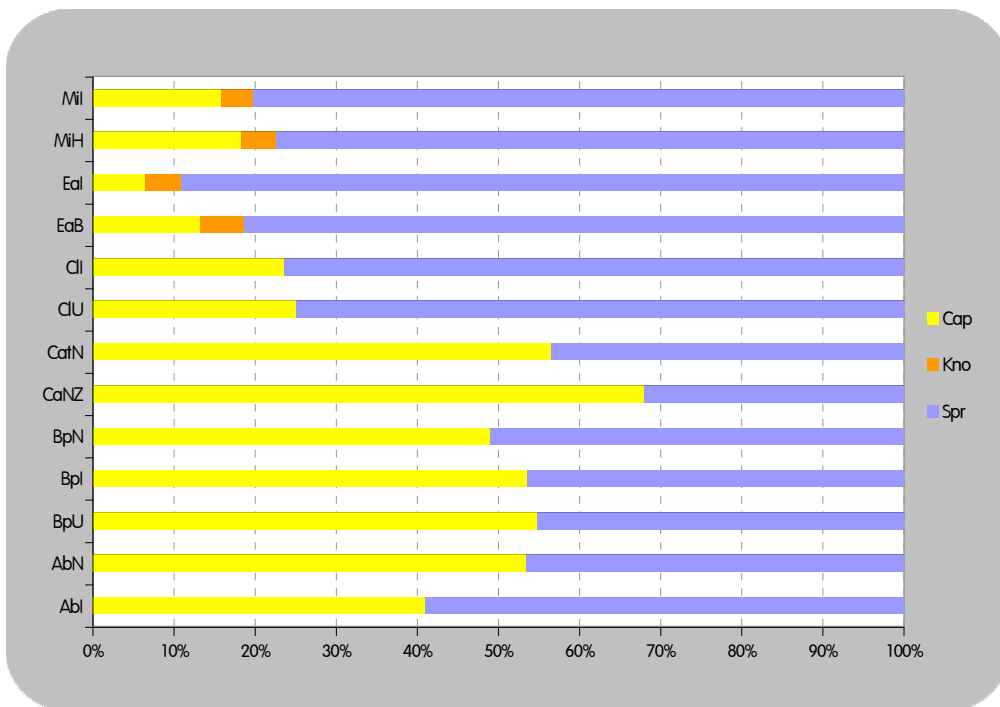


Abb. 32: Morphometrie der Individuengröße der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen.

## 4.1.4 Biomasse

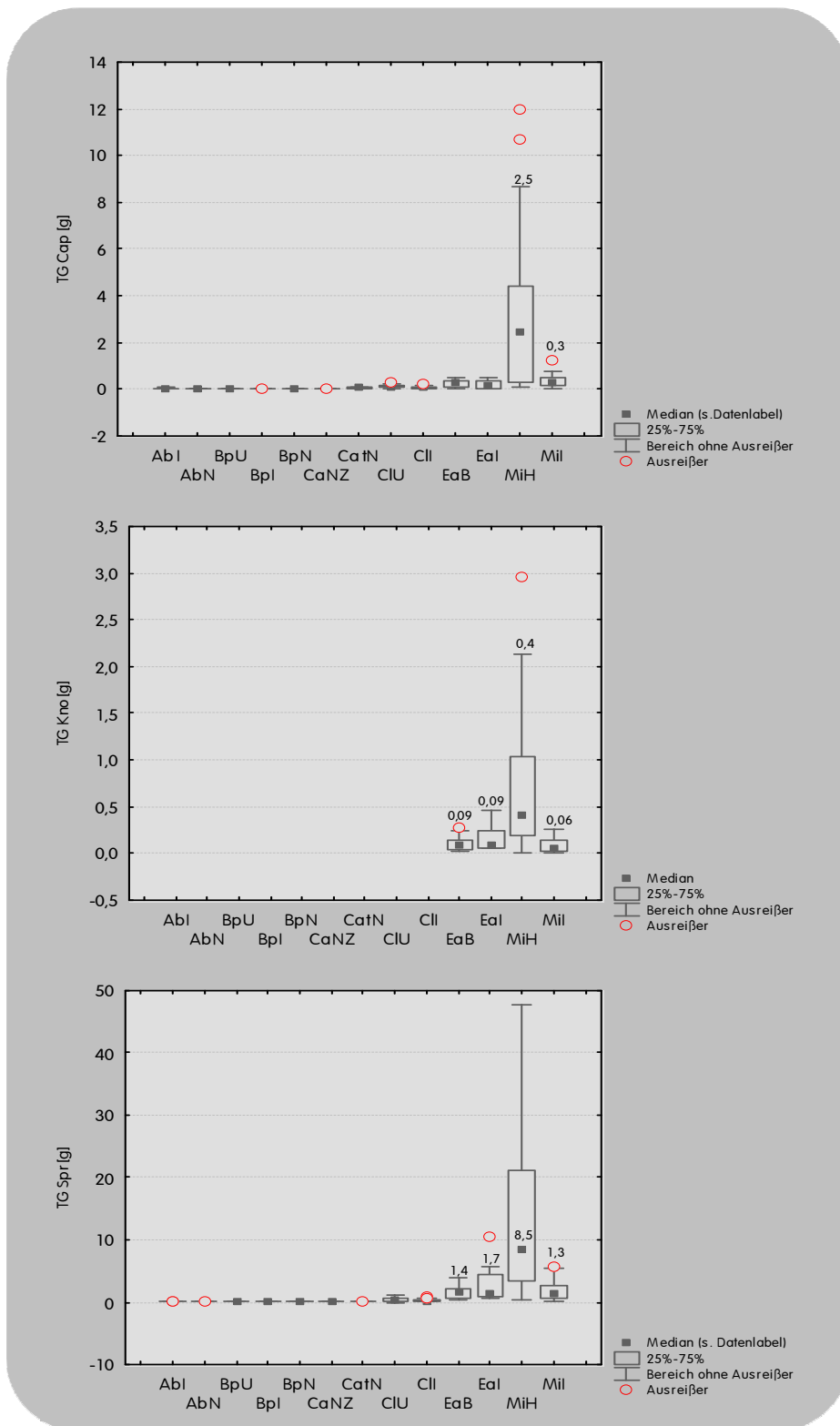
### 4.1.4.1 Vergleich der Arten

Abbildung 33 veranschaulicht die verhältnismäßige Verteilung der oberirdischen Biomasse (Capitula, Knospen und Spross) der untersuchten Populationen. Während die alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *Chrysanthemum atratum* (CatN) die höchsten Anteile ihres Trockengewichtes in Capitula investieren, treten Capitula- und Sprossanteile bei den Populationen *Aster bellidiastrum* (alpin, AbN), und allen Populationen von *Bellis perennis* (BpU, Bpl und BpN) in gleichen Anteilen auf. Für die subalpine Population *Aster bellidiastrum* (Abl) und beide Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* (CIU, ClI) fand sich ein jeweils höherer Anteil an Sprossbiomasse. Die beiden Populationen von *Erigeron annuus* (EaB, Eal) und *Matricaria inodora* (MiH, Mil) investierten ca. 80% ihrer Biomasse in ihre Sprosse und weniger als 20% in Capitula und Knospen.



**Abb. 33: Verhältnismäßiger Biomasseanteil oberirdischer Pflanzenteile (generativ und vegetativ) der untersuchten Populationen** (Cap=Capitula, Kno=Knospen, Spr=Sprosse; Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; Bpl=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; ClU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

Der mediane Wert des Trockengewichts der Capitula der collinen Population von *Matricaria inodora* (MiH) von 2,5 g (n=20) war der mit Abstand der höchste, während die Capitula aller anderen Populationen im Median zwischen 0,02 und 0,3 g lagen (Abb. 34). Auch in die Knospen investiert die Population MiH am meisten Biomasse (0,4 g; n=20) im Vergleich zu den anderen Populationen, wie auch in ihre Sprossmasse, deren Trockengewicht 8,4 g (n=20) betrug und bei allen anderen Populationen zwischen 0,01 g und 1,6 g lag. Auffallend dabei ist jedoch die jeweils hohe Streuung der Werteverteilung bei MiH. Im statistischen Vergleich von MiH und Mil ergeben sich folgende Unterschiede: die Biomasse für die Capitula liegen hochsignifikant höher bei MiH ( $U=89,5^{**}$ ;  $N=40$ ) und höchstsignifikant höher im Bezug auf das Knospengewicht ( $U=47,0^{***}$ ;  $N=40$ ) und das Stängelgewicht ( $U=61,0^{***}$ ;  $N=40$ ). Die Stängelmasse der Individuen der subalpinen Population von *Aster bellidiastrum* (AbI) war signifikant größer (0,05; n=21) als die der alpinen Population (AbN) (0,03; n=21); ( $U=114,0^*$ ;  $N=42$ ). Auch das Stängeltrockengewicht von *Bellis perennis* war am collinen Standort (BpU) signifikant größer als am subalpinen Standort (BpI) ( $U=123,0^*$ ;  $N=41$ ). Das Trockengewicht der Capitula lag für BpU hochsignifikant höher als bei BpI ( $U=99,0^{**}$ ;  $N=41$ ) und im Vergleich zur alpinen Population BpN investierte die colline Population BpU höchstsignifikant mehr Biomasse in ihre Capitula ( $U=44,0^{***}$ ;  $N=40$ ). Die Stängel von BpU hatten ein signifikant höheres Gewicht als die der Individuen von BpN ( $U=108,5^*$ ;  $N=40$ ), während zwischen BpI und BpN keine signifikanten Unterschiede nachzuweisen waren. Die Biomasse der Capitula und Sprosse war in den alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *C. atratum* (CatN) höchstsignifikant unterschiedlich, wobei für CatN die Werte jeweils höher waren (Cap:  $U=26,0^{***}$ ;  $N=42$ ; Spr:  $U=28,0^{***}$ ;  $N=42$ ). Die Populationen von *C. leucanthemum* (CIU, CII) und *E. annuus* (EaB, Eal) zeigten dagegen keine signifikanten Unterschiede.



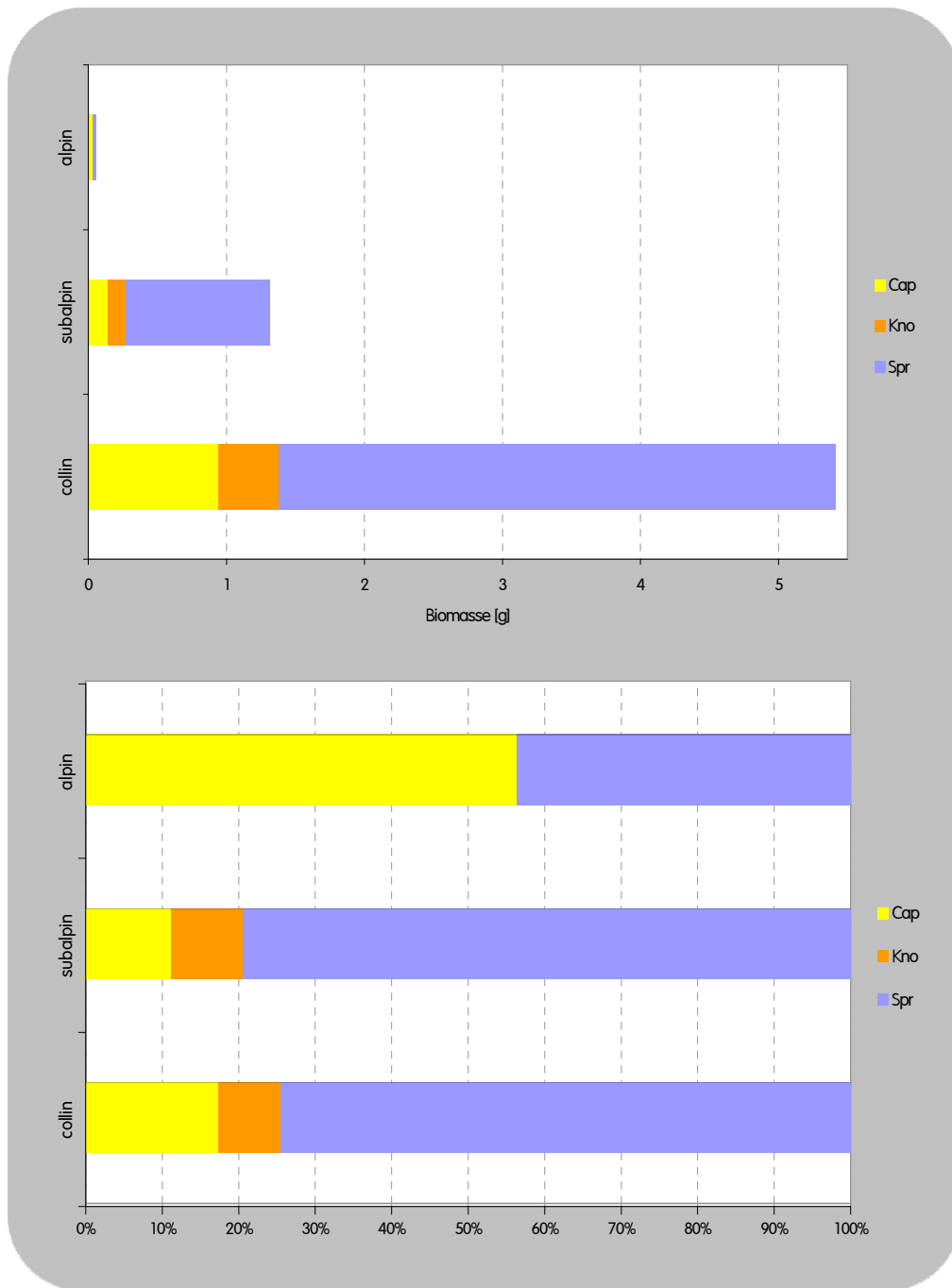
**Abb. 34: Biomasseverteilung der untersuchten Populationen** (TG=Trockengewicht in Gramm; Cap=Capitula; Kno=Knospen; Spr=Sprosse; Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CII=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).



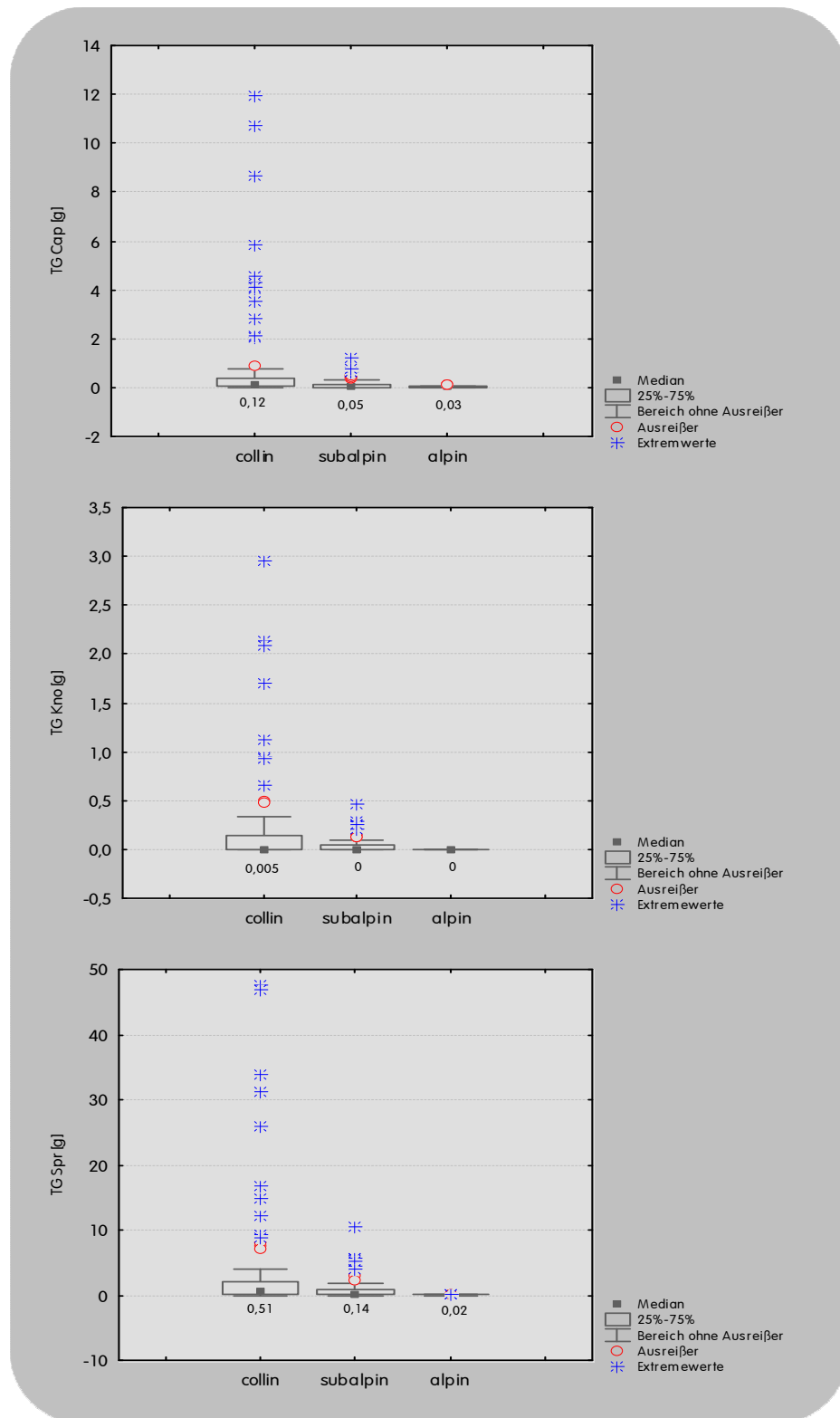
#### 4. 1. 4. 2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Abbildung 35 zeigt die Verteilung der Mittelwerte der Biomasse aller Populationen zusammengefasst zu den Höhenstufen und deren jeweiligen Anteil bezogen auf 100%. Die Gesamtbiomasse verringert sich stark mit ansteigender Höhenstufe: Sie liegt bei den collinen Populationen bei 5,4 g (N=80), bei den subalpinen bei 1,3 g (N=94) und bei den alpinen nur noch bei 0,06 g (N=84). Während dabei die alpinen Pflanzen etwa gleich viel Trockengewicht in Capitula und Stängel investieren, liegt bei den subalpinen und collinen der Wert für die Stängel um 80%. Hinzu kommt das Trockengewicht von Knospen, welches den geringsten Anteil der Gesamtbiomasse ausmachte und ausschließlich bei den verzweigten Arten auftrat.

Beim Vergleich innerhalb der Höhenstufen findet sich der höchste mediane Biomassewert in allen Kategorien in der collinen Stufe (Cap: 0,11 g; n=80; Kno: 0,14 g; n=40; Spr: 0,5 g; N=80), der zweithöchste in der mittleren, subalpinen Stufe (Cap: 0,03 g; n=94; Kno: 0,08 g; n=31; Spr: 0,18 g; N=93) und der jeweils niedrigste in der alpinen Stufe (Cap: 0,03 g; n=83; Spr: 0,02 g; N=83); (Abb. 36). Dabei ergeben sich zwischen der collinen und subalpinen Stufe hinsichtlich aller drei Maße hochsignifikante Unterschiede (Cap:  $U=2742,0^{**}$ ; N=174; Kno:  $U=380,5^{**}$ ; N=71; Spr:  $U=2796,0^{**}$ ; N=173). Zwischen den collinen und alpinen Populationen sind die Unterschiede sowohl für die Biomasse der Capitula ( $U=1287,0^{***}$ ; N=163) als auch die Sprossbiomasse ( $U=1004,5^{***}$ ; N=163) noch ausgeprägter: Die Individuen der collinen Populationen haben hier im Median sogar höchstsignifikant höhere Werte und die Biomasse der subalpinen Pflanzen ist im Vergleich zu den alpinen ebenso höchstsignifikant größer (Cap;  $U=2314,5^{***}$ ; N=177; Spr:  $U=1512^{***}$ ; N=176).



**Abb. 35: Mittlere und verhältnismäßige Biomasseverteilung oberirdischer Pflanzenteile (generativ und vegetativ) im Vergleich der Höhenstufen (Cap=Capitula; Kno=Knospen; Spr=Sprosse).**



**Abb. 36: Biomasseverteilung der untersuchten Populationen im Vergleich der Höhenstufen (TG=Trockengewicht in Gramm; Cap=Capitula; Kno=Knospen; Spr=Sprosse).**

## 4.2 Attraktantien

### 4.2.1 Blütenattribute

Teilweise wurden sehr individuelle Merkmale der Capitula, Zungen- und Röhrenblüten der untersuchten Arten beobachtet (Tab. 2). Da diesbezüglich keine Standortabhängigkeit der Arten erkennbar war, sind diese Eigenschaften nach Art und nicht nach Population aufgeführt. Alle Arten zeigen Protogynie hinsichtlich ihrer Capitula, indem sich zuerst die weiblichen Zungenblüten öffnen, welche auch nach dem Öffnen der zwittrigen Röhrenblüten weiterhin geöffnet bleiben. Betrachtet man hingegen das Aufblühen einer Röhrenblüte, so ist diese protandrisch. Individuell unterscheiden sich die Arten wie folgt: Zu Beginn der Seneszenz von *Aster bellidiflorus* färben sich die Zungenblüten dunkelrosa, und die Röhrenblüten dunkelrot. Die Capitula von *Bellis perennis* schließen sich nachts und bei kühler Witterung. Die Griffel von *Chrysanthemum atratum* ziehen sich nach Ende ihrer Fertilitätsphase vollständig in die Antherenröhre zurück, beim Einsetzen der Seneszenz schlagen sich die Zungenblüten nach außen, während sich die Röhrenblüten zeitgleich bräunlich färben. Auch die Griffel von *Erigeron annuus* ziehen sich zurück; die Zungenblüten färben sich mit der Seneszenz fahlgelb mit braunen Spitzen und teilweise schließen sich die Capitula in dieser Phase vollständig.

**Tab. 2: Merkmale der Capitula und Einzelblüten der untersuchten Arten** (Zb=Zungenblüten; Rb=Röhrenblüten; Cap=Capitula).

	Blütenattribut
<b><i>Aster bellidiflorus</i></b>	Cap protogyn, Rb protandrisch Seneszenz: Zb rosa, Rb dunkelrot. Anemochorie durch Pappus
<b><i>Bellis perennis</i></b>	Cap protogyn, Rb protandrisch Cap schließt bei Nacht und kühler Witterung Reife Achänen fallen in Involucrum
<b><i>Chrysanthemum alpinum</i></b>	Cap protogyn, Rb protandrisch
<b><i>Chrysanthemum atratum</i></b>	Cap protogyn, Rb protandrisch Nach Fertilität ziehen sich die Griffel in Rb zurück Seneszenz : Zb schlagen sich zurück, Rb färben sich braun.
<b><i>Chrysanthemum leucanthemum</i></b>	Cap protogyn, Rb protandrisch
<b><i>Erigeron annuus</i></b>	Cap protogyn, Rb protandrisch Nach Fertilität ziehen sich die Griffel in Rb zurück Seneszenz: Zb fahlgelb, Spitzen braun, Cap schließt sich teilweise
<b><i>Matricaria inodora</i></b>	Cap protogyn, Rb protandrisch

## 4. 2. 2 Blütenfarben und Blütenmale

Die Blütenfarben der Zungen- und Röhrenblüten aller Populationen, sowie deren Duft- und UV-Male sind in Tab. 3 aufgelistet. Die Zungenblüten aller untersuchten Arten besaßen die Farbe Weiß in verschiedenen Abstufungen, während die Röhrenblüten verschiedenen Gelbtönen zugeordnet werden konnten. Darüber hinaus wiesen alle drei Populationen von *Bellis perennis* teilweise eine Rot- bis Rosafärbung ihrer Zungenblüten auf.

Die colline Population von *Bellis perennis* (BpU) zeigte Duftmale in heterogener Verteilung auf ihren Zungenblüten und für die subalpine Population von *Erigeron annuus* (Eal) konnten Duftmale auf deren Blütenblattspreiten und deren Rändern nachgewiesen werden. Diese beiden Populationen waren die einzigen mit Duftmalen an den Zungenblüten. Im Rahmen der Neutralrotfärbung färbten sich die Pollenkörner aller Populationen rot (*Aster bellidiastrum* wurde nicht getestet), zudem färbten sich bei manchen Arten häufig die Antheren und teilweise auch die Kronblattspitzen. Bei der collinen Population von *Bellis perennis* (BpU) färbte sich partiell auch die Narbenoberfläche.

Die Zungenblüten aller Populationen von *A. bellidiastrum*, *B. perennis* sowie *Chrysanthemum alpinum* und *C. atratum* reflektierten UV-Licht, was auf der gefilterten Fotografie hell in Erscheinung tritt, während ihre Röhrenblüten dunkel erscheinen und somit UV-Licht absorbieren (Abb. 37). In den untersuchten Populationen von *C. leucanthemum* und *E. annuus* absorbierten dagegen beide Blütentypen UV-Licht. Die Zungenblüten beider Populationen von *Matricaria inodora* zeigten eine schwache UV-Reflexion, während ihre Röhrenblüten UV-absorbierend waren (Abb. 38)

**Tab. 3: Blütenfarben, Duftmale und UV-Male beider Blütentypen der untersuchten Populationen**  
 (ZbF=Zungenblütenfarbe; RbF=Röhrenblütenfarbe; ZbDm=Zungenblüten-Duftmale; RbDm=Röhrenblütenduftmale;  
 ZbUV=Eigenschaft der Zungenblüten-UV-Male; RbUV=Eigenschaft der Röhrenblüten-UV-Male;  
 Aspiten=Antherenspitzen; Kspitzen=Kronblattspitzen; Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*,  
 alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; Bpl=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum*  
*alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CII=*Chrysanthemum*  
*leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin;  
 Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

	ZbF	RbF	ZbDm	RbDm	ZbUV	RbUV
<b>Abl</b>	3 A2 gelbweiß (blass)	4 B7 orange gelb rotgelb (kräftig)			Reflexion	Absorption
<b>AbN</b>	1 A2 gelbweiß	3 A8 knallgelb 3 B8 gelb			Reflexion	Absorption
<b>BpU</b>	1 A2 gelbweiß 1 A1 weiß(blass) 12 B7 blaurot 12 C8 rubin/kräftig 12 B5-12 B4 graurosa (schwach beschattet) 12 A4 rosa/blassrot	3 A8 knallgelb 3 B8 gelb (kräftig)	partiell heterogen fleckig	Antheren Kspitzen Pollen Narben	Reflexion	Absorption
<b>Bpl</b>	5 A2 orangeweiß 1 A1 weiß 12 B8/12 B7 blaurot	3 A8 knallgelb 3 B8 gelb			Reflexion	Absorption
<b>BpN</b>	1 A2-1 A1 gelbweiß-weiß 13 C7, B4, B3, C5, C4 graumagenta 13 A5 rosa	4 B8 orange gelb 4 A7 rotgelb			Reflexion	Absorption
<b>CaNZ</b>	1 A1 gelbweiß	3 A8 knallgelb 3 B8 gelb 4 B7 orange gelb		Pollen Aspiten (partiell)	Reflexion (schwach)	Absorption
<b>CatN</b>	2 A2 gelbweiß	4 A8 – B8 dunkelgelb-orange gelb 3 B7 grau gelb		Pollen Aspiten (partiell)	Reflexion (schwach)	Absorption
<b>CIU</b>	2 A2 gelbweiß (blass)	4 B8 orange gelb 4 A8 dunkelgelb (kräftig)		Pollen	Absorption	Absorption
<b>CII</b>	1 A2 gelbweiß 2 A2 gelbweiß (blass)	3 A8 knallgelb 3 B8 gelb			Absorption	Absorption
<b>EaB</b>					Absorption	Absorption
<b>Eal</b>	1 A1 weiß 5 B1 grauweiß	3 A8 knallgelb 3 B8 gelb	Ränder Blütenblatt- spreite	Antheren Kspitzen (stark) Pollen	Absorption	Absorption
<b>MiH</b>	1 A2 gelbweiß	3 B8 gelb 4 B8 orange gelb		Antheren (schwach) Pollen	Reflexion (schwach)	Absorption
<b>Mil</b>	1 A2 gelbweiß	3 B8 gelb 4 B7 rotgelb			Reflexion (schwach)	Absorption



1a

1b



2a

2b



3a

3b



4a

4b

Abb. 37: Capitula von *Aster bellidiflorum* (1a, 1b), *Bellis perennis* (2a, 2b), *Chrysanthemum alpinum* (3a, 3b) und *C. atratum* (4a, 4b); (a=ohne UV-Filter fotografiert; b=mit UV-Filter fotografiert).



5a

5b



6a

6b



7a

7b

Abb. 38: Capitula von *Chrysanthemum leucanthemum* (5a, 5b), *Erigeron annuus* (6a, 6b) und *Matricaria inodora* (7a, 7b); (a=ohne UV-Filter fotografiert; b=mit UV-Filter fotografiert).



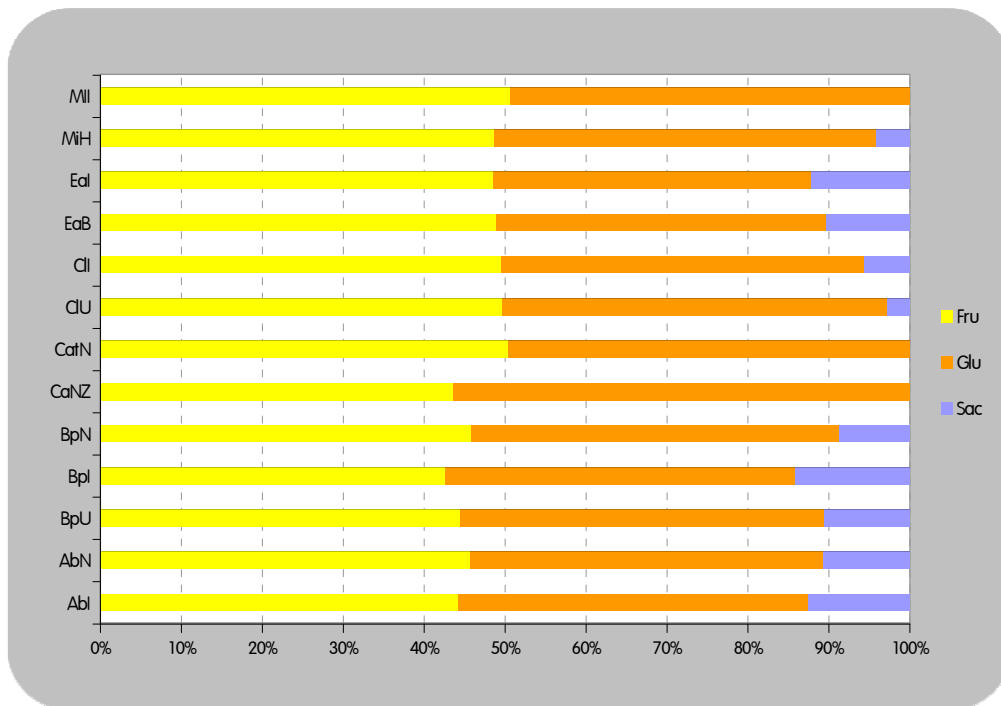
### 4. 2. 3 Nektar

Im Rahmen einer qualitativen Nektaranalyse (HPLC) wurden die Zucker im Nektar der Röhrenblüten der untersuchten Populationen ermittelt (Tab. 4). Die Zahlen geben dabei an, in wie vielen Proben der jeweilige Zucker nachgewiesen wurde. In allen analysierten Proben waren die Hauptzucker Fructose und Glucose zu finden, während in zehn von 13 Proben zudem Saccharose determiniert wurde. Im Nektar der Arten, welche der Tribus Anthemideae angehören, waren neben den drei Hauptzuckern zusätzliche Zucker zu verifizieren: In der alpinen Population *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) wurde in fünf von zehn Proben Arabinose nachgewiesen. Ebenso wurde dieser Zucker bei der alpinen Population *C. atratum* (CatN) in neun von zehn Proben gefunden, zudem wurden in zwei Proben weitere unbekannte Zucker ermittelt. Die colline Population von *C. leucanthemum* (CIU) hatte zusätzlich zu Fructose und Glucose in einer Probe Saccharose, in zehn Arabinose, in zwei Cellobiose/Maltose, in zwei Ribose, in einer Galactose sowie in sieben Proben unbekannte Zucker. Ihre subalpine Population CII dagegen hatte neben den drei Hauptzuckern in acht von zehn Proben Arabinose sowie in einer Probe Cellobiose/Maltose. In fünf von zehn Proben der collinen Population von *Matricaria inodora* (MiH) wurde zusätzlich Arabinose und in drei Proben unbekannte Zucker analysiert, während für ihre subalpine Population Mil neben Fructose und Glucose in vier Proben zusätzlich Arabinose ermittelt wurde.

**Tab. 4: Mit HPLC ermittelte Zucker im Nektar der untersuchten Populationen** (Fru=Fructose; Glu=Glucose; Sac=Saccharose; Ara=Arabinose; Cel/Mal=Cellobiose/Maltose; Rib=Ribose, Gal=Galactose; non det.=unbestimmter Zucker; AbI=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CII=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin). Die angegebenen Zahlen beziehen sich darauf, in wie vielen aus insgesamt zehn Proben der jeweilige Zucker nachgewiesen wurde (Ausnahme: EaB=8 Proben und Eal=9 Proben); N=127.

	Fru	Glu	Sac	Ara	Cel/Mal	Rib	Gal	non det.	n
<b>AbI</b>	10	10	10						10
<b>AbN</b>	10	10	8						10
<b>BpU</b>	10	10	9						10
<b>BpI</b>	10	10	7						10
<b>BpN</b>	10	10	10						10
<b>CaNZ</b>	10	10		5					10
<b>CatN</b>	10	10		9				2	10
<b>CIU</b>	10	10	1	10	2	2	1	7	10
<b>CII</b>	10	10	4	8	1				10
<b>EaB</b>	8	8	5						8
<b>Eal</b>	9	9	4						9
<b>MiH</b>	10	10	5	5				3	10
<b>Mil</b>	10	10		4					10

Die Anteile der drei Hauptzucker Fructose, Glucose und Saccharose sind zusätzlich im Verhältnis zueinander dargestellt (Abb. 39). Insgesamt machte Fructose bei den untersuchten Populationen den höchsten Anteil aus, gefolgt von Glucose und einem wesentlich geringeren Anteil von Saccharose. Ausnahmen bildeten die Populationen CaNZ, mit einem Fructoseanteil von 43,7% gegenüber 56,3% von Glucose, sowie CatN und Mil deren Anteile an Fructose und Glucose jeweils nahezu 50% betragen (50,6%/49,4% bzw. 50,4%/49,6%). In diesen Proben war keine Saccharose nachweisbar.



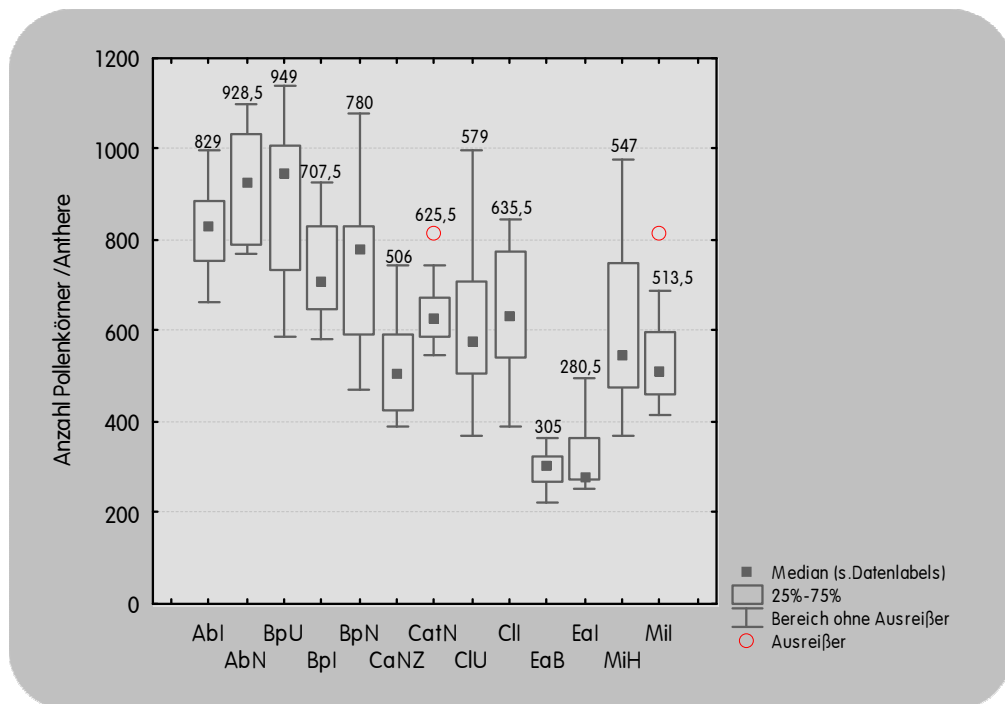
**Abb. 39: Prozentualer Anteil der drei Hauptzucker Fructose (Fru), Glucose (Glu) und Saccharose (Sac) im Nektar der untersuchten Populationen** (Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; Bpl=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; ClU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; Cli=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin); N=127.

## 4.3 Pollen

### 4.3.1 Pollenkornzahl und Pollenkorngröße

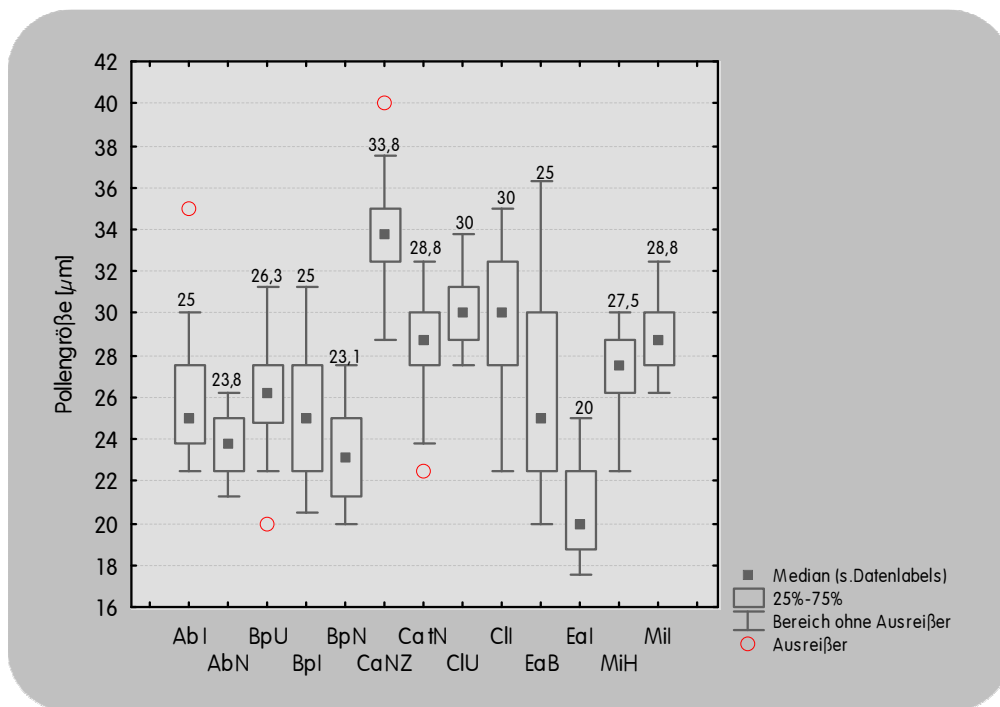
#### 4.3.1.1 Vergleich der Arten

Die Pollenkornmenge pro Anthere der untersuchten Populationen ist in Abb. 40 dargestellt. Zwischen den Standorten ergab sich einzig für die alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *C. atratum* (CatN) ein signifikanter Unterschied (CaNZ=506,0 Pk/A; n=10; CatN=625,5 Pk/A; n=10;  $U=18,5^*$ ; N=20), innerhalb der anderen Arten ergaben sich keine statistisch gesicherten Unterschiede.



**Abb. 40: Pollenkornanzahl pro Anthere der Röhrenblüten der untersuchten Populationen** (Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; EaI=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

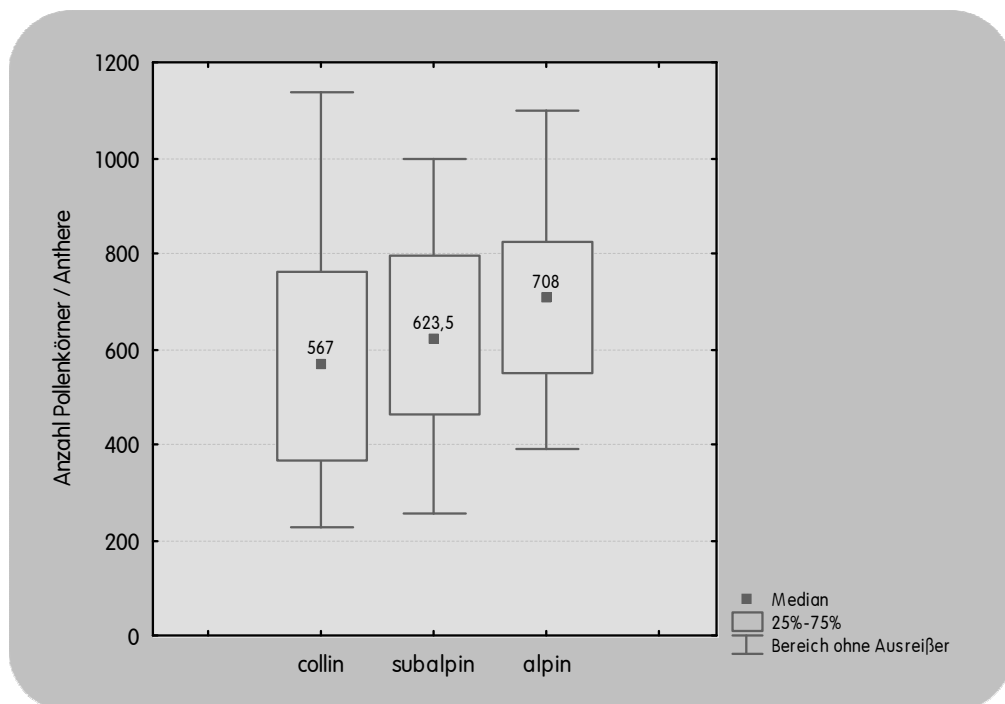
Neben der Anzahl der Pollenkörner wurde auch die Größe des Pollens ermittelt (Abb. 41). Den größten Pollen hatte die Population *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) (33,8  $\mu\text{m}$ ). Im Vergleich hatte die Population *C. atratum* (CatN) höchstsignifikant kleinere Pollenkörner (28,8  $\mu\text{m}$ ); ( $U=23,5^{***}$ ;  $N=44$ ). Die Pollenkörner der subalpinen Population von *A. bellidiastrum* (AbI) waren signifikant kleiner im Vergleich zur alpinen Population AbN ( $U=146,0^*$ ;  $N=44$ ). Die colline (BpU) und die subalpine (BpI) Population von *Bellis perennis* bildeten signifikant größere Pollenkörner aus als die alpine Population BpU ( $U=77,0^{***}$ ;  $N=42$ ;  $U=155,5^*$ ;  $N=44$ ). Die kleinsten Pollenkörner hatte die subalpine Population von *E. annuus* (EaI) mit einer medianen Größe von 20,0  $\mu\text{m}$ . Sie waren damit höchstsignifikant kleiner, als die der collinen Population EaB (25  $\mu\text{m}$ ); ( $U=57,5^{***}$ ;  $N=44$ ). Innerhalb der anderen Arten ergaben sich keine statistisch belegbaren Unterschiede.



**Abb. 41: Pollenkorngröße der untersuchten Populationen** (AbI=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; ClU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; EaI=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

#### 4.3.1.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Wird die Pollenkornzahl der untersuchten Populationen standortabhängig betrachtet, zeigt sich, dass die Anzahl der Pollenkörner mit der Höhe steigt (Abb. 42). Mit einem medianen Wert von 567 Pollenkörner pro Anthere (Pk/A); (N=40) lagen die collinen Populationen signifikant niedriger als die alpinen Populationen mit 708 Pk/A (N=40); ( $U=556,0^*$ ; N=80). Die subalpinen Populationen nahmen eine Mittelstellung mit 623,5 Pk/A (N=50) ein, unterschieden sich statistisch dabei aber weder von den collinen noch von den alpinen Standorten.



**Abb. 42: Pollenkornanzahl pro Anthere der Röhrenblüten der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen.**

Hinsichtlich der Pollenkorngröße verhielt es sich umgekehrt. Die Populationen der collinen Standorte hatten die größten Pollenkörner ( $27,5 \mu\text{m}$ ; N=86); (Abb. 43). Die Pflanzen der subalpinen Höhenstufe nahmen erneut eine Mittelstellung ein ( $26,3 \mu\text{m}$ ; N=110), während die alpinen Populationen die kleinsten Pollenkörner entwickelten ( $25,6 \mu\text{m}$ ; N=88). Dabei ergaben sich lediglich zwischen der collinen und subalpinen Stufe hochsignifikante Unterschiede ( $U=3515,5^{**}$ ; N=196).

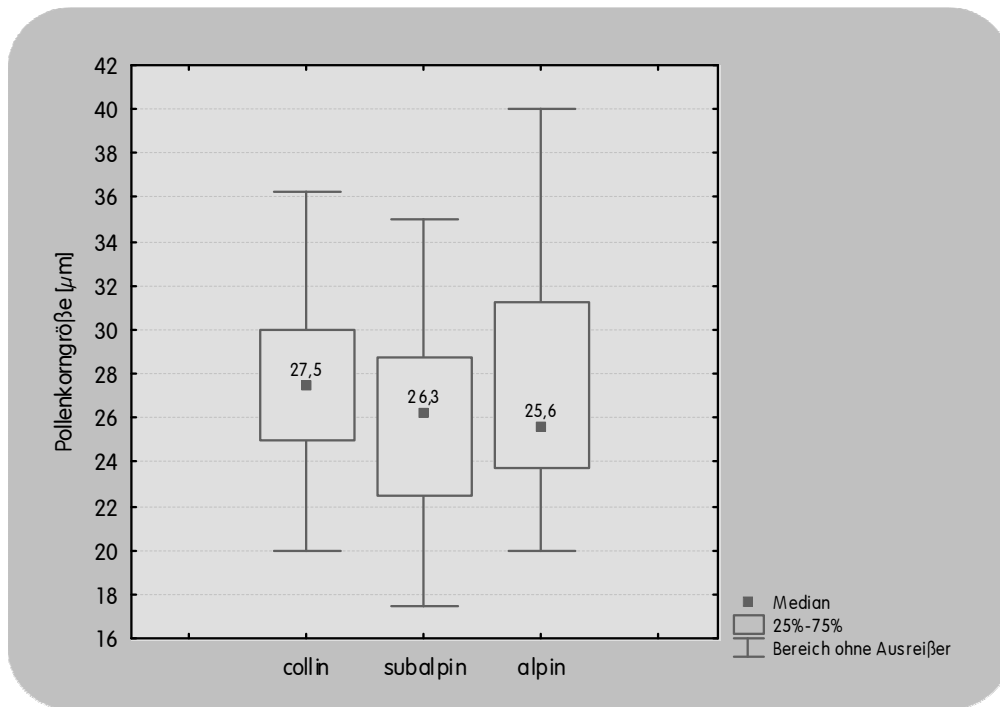
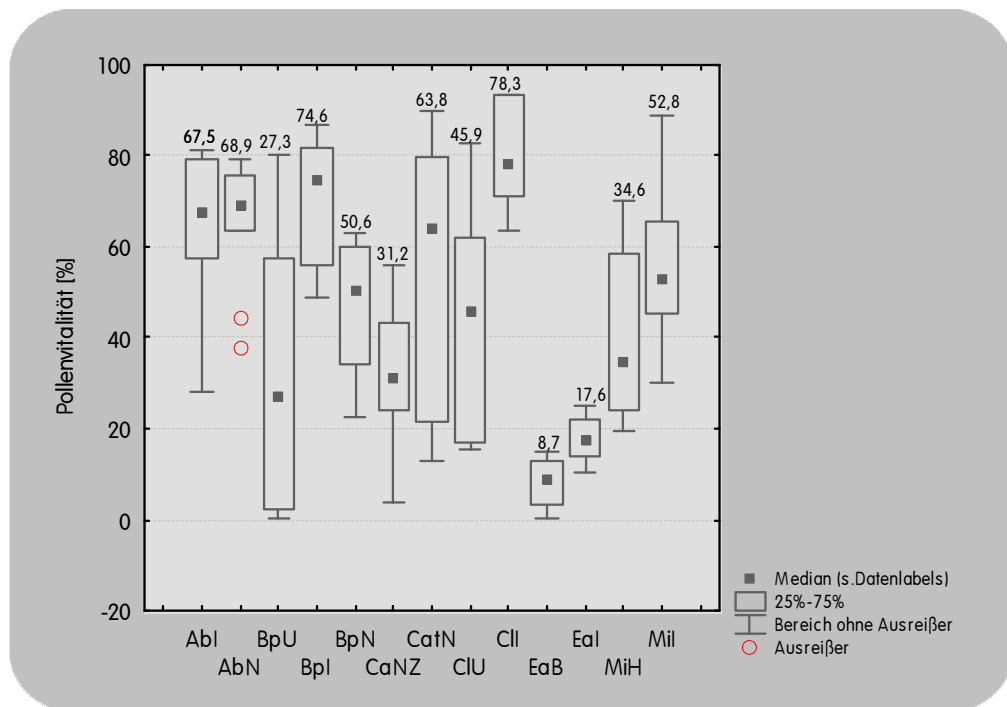


Abb. 43: Pollenkorngröße der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen.

### 4. 3. 2 Pollenvitalität

#### 4. 3. 2. 1. Vergleich der Arten

Von allen untersuchten Populationen hatten die Pollenkörner der subalpinen Population von *Chrysanthemum leucanthemum* (ClI) die höchste Pollenvitalität (78,3%; n=7), während die der collinen Population von *Erigeron annuus* (EaB) am niedrigsten war (8,7%; n=10) (Abb. 44). Ein Vergleich innerhalb der Gattungen ergab zwischen der collinen Population von *Bellis perennis* (BpU) und ihrer subalpinen Population Bpl einen hochsignifikanten Unterschied, wobei BpU die geringere Vitalität und größere Wertestreuung zeigt ( $U=13,0^{**}$ ; N=20). Die subalpine Population Bpl hatte zudem eine signifikant höhere Pollenvitalität als die alpine Population BpN ( $U=16,0^*$ ; N=20). In *C. leucanthemum* waren die Pollenkörner der collinen Population ClU hochsignifikant geringer vital als die der subalpinen Population ClI ( $U=4,0^{**}$ ; N=17) und bei *Erigeron annuus* zeigte die colline Population EaB eine hochsignifikant niedrigere Vitalität als die subalpine Population Eal ( $U=7,0^{**}$ ; N=20).



**Abb. 44: Pollenvitalität der untersuchten Populationen** (Abl=*Aster bellidiasstrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiasstrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; ClU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

#### 4.3.2.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Vergleicht man die Populationen an den drei verschiedenen Höhenstufen, findet sich in den collinen Populationen die geringste Pollenvitalität (22,8%; N=40). Die subalpinen Populationen, welche eine Vitalitätsrate von 58,5% (N=47) aufwiesen, waren demnach höchstsignifikant vitaler ( $U=455,0^{***}$ ; N=87). Auch die alpinen Populationen hatten eine hochsignifikant höhere Pollenvitalität (51,5%; N=40) als die collinen Standorte ( $U=452,5^{**}$ ; N=80). Zwischen den subalpinen und alpinen Standorten zeigten sich keine statistisch gesicherten Unterschiede.

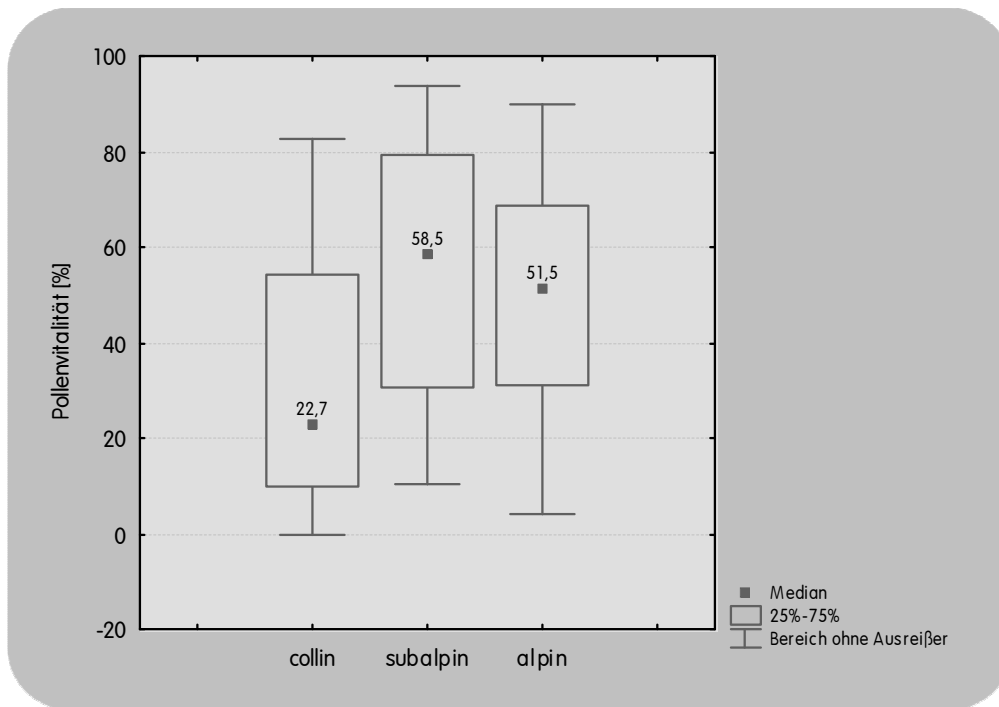


Abb. 45: Pollenvitalität der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen.

## 4.4 Bestäubung und Reproduktion

### 4.4.1 Pollen-Ovula-Rate

Für die untersuchten Populationen wurde die Pollenkornzahl pro Röhrenblüte ermittelt, die  $P/O\text{-Rate}_R$  einer Röhrenblüte und die  $P/O\text{-Rate}_{R+Z}$  für eine Einzelblüte in Bezug auf ein Capitulum (Tab. 5). Das daraus resultierende Verhältnis wird herangezogen um für jede Population das Reproduktionssystem nach CRUDEN (1977) zu definieren. Die alpine Population von *Aster bellidiastrum* (AbN) hatte im Mittel die höchste Pollenkornzahl pro Blüte (4636,0 Pk/B) und die colline Population von *Erigeron annuus* (EaB) die niedrigste (1489,5 Pk/B), woraus sich dementsprechend die höchste bzw. niedrigste  $P/O\text{-Rate}_R$  ergibt. Die  $P/O\text{-Rate}_{R+Z}$  einer Blüte bezogen auf die Gesamtheit der Röhren- und Zungenblüten eines Capitulum, ergibt für die Populationen mit fertilen Zungenblüten teilweise unterschiedliche Werte: Die colline Population von *Bellis perennis* (BpU) hat



die höchste P/O-Rate<sub>R+z</sub> von 3394,7, während die colline Population von *Erigeron annuus* (EaB) erneut die niedrigste P/O-Rate<sub>R+z</sub> mit 1072,2 zeigt. Für alle Populationen wurde ein fakultativ xenogames bis rein xenogames Reproduktionssystem angenommen.

**Tab. 5: Mittlere Pollenkornzahl pro Blüte (Pk/B), Samenanlagen pro Blüte (Sa/B), Pollen-Ovula-Rate pro Röhrenblüte (P/O-Rate<sub>R</sub>), Pollen-Ovula-Rate pro Blüte eines Capitulum (P/O-Rate<sub>R+z</sub>) und Reproduktionssystem (ReSy) für die Populationen (Pop);** (AbI=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CII=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin; fak=fakultativ, xeno= xenogam).

Pop	Pk/B	Sa/B	P/O-Rate <sub>R</sub>	P/O-Rate <sub>R+z</sub>	ReSy	n
	MW ± SD		MW ± SD	MW ± SD	Nach CRUDEN (1977)	
AbI	4154,5±493,2	1	4154,5±493,2	2933,8±348,0	fak xeno - xeno	10
AbN	4636,0±638,2	1	4636,0±638,2	3381,8±465,5	fak xeno - xeno	10
BpU	4391,5±911,8	1	4391,5±911,8	3394,7±704,8	fak xeno - xeno	10
BpI	3674,5±609,4	1	3674,5±609,4	2675,9±443,8	fak xeno - xeno	10
BpN	3740,0±898,15	1	3740,0±898,15	2593,5±622,8	fak xeno - xeno	10
CaNZ	2620,0±581,7	1	2620,0±581,7	2118,8±470,4	fak xeno - xeno	10
CatN	3214,0±421,8	1	3214,0±421,8	2877,6±377,7	fak xeno - xeno	10
CIU	3122,5±912,8	1	3122,5±912,8	2873,5±840,0	fak xeno - xeno	10
CII	3196,0±719,0	1	3196,0±719,0	2894,2±651,1	fak xeno - xeno	10
EaB	1489,5±219,7	1	1489,5±219,7	1072,2±158,2	fak xeno - xeno	10
Eal	1615,5±390,9	1	1615,5±390,9	1200,5±290,5	fak xeno - xeno	10
MiH	2981,5±891,9	1	2981,5±891,9	-	fak xeno - xeno	10
Mil	2761,5±628,2	1	2761,5±628,2	-	fak xeno - xeno	10

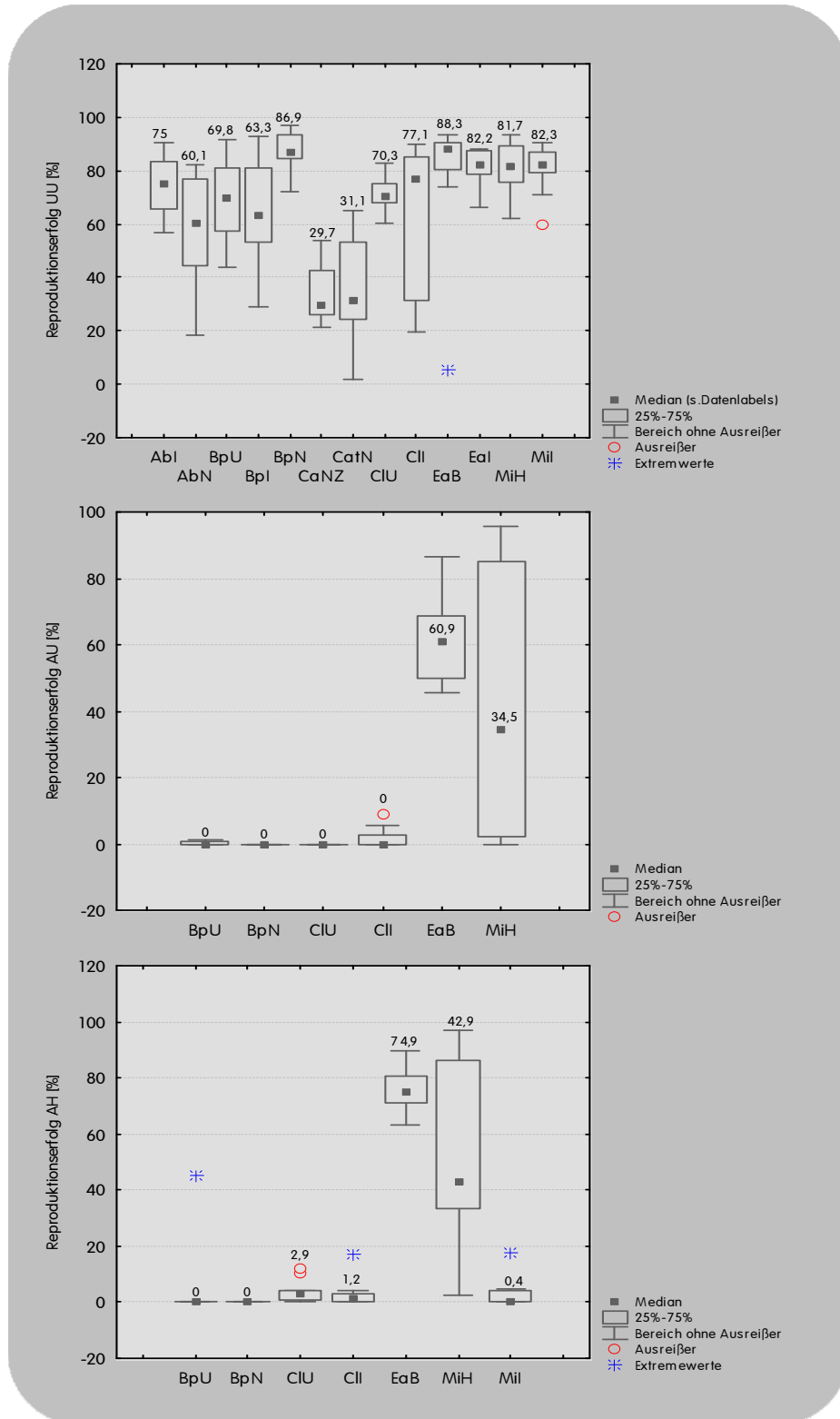
## 4. 4. 2 Bestäubungs- und Reproduktionserfolg

### 4. 4. 2. 1 Selbst- und Fremdbestäubung – Vergleich der Arten

Der Reproduktionserfolg wurde für die untersuchten Populationen durch die Versuche mit freistehenden und unmanipulierten Pflanzen (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert), unter Ausschluss von Blütenbesuchern und unmanipuliert (AU=abgeschirmt, unmanipuliert) sowie mechanisch von Hand selbstbestäubt (AH=abgeschirmt, handbestäubt) ermittelt (Abb. 46). Die alpine Population von *Bellis perennis* (BpN) hatte im Versuch UU im Median den höchsten Reproduktionserfolg aller Populationen (86,9%; n=10). Die alpine Population *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) hatte dagegen den geringsten Reproduktionserfolg (29,7% n=10). Im Vergleich war der Reproduktionserfolg von *Aster bellidiastrum* am subalpinen Standort (AbI) signifikant höher als am alpinen (AbN); ( $U=24,0^*$ ;  $N=20$ ). Die Pflanzen des collinen (BpU) und subalpinen (BpI) Standorts von *Bellis perennis* bildeten eine ähnliche Anzahl an Achänen aus. Die Individuen der alpinen Population BpN reproduzierten sich hochsignifikant erfolgreicher als die der collinen Population BpU ( $U=12,0^{**}$ ;  $N=20$ ). Außerdem lag der Reproduktionserfolg von BpN signifikant höher als von der subalpinen Population BpI ( $U=16,0^*$ ;  $N=20$ ). Die übrigen Populationen unterschieden sich statistisch hinsichtlich des Reproduktionserfolgs im Versuch UU nicht.

Die abgeschirmten, unmanipulierten Pflanzen (AU) der collinen Population von *Erigeron annuus* (EaB) zeigten in diesem Versuch den höchsten Reproduktionserfolg (60,9%; n=10), gefolgt von der collinen Population von *Matricaria inodora* (MiH) mit 34,5% (n=10); (Abb. 46). In den anderen untersuchten Populationen bildeten sich aus abgeschirmten Capitula keine Achänen.

Die colline Population von *E. annuus* (EaB) hatte auch im Versuch der abgeschirmten, von Hand selbstbestäubten Capitula (AH) die höchste Reproduktionsrate (74,9%; n=9). Für die Individuen der alpinen Population von *B. perennis* konnte kein Fruchtansatz nachgewiesen werden (0%, n=10). Die colline Population BpU produzierte bis auf ein Einzelindividuum ebenso keine Achänen und im Vergleich beider Populationen ergab sich dennoch kein statistisch nachweisbarer Unterschied. Beide Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* (CIU und CII) bildeten nur wenige Achänen aus und zeigten keinen signifikanten Unterschied zueinander. Die colline Population von *M. inodora* hatte einen hochsignifikant größeren Reproduktionserfolg als ihre subalpine Population (MI), jedoch mit großer Wertestreuung ( $U=3,0^{**}$ ;  $N=19$ ).



**Abb. 46: Selbst- und Fremdbestäubung der untersuchten Populationen** (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; AU=abgeschirmt, unmanipuliert; AH=abgeschirmt, handbestäubt; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; ClU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

Vergleicht man die Reproduktionserfolge einer Population innerhalb der Versuche UU, AU und AH (Abb. 50, Seite 98), zeigten sich teilweise beträchtliche Unterschiede: Die colline Population von *Bellis perennis* (BpU) zeigte höchstsignifikante Unterschiede im Reproduktionserfolg in den Versuchen UU und AU sowie UU und AH: Die unabgeschirmten, unmanipulierten Pflanzen (UU) hatten im Median einen höchstsignifikant höheren Reproduktionserfolg (69,8%) als die abgeschirmten, unmanipulierten (AU) und die abgeschirmten, selbstbestäubten (AH) Pflanzen, die nahezu keine Früchte bildeten ( $U=0,0^{***}$ ;  $N=20$  und  $U=1,0^{***}$ ;  $N=18$ ). Zwischen den Versuchen AU und AH gab es deshalb auch keine statistisch gesicherten Unterschiede.

Auch die alpine Population von *B. perennis* (BpN) zeigte einen höchstsignifikant größeren Reproduktionserfolg mit freistehenden Capitula (UU=86,9%) als mit abgeschirmten (AU=0%;  $U=0,0^{***}$ ;  $N=20$ ); (AH=0%;  $U=0,0^{***}$ ;  $N=19$ ); (Abb. 50, Seite 98).

Die Capitula der collinen Population von *Chrysanthemum leucanthemum* (ClU) bildeten höchstsignifikant mehr Achänen bei unabgeschirmten Capitula (UU; 70,3%) als bei abgeschirmten (AU=0%;  $U=0,0^{***}$ ;  $N=20$ ); (AH=2,9%;  $U=0,0^{***}$ ;  $N=20$ ); (Abb. 52, Seite 102). Dabei hatten die abgeschirmten Capitula im Versuch AU hochsignifikant weniger Früchte ausgebildet, als die im Versuch AH ( $U=5,0^{**}$ ;  $N=20$ ).

Auch die subalpine Population von *C. leucanthemum* (ClI) bildete mit freistehenden Individuen (UU) höchstsignifikant mehr Achänen (77,1%) im Vergleich zu ihren abgeschirmten Pflanzen (AU=0%;  $U=0,0^{***}$ ;  $N=20$ ) und den abgeschirmten, handbestäubten Pflanzen (AH=1,2%;  $U=0,0^{***}$ ;  $N=20$ ); (Abb. 52, Seite 102). Zwischen den Capitula dieser beiden Versuche (AU und AH) konnte hinsichtlich ihres Reproduktionserfolges kein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden.

Während die colline Population von *Erigeron annuus* (EaB) im Versuch UU mit freistehenden Capitula einen Reproduktionserfolg von 88,2% hatte, unterschieden sich die Individuen mit abgeschirmten Capitula (AU) signifikant (60,9%); ( $U=14,0^*$ ;  $N=20$ ); (Abb. 53, Seite 104). Zwischen den freistehenden Pflanzen (UU) und den abgeschirmten, handbestäubten (AH) konnte kein statistisch relevanter Unterschied festgestellt werden. Die abgeschirmten, unmanipulierten Pflanzen (AU) bildeten jedoch signifikant weniger Früchte aus, als die selbstbestäubten (AH=74,9%;  $U=16,0^*$ ;  $N=19$ ).

Die subalpine Population von *Matricaria inodora* (Mil) hatte mit freistehenden, unmanipulierten Capitula (UU) einen Reproduktionserfolg von 82,3% und bildete damit im Vergleich zu den abgeschirmten, handbestäubten Individuen (AH=0,4%) höchstsignifikant mehr Achänen aus ( $U=0,0^{***}$ ;  $N=19$ ); (Abb. 54, Seite 106). Der Versuch AU wurde für diese Population nicht durchgeführt. In der collinen Population MiH konnten hinsichtlich des Reproduktionserfolgs innerhalb der drei Versuche (UU, AU, AH) keine statistisch relevanten Unterschiede ermittelt werden.

Der statistische Vergleich der Ergebnisse dieser drei Versuchstypen (UU, AU, AH) zwischen den Populationen Abl, AbN, Bpl, CaNZ, CatN und Eal waren nicht möglich, da hier die Versuche AU und AH nicht durchgeführt werden konnten.

#### 4. 4. 2. 2 Selbst- und Fremdbestäubung – Vergleich innerhalb der Höhenstufen

In den Populationen der subalpinen und alpinen Stufe war die Abhängigkeit von Fremdbestäubung etwa gleich stark ausgeprägt (Abb. 47). Unter Ausschluss von Bestäubern bildeten die collinen Arten zwar Achänen aus, was größtenteils auf die autogamen bzw. apomiktischen Arten (*Erigeron annuus*, *Matricaria inodora*) zurückzuführen ist. Im Versuch der unabgeschirmten, unmanipulierten Capitula (UU) zeigten die subalpinen Populationen im Median den höchsten Reproduktionserfolg (79,3%; N=50) und unterschieden sich nur irrelevant von den collinen Populationen (76,1%; N=40). Die Pflanzen der alpinen Standorte produzierten eine geringere Menge an Achänen (53,5%; N=40) und unterschieden sich damit höchstsignifikant von den collinen ( $U=427,0^{***}$ ; N=80) und hochsignifikant von den subalpinen Individuen ( $U=585,0^{**}$ ; N=90).

Bei den abgeschirmten Pflanzen (AU) erzielten die collinen Individuen dagegen nur einen Fruchtansatz von 1,0% (N=40); (Abb. 47). Damit unterschieden sie sich von den alpinen Populationen ebenfalls signifikant (0%; N=10); ( $U=90,0^*$ ; N=50). Die collinen Populationen zeigten im Vergleich zu den subalpinen keine statistisch gesicherten Unterschiede, obwohl diese, genau wie die alpinen Populationen, keine Früchte bildeten (0%; n=10). Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, dass hier eine geringere Stichprobenzahl herangezogen wurde und die einzig vertretene, subalpine Population (*Chrysanthemum leucanthemum*) vereinzelte Samenansätze hatte.

Selbstbestäubung durch Pollenverteilung von Hand führte fast ausschließlich in den Populationen der collinen Standorte zur Fruchtbildung. Dies wurde im Versuch AH deutlich, in welchem die collinen Populationen einen Reproduktionserfolg von 30,0% (N=37) hatten (Abb. 47). Dies war signifikant mehr als bei den subalpinen Populationen (0,9%; N=19); ( $U=196,0^*$ ; N=56) und höchstsignifikant mehr als bei den Pflanzen der alpinen Standorte (0%; N=10); ( $U=40,0^{***}$ ; N=47). Die Reproduktionsrate der subalpinen Pflanzen lag im Vergleich mit den alpinen ebenso höchstsignifikant höher ( $U=20,0^{***}$ ; N=29).

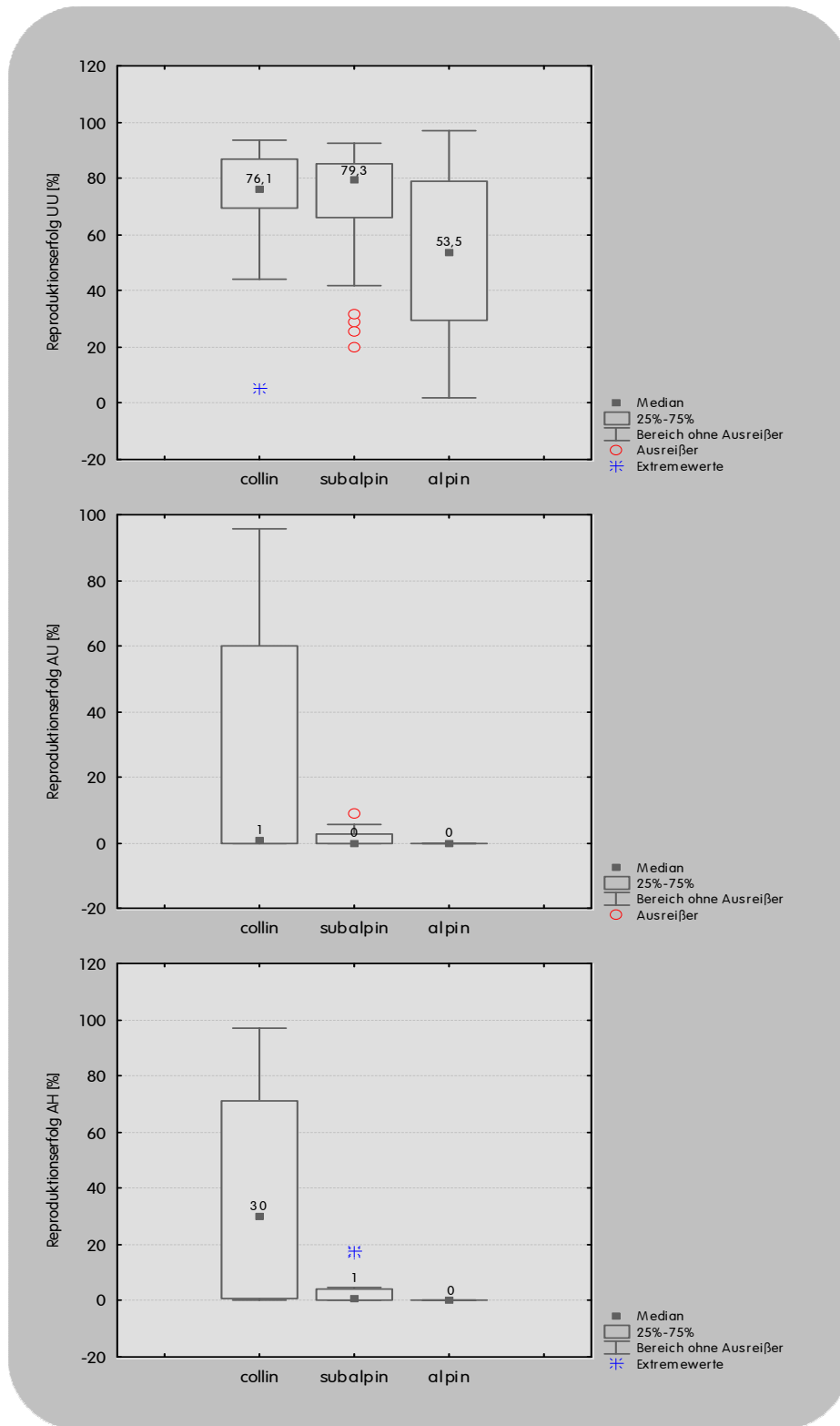


Abb. 47: Selbst- und Fremdbestäubung der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; AU=abgeschirmt, unmanipuliert, AH=abgeschirmt, handbestäubt).

Werden die Ergebnisse innerhalb der drei Versuchstypen bezogen auf die Höhenstufen verglichen, zeigen sich folgende statistische Merkmale: Die Pflanzen der collinen Standorte hatten im Versuch unabgeschirmter Capitula (UU) den höchsten Reproduktionserfolg und lagen damit höchstsignifikant höher als bei den abgeschirmten Capitula (AU); ( $U=214,0^{***}$ ;  $N=80$ ) sowie bei den handbestäubten Individuen (AH); ( $U=298,0^{***}$ ;  $N=77$ ).

Die freistehenden Pflanzen (UU) der subalpinen Populationen hatten ebenfalls die höchsten Werte hinsichtlich ihres Reproduktionserfolges und bildeten höchstsignifikant mehr Achänen als abgeschirmte Capitula (AU); ( $U=0,0^{***}$ ;  $N=60$ ) und selbstbestäubte (AH) ( $U=0,0^{***}$ ;  $N=69$ ). Auch die alpinen Populationen zeigten höchstsignifikant höhere Reproduktionswerte für ihre unabgeschirmten, unmanipulierten Pflanzen (UU) im Vergleich mit den abgeschirmten, unmanipulierten (AU); ( $U=0,0^{***}$ ;  $N=50$ ) und mit den abgeschirmten, von Hand selbstbestäubten (AH); ( $U=0,0^{***}$ ;  $N=49$ ).

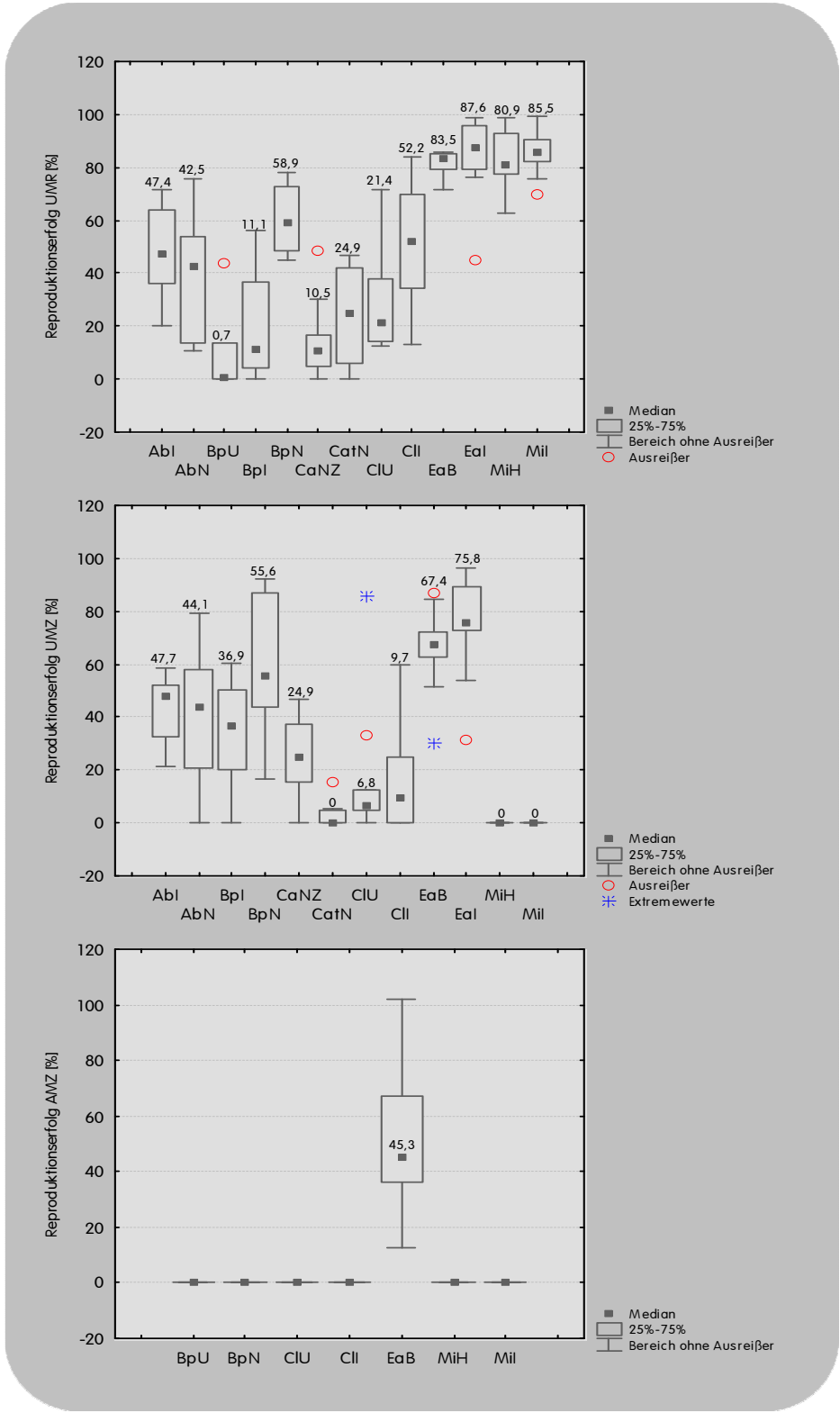
Innerhalb der Versuche der abgeschirmten (AU) und selbstbestäubten Pflanzen (AH) war in allen drei Höhenstufen kein statistisch gesicherter Unterschied nachweisbar.

#### 4. 4. 2. 3 Schauwirkung und Fertilität – Vergleich der Arten

Um zu testen, in wie weit das Vorhandensein von Zungen- und Röhrenblüten eine Lockwirkung auf Blütenbesucher hat, wurden Capitula mit entfernten Zungenblüten und verbliebenen Röhrenblüten (UMR) und umgekehrt (UMZ) getestet (Abb. 48). Ein Test auf Apomixis wurde im Versuch mit abgeschirmten, manipulierten Capitula durchgeführt, bei welchem die Röhrenblüten entfernt und die rein weiblichen Zungenblüten belassen wurden (AMZ). Die subalpine Population von *Erigeron annuus* (Eal) zeigte im Versuch UMR den höchsten Reproduktionserfolg (87,6%;  $n=10$ ), während die colline Population von *Bellis perennis* (BpU) die geringste Menge an Achänen von allen Populationen ausbildete (0,7%;  $n=7$ ). Dies war hochsignifikant geringer, als bei ihrer alpinen Population BpN (58,9%;  $n=10$ ); ( $U=0,0^{**}$ ;  $N=17$ ). Auch die subalpine Population von *B. perennis* (Bpl) produzierte hochsignifikant weniger Achänen (11,1%; ( $n=10$ ) im Vergleich zur alpinen Population BpN ( $U=6,0^{**}$ ;  $N=20$ ). Bei *Chrysanthemum leucanthemum* hatte die colline Population CIU einen signifikant geringeren Reproduktionserfolg (21,4%;  $n=10$ ) als ihre subalpine Population CII; (52,2%;  $n=10$ ); ( $U=24,0^*$ ;  $N=20$ ). Zwischen den Populationen BpU/Bpl, Abl/AbN sowie CaNZ/CatN, EaB/Eal und MiH/Mil waren keine signifikanten Unterschiede nachzuweisen.

Die freistehenden Capitula ohne Röhrenblüten, aber mit vorhandenen Zungenblüten (UMZ) der subalpinen Population von *Erigeron annuus* (Eal) hatten erneut den höchsten Reproduktionserfolg (75,8%;  $N=10$ ). Der geringste war bei beiden Populationen von *Matricaria inodora* (MiH und Mil) zu finden, deren Zungenblüten keine Früchte ausbildeten (je 0%,  $N=10$ ). Die einzigen Populationen innerhalb dieses Versuches, welche sich im Reproduktionserfolg signifikant unterschieden waren *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *C. atratum* (CatN) (0% und 6,8%;  $U=14,0^*$ ;  $N=20$ ).

Auch im abgeschirmten Versuch mit manipulierten Capitula (AMZ) hatte *E. annuus* (EaB) im Median den höchsten Reproduktionserfolg (45,3%;  $n=9$ ) und war auch die einzige Population, die in diesem Versuch Achänen ausbildete. Dies spricht für apomiktische Reproduktion. Im Vergleich zu den anderen Populationen dieses Versuches lag EaB damit hochsignifikant höher ( $U=0,0^{**}$ ;  $N=16$ ).

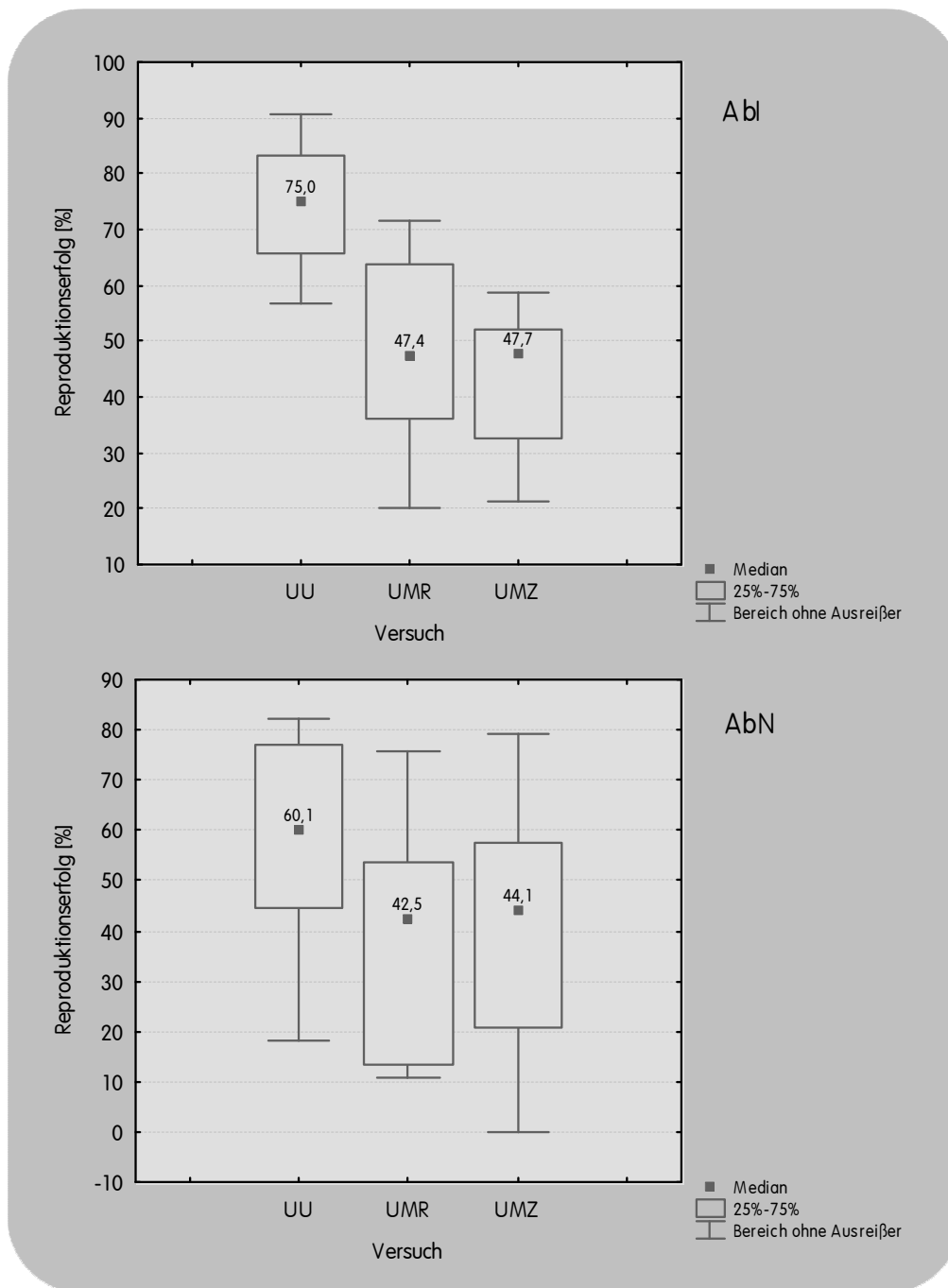


**Abb. 48: Schauwirkung und Fertilität der untersuchten Populationen** (UMR=unabgeschirmt, manipulierte, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipulierte, nur Zungenblüten; AMZ=abgeschirmt, manipulierte, nur Zungenblüten; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).



Ein statistischer Vergleich der Versuchsergebnisse innerhalb einer Population ergibt sich wie folgt: Die subalpine Population von *Aster bellidiastrum* (AbI) produzierte hochsignifikant mehr Achänen im Versuch der freistehenden, unmanipulierten Pflanzen (UU) (75,0%; n=10), als mit freistehenden, manipulierten Capitula (mit entfernten Zungenblüten=UMR); (47,4%; n=10); ( $U=7,0^{**}$ ; N=20); (Abb. 49). Höchstsignifikant niedriger lag ihr Reproduktionserfolg im Versuch mit manipulierten Capitula, deren Röhrenblüten entfernt und deren Zungenblüten belassen worden waren (UMZ); (47,7%; n=10); ( $U=1,0^{***}$ ; N=20). Der Vergleich zwischen UMR und UMZ ergab keine statistische Differenz.

Die unmanipulierten Capitula der alpinen Population von *A. bellidiastrum* (AbN) waren signifikant reproduktiver (60,1%; n= 10), als die manipulierten (mit verbliebenen Röhrenblüten = UMR); (42,5%; n=10); ( $U=24,0^{*}$ ; N=20); (Abb. 49). Die Vergleiche zwischen den Ergebnissen der Versuche UU (unabgeschirmt, unmanipuliert) und UMZ (unabgeschirmt, manipuliert, mit verbliebenen Zungenblüten) sowie zwischen den Versuchen UMR (unabgeschirmt, manipuliert, mit verbliebenen Röhrenblüten) und UMZ (unabgeschirmt, manipuliert, mit verbliebenen Zungenblüten) zeigte keine statistisch nachweisbaren Unterschiede.

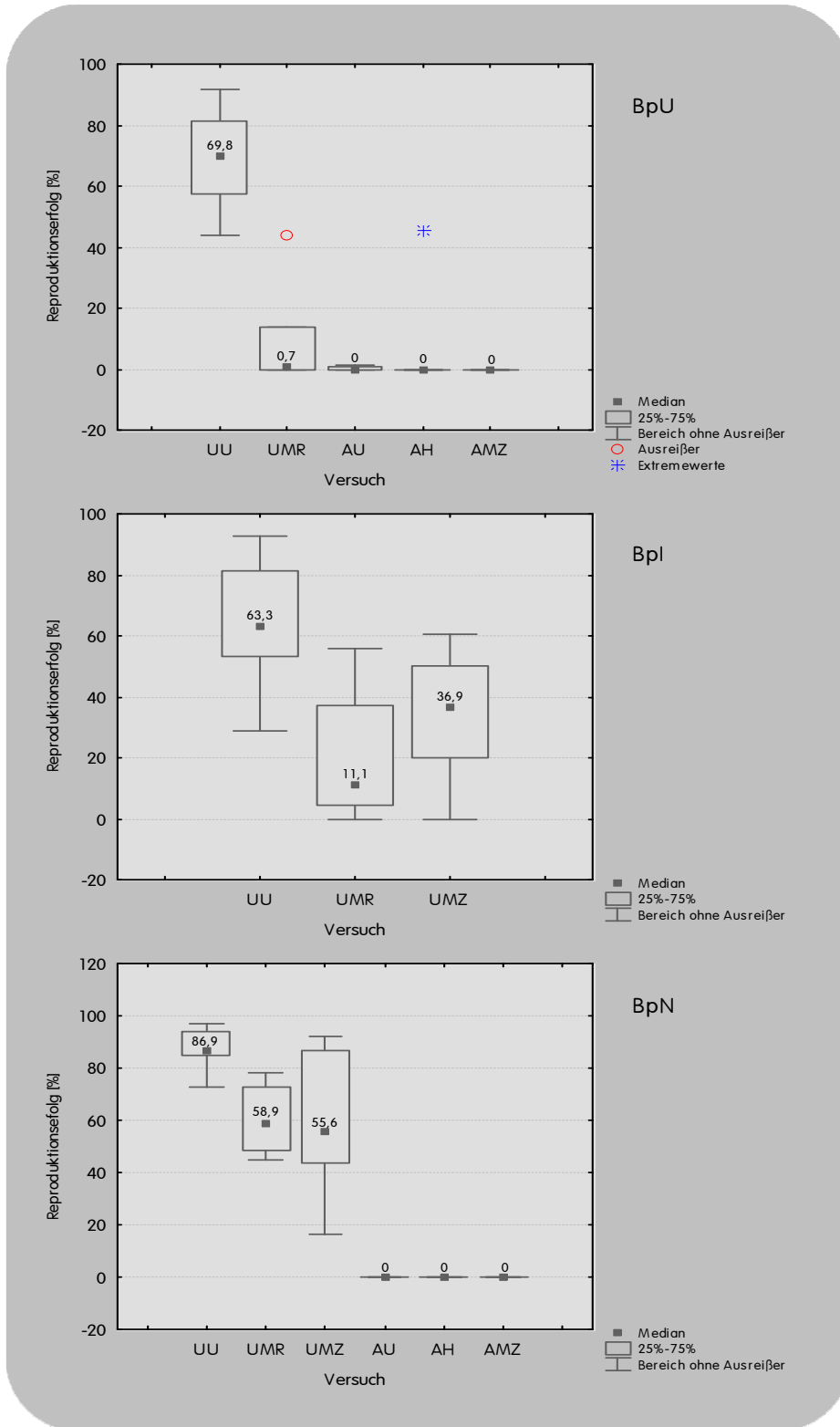


**Abb. 49: Reproduktionserfolg der subalpinen (AbI) und alpinen (AbN) Populationen von *Aster bellidiastrum*** (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; UMR=unabgeschirmt, manipuliert, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten).

In der collinen Population von *Bellis perennis* (BpU) setzten die freistehenden, manipulierten Capitula mit verbliebenen Röhrenblüten (UMR) nur 0,7% (n=7) Früchte an, während die freistehenden, unmanipulierten Capitula (UU) hochsignifikant mehr Früchte bildeten (69,8%; n=10); ( $U=0,0^{**}$ ; N=17) (Abb. 50). Zwischen den Versuchen AU und AMZ ergab sich kein signifikanter Unterschied.

Auch in der subalpinen Population von *B. perennis* (Bpl) hatten die freistehenden Pflanzen im Versuch UU den größten Reproduktionserfolg (63,3%; n=10), was hochsignifikant mehr war als mit entfernten Zungenblüten und verbliebenen Röhrenblüten (UMR); (11,1%; n=10); ( $U=8,0^{**}$ ; N=20); (Abb. 50). Auch die unabgeschirmten, manipulierten Capitula, bei welchen die Zungenblüten belassen und die Röhrenblüten entfernt worden waren (UMZ), zeigten mit 36,9% (n=10) im Vergleich zu den intakten Capitula einen signifikant niedrigeren Reproduktionserfolg ( $U=16,0^*$ ; N=20). Zwischen den Capitula der Versuche UMR und UMZ ergab sich kein statistisch nachweisbarer Unterschied.

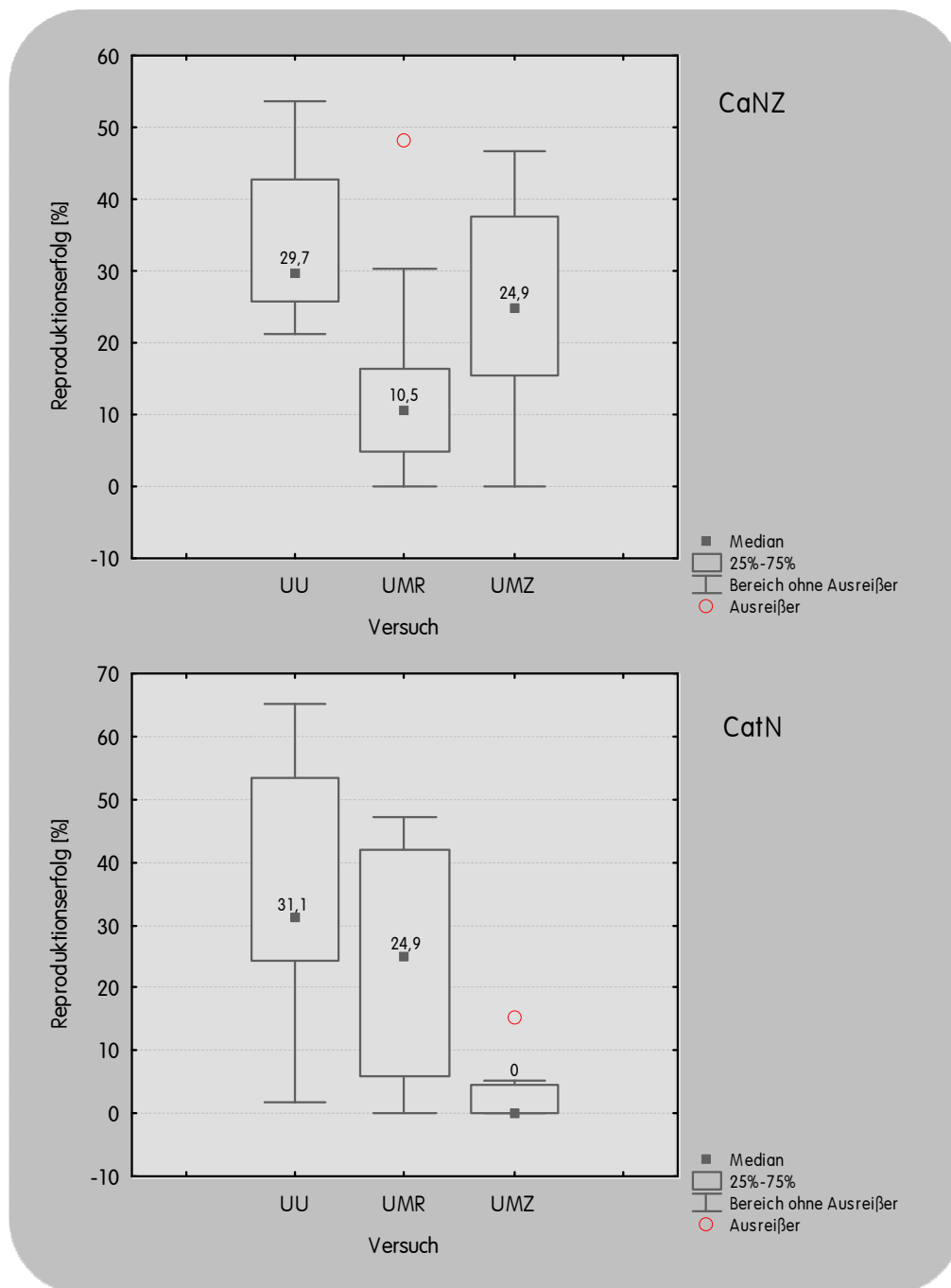
Innerhalb der alpinen Population von *B. perennis* (BpN) ergaben sich folgende Unterschiede (Abb. 50): Mit einem Reproduktionserfolg von 58,9% (n=10) lagen die manipulierten Capitula (UMR) höchstsignifikant niedriger als die der unmanipulierten Capitula (UU); ( $U=3,0^{***}$ ; N=20). Einen ähnlichen Reproduktionserfolg hatten die Capitula ohne Röhrenblüten, an denen die Zungenblüten belassen worden waren (UMZ); (55,5%; n=9). Im Vergleich zu den Individuen der Versuche UU und UMR produzierten die abgeschirmten, manipulierten Pflanzen (AMZ) mit 0% (n=10) höchstsignifikant weniger Achänen ( $U=0,0^{***}$ ; N=19).



**Abb. 50: Reproduktionserfolg der collinen (BpU), subalpinen (BpI) und alpinen (BpN) Populationen von *B. perennis*** (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; UMR=unabgeschirmt, manipuliert, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten; AU=abgeschirmt, unmanipuliert; AH=abgeschirmt, handbestäubt; AMZ=abgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten).

Die Capitula der alpinen Population *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ), an denen die Röhrenblüten belassen und die Zungenblüten entfernt worden waren (UMR), zeigten mit 10,5% (n=10) einen signifikant niedrigeren Reproduktionserfolg als die unmanipulierten Capitula (UU) mit 29,7 % (n=10); ( $U=14,0^*$ ; N=20); (Abb. 51). Der Vergleich der Ergebnisse zwischen den Versuchen UMZ und UU sowie zwischen UMR und UMZ ergab keine signifikanten Unterschiede.

Die manipulierten Capitula (UMZ) der alpinen Population *Chrysanthemum atratum* (CatN) bildeten keine Achänen aus (0%; n=10) und hatte damit einen höchstsignifikant geringeren Reproduktionserfolg als mit unmanipulierten Capitula (UU); (31,1%; n=10); ( $U=3,0^{***}$ ; N=20); (Abb. 51). Die Ergebnisse der Versuche UMR und UU zeigten keine statistisch relevante Differenzen (Abb. 51). Zudem bildeten die manipulierten Capitula ohne Röhrenblüten (UMZ) hochsignifikant weniger Achänen als die Individuen ohne Zungenblüten (UMR); ( $U=10,5^{**}$ ; N=20).

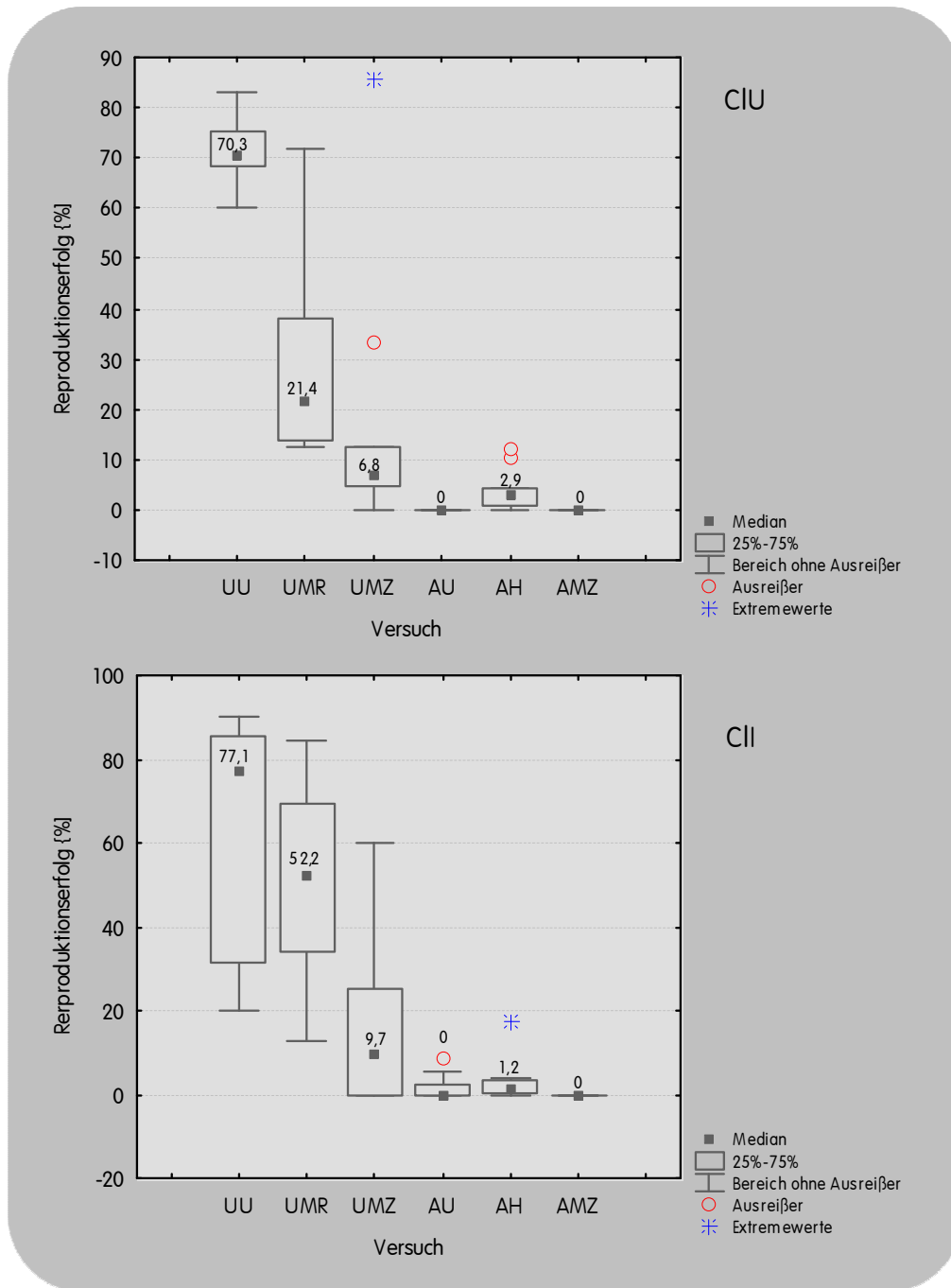


**Abb. 51: Reproduktionserfolg der alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *Chrysanthemum atratum* (CatN);** (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; UMR=unabgeschirmt, manipuliert, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten).

Die abgeschirmten Capitula beider Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* hatten einen sehr geringen Fruchtansatz. Dies war vor allem für die manipulierten Individuen ersichtlich (Abb. 52).

Die manipulierten Capitula der collinen Population CIU hatten in den Versuchen UMR (21,4%; n=10) und UMZ (8,8%; n=10) hochsignifikant niedrigere Reproduktionserfolge, als die unmanipulierten Pflanzen (UU); (70,3%; n=10); ( $U=6,0^{**}$ ; N=20 und  $U=10,0^{**}$ ; N=20); (Abb. 52). Die manipulierten Capitula ohne Zungenblüten (UMR) bildeten eine signifikant größere Menge an Achänen im Vergleich manipulierten Capitula ohne Röhrenblüten (UMZ); ( $U=18,0^*$ ; N=20). Im Vergleich zwischen den unabgeschirmten, manipulierten (UMZ) und den abgeschirmten, manipulierten Capitula (AMZ) hatten letztere mit 0% (n=10) einen hochsignifikant geringeren Reproduktionserfolg ( $U=10,0^{**}$ ; N=20).

Die manipulierten Capitula mit verbliebenen Zungenblüten (UMZ) der subalpinen Population von *Chrysanthemum leucanthemum* (CII) hatte ebenfalls einen hochsignifikant geringeren Reproduktionserfolg (9,7%; n=10) im Vergleich zu den unmanipulierten Individuen (UU); (77,1%; n=10); ( $U=7,0^{**}$ ; N=20) und den Capitula mit verbliebenen Röhrenblüten (UMR); (52,2%; n=10); ( $U=14,0^{**}$ ; N=20); (Abb. 52). Zwischen UMR und UU war kein statistischer Unterschied nachweisbar. Die unabgeschirmten, manipulierten Capitula (UMZ) hatten einen signifikant höheren Reproduktionserfolg im Vergleich zu den abgeschirmten Individuen (AMZ); ( $U=15,0^*$ ; N=20).

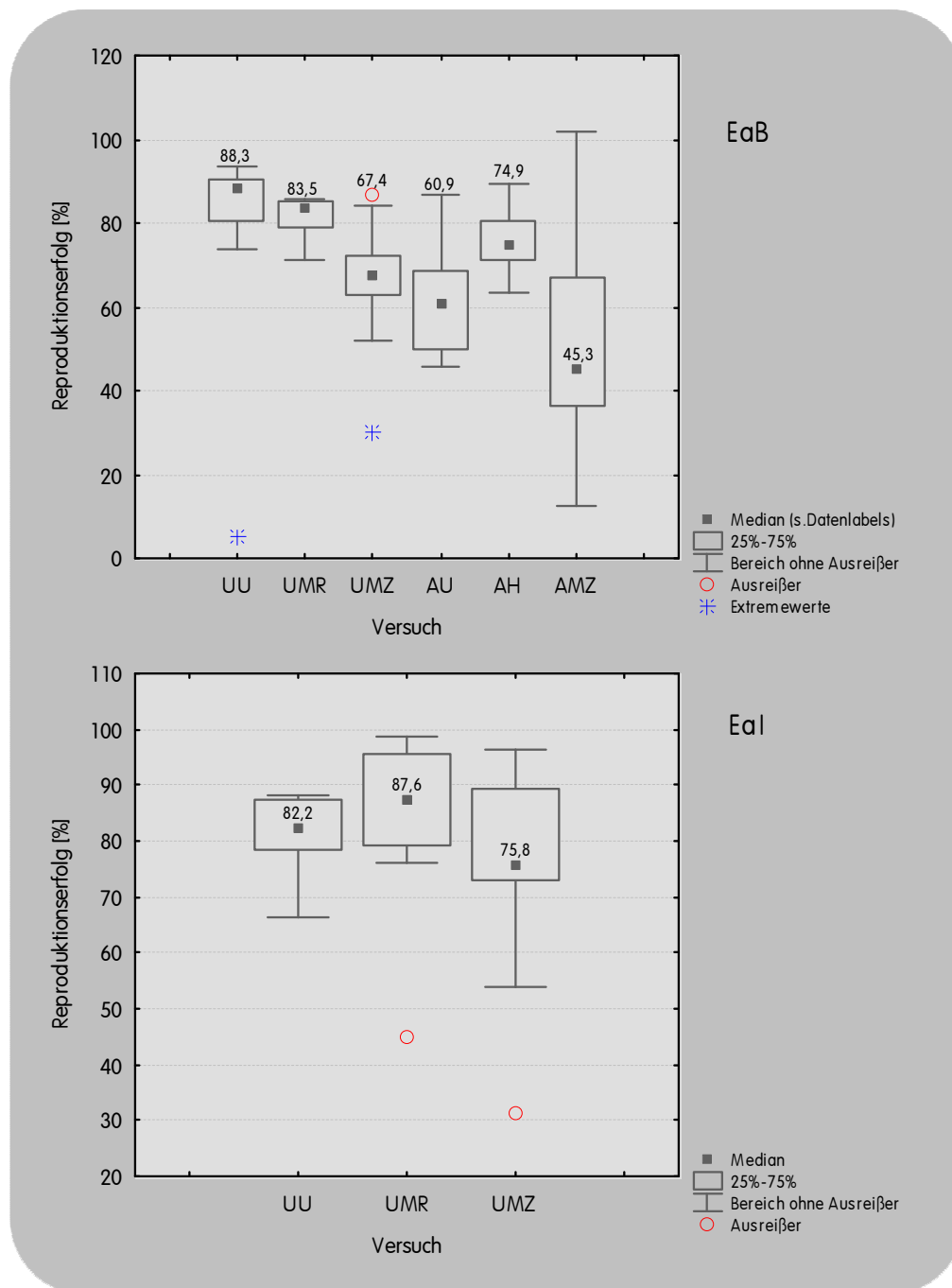


**Abb. 52** Reproduktionserfolg der collinen (CIU) und subalpinen (CII) Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; UMR=unabgeschirmt, manipuliert, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten; AU=abgeschirmt, unmanipuliert; AH=abgeschirmt, handbestäubt; AMZ=abgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten).



Die colline Population von *Erigeron annuus* (EaB) produzierte in manipulierten Capitula ohne Röhrenblüten (UMZ) signifikant weniger Achänen (67,4%; n=10) im Vergleich zu den intakten Capitula UU (88,3%; n=10); ( $U=15,0^*$ ; N=20); (Abb. 53). Die manipulierten Pflanzen ohne Zungenblüten (UMR) zeigten im Vergleich zu den unmanipulierten Individuen (UU) keinen signifikanten Unterschied. Im Vergleich zwischen den unabgeschirmten, manipulierten Capitula der Versuche UMR und UMZ konnte ein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden: Hier hatten die Capitula mit verbliebenen Röhrenblüten (UMR) den höheren Reproduktionserfolg ( $U=17,0^*$ ; N=20). Zwischen unabgeschirmten, manipulierten Capitula (UMZ) und abgeschirmten, manipulierten Capitula (AMZ) ergab sich kein statistisch nachweisbarer Unterschied.

Im Vergleich zwischen den drei Versuchstypen (UU=82,2%; n=10; UMR=87,6%; n=10; UMZ=75,8%; n=10) konnten bei der subalpinen Population von *Erigeron annuus* (EaI) keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen werden (Abb. 53). Jedoch war bei den manipulierten Individuen (UMR) im Median sogar ein etwas höherer Reproduktionserfolg als bei den unmanipulierten (UU) zu ermitteln.



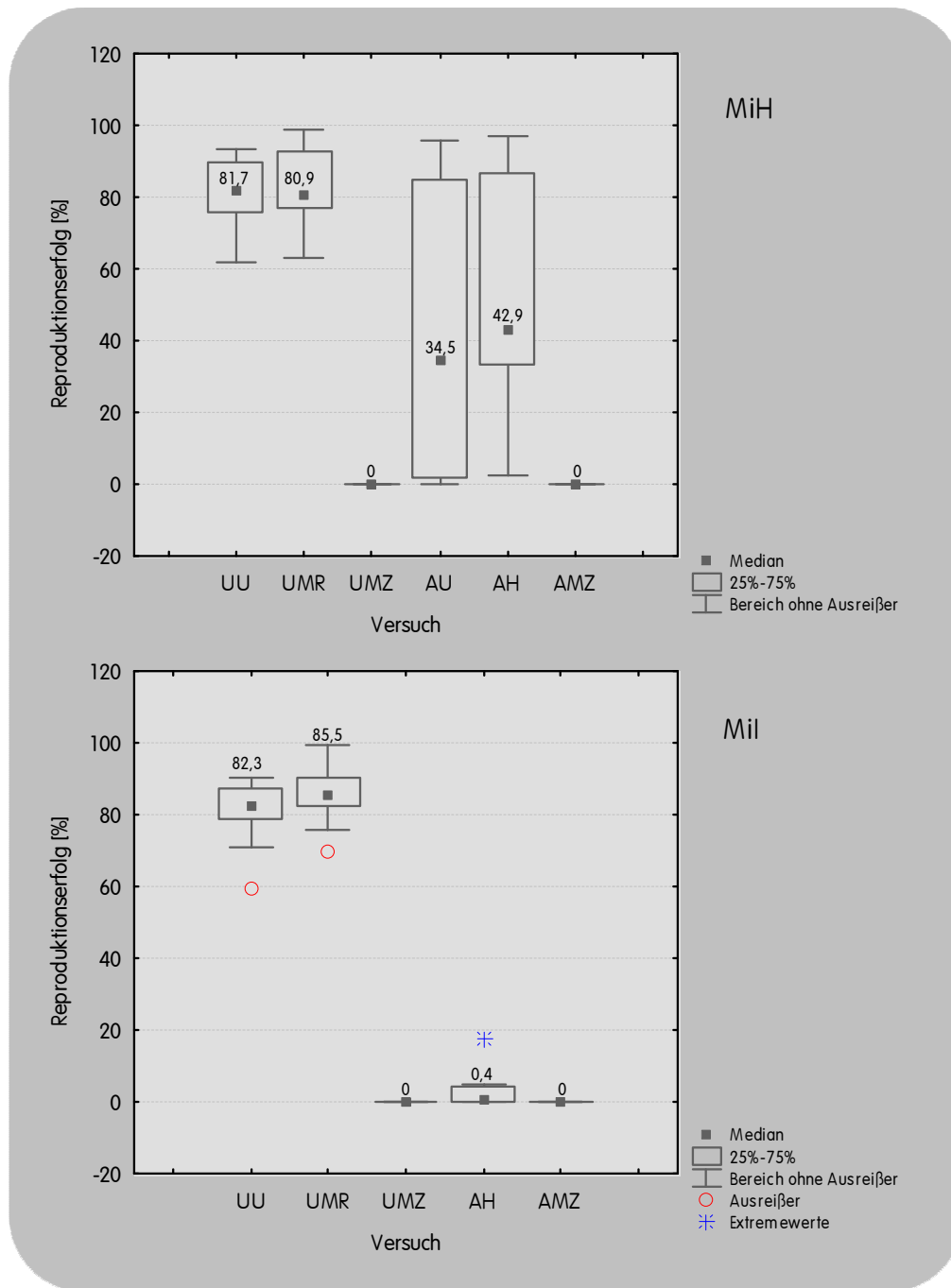
**Abb. 53: Reproduktionserfolg der collinen (EaB) und subalpinen (Eal) Population von *Erigeron annuus*** (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; UMR=unabgeschirmt, manipuliert, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten; AU=abgeschirmt, unmanipuliert; AH=abgeschirmt, handbestäubt; AMZ=abgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten).

Zwischen den unmanipulierten und manipulierten Capitula von *Matricaria inodora* waren in beiden Höhenstufen kaum Unterschiede im Reproduktionserfolg zu beobachten (Abb. 54). Auffallend waren die Unterschiede jedoch bei den abgeschirmten Individuen.

Die Capitula der collinen Population von *M. inodora* (MiH) produzierten höchstsignifikant weniger Achänen mit entfernten Röhrenblüten (UMZ); (0%; n=10) als mit intakten Capitula (UU); (81,7%; n=10); (U=0,0\*\*\*; N=20); (Abb. 54). Im Vergleich zwischen unmanipulierten (UU) und manipulierten mit entfernten Zungenblüten (UMR) ergab sich statistisch kein Unterschied. Jedoch lag der Reproduktionserfolg von Individuen mit entfernten Röhrenblüten (UMZ) höchstsignifikant niedriger im Vergleich zu solchen mit entfernten Zungenblüten (UMR) mit 80,9% (n=10); (U=0,0\*\*\*; N=20).

Ähnlich wie bei der collinen Population MiH verhielt es sich bei der subalpinen Population von *M. inodora* (Mil); (Abb. 54): Höchstsignifikant niedriger war der Reproduktionserfolg der Capitula mit entfernten Röhrenblüten (UMZ); (0%; n=10) im Vergleich zu den freistehenden, intakten Capitula (UU) mit einem Fruchtansatz von 82,3% (n=10); (U=0,0\*\*\*; N=20). Auch bei dieser Population war kein signifikanter Unterschied zwischen den Individuen UU und UMR nachweisbar, jedoch zeigten hier die manipulierten Individuen einen etwas höheren Reproduktionserfolg als die unmanipulierten. Der Reproduktionserfolg der manipulierten Capitula im Versuch UMR (85,5%; n=10) war höchstsignifikant größer als im Versuch UMZ, in welchem keine Achänen gebildet wurden (U=0,0\*\*\*; N=20).

Sowohl im Versuch UMZ als auch AMZ ergab sich statistisch für beide Populationen (MiH/Mil) kein nachweisbarer Unterschied, da keine Achänen produziert wurden und die Zungenblüten von *Matricaria inodora* damit keine Fertilität zeigten.



**Abb. 54: Reproduktionserfolg der collinen (MiH) und subalpinen (Mil) Populationen von *Matricaria inodora*** (UU=unabgeschirmt, unmanipuliert; UMR=unabgeschirmt, manipuliert, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten; AU=abgeschirmt, unmanipuliert; AH=abgeschirmt, handbestäubt; AMZ=abgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten).

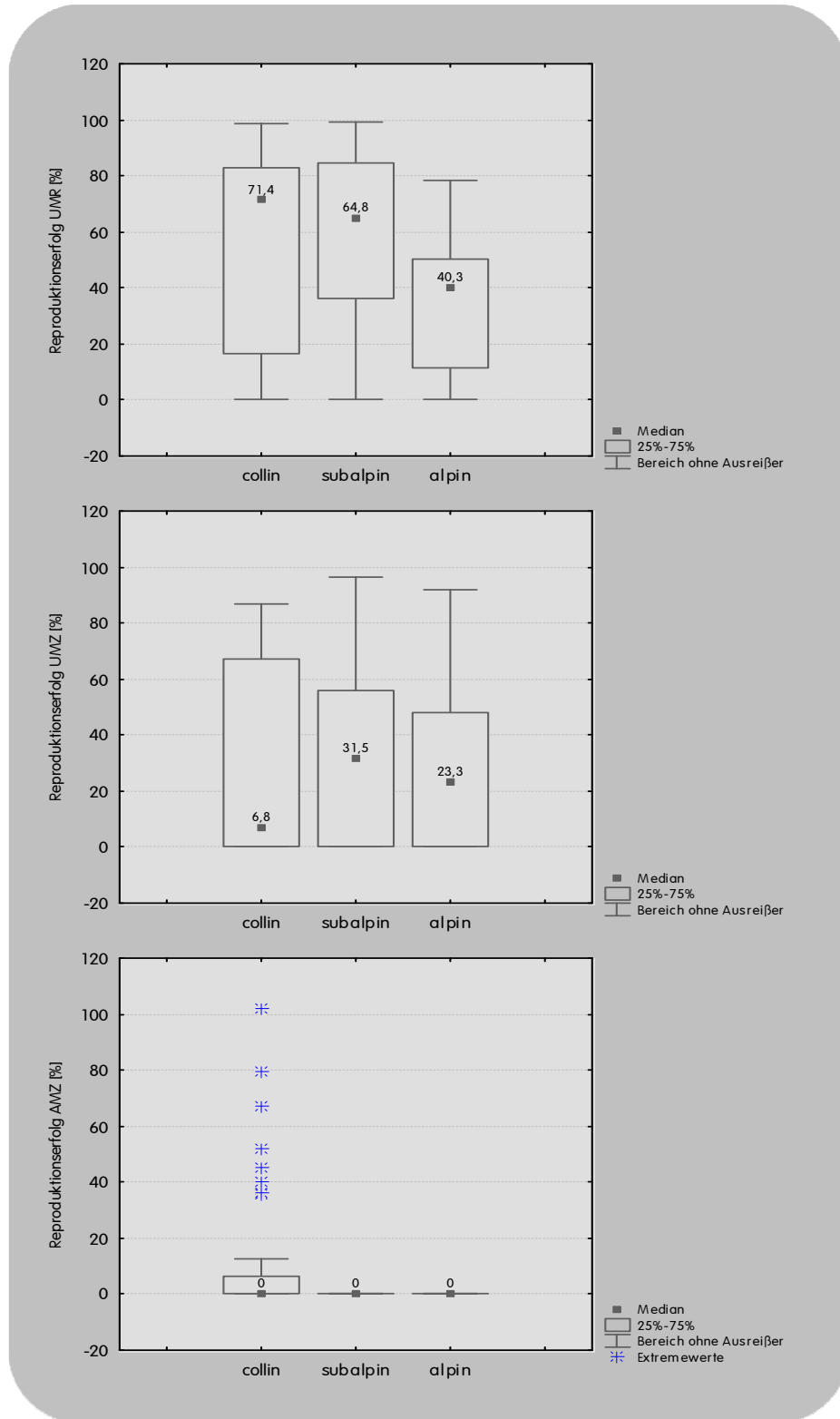
#### 4. 4. 2. 4 Schauwirkung und Fertilität – Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Werden die Ergebnisse der Versuche UMR, UMZ und AMZ unter Berücksichtigung der Standorthöhe verglichen, so zeigt sich, dass der Reproduktionserfolg bei Capitula mit entfernten Zungenblüten mit steigender Höhe abnimmt. Die Capitula mit entfernten Röhrenblüten (unabgeschirmt sowie abgeschirmt) zeigen hingegen keine standortabhängige Tendenz (Abb. 55).

Manipulierte Capitula (UMR) colliner Populationen hatten den höchsten Reproduktionserfolg (71,4%; n=37); (Abb. 55). Damit produzierten sie signifikant mehr Achänen als die Capitula der alpinen Standorte (40,3%; n=40); ( $U=478,0^*$ ;  $N=77$ ). Die Capitula der subalpinen Populationen bildeten höchstsignifikant mehr Achänen (64,8%; n=50) im Vergleich zu den alpinen ( $U=559,0^{***}$ ;  $N=90$ ). Der Vergleich zwischen den collinen und subalpinen Populationen ergab hier statistisch keine signifikanten Unterschiede.

Die freistehenden, manipulierten Capitula (UMZ) der subalpinen Populationen zeigten mit 31,5% ( $N=50$ ) den höchsten Fruchtansatz im Vergleich der drei Höhenstufen (Abb. 55). Die Pflanzen der alpinen Standorte hatten einen Reproduktionserfolg von 23,3% ( $N=39$ ). Die geringste Menge an Achänen wurde bei den collinen Populationen gebildet (6,8%;  $N=30$ ). Der statistische Vergleich dieser Ergebnisse hinsichtlich der Höhenstufe ergab keine signifikanten Unterschiede.

Abgeschirmte, manipulierte Capitula (AMZ) der untersuchten Populationen aller Höhenstufen bildeten, bis auf Einzelwerte der collinen Populationen, keine Achänen aus (0%; collin:  $N=36$ ; subalpin:  $N=20$ ; alpin:  $N=0$ ); (Abb. 55).



**Abb. 55: Schauwirkung und Fertilität der Zungenblüten untersuchten Populationen im Vergleich der Höhenstufen (UMR=unabgeschirmt, manipuliert, nur Röhrenblüten; UMZ=unabgeschirmt, manipuliert, nur Zungenblüten).**

Der statistische Vergleich der in den verschiedenen Höhenstufen ermittelten Ergebnisse zeigte folgende Unterschiede: Die collinen Populationen hatten einen signifikant höheren Reproduktionserfolg im Versuch der freistehenden, manipulierten Capitula (UU) als die manipulierten (UMR); ( $U=520,0^*$ ;  $N=77$ ). Ebenso bildeten die unmanipulierten Capitula (UU) höchstsignifikant mehr Achänen als die Capitula ohne Röhrenblüten (UMZ); ( $U=150,0^{***}$ ;  $N=70$ ). Zudem unterschied sich der Fruchtansatz der unabgeschirmten, manipulierten Capitula ohne Zungenblüten (UMR) und ohne Röhrenblüten (UMZ) hochsignifikant voneinander ( $U=294,0^{**}$ ;  $N=67$ ). Letztere bildeten im Vergleich zu abgeschirmten Capitula ohne Röhrenblüten signifikant mehr Achänen ( $U=379,5^*$ ;  $N=69$ ).

Die unmanipulierten Pflanzen (UU) der subalpinen Standorte hatten signifikant höheren Fruchtansatz als die manipulierten (UMR) ( $U=909,0^*$ ;  $N=100$ ). Ebenso produzierten sie höchstsignifikant mehr Achänen als die Individuen, deren Röhrenblüten entfernt worden waren (UMZ); ( $U=373,0^{***}$ ;  $N=100$ ). Vergleicht man die manipulierten Capitula, so reproduzierten sich die Capitula mit verbliebenen Röhrenblüten höchstsignifikant erfolgreicher im Vergleich zu jenen mit verbliebenen Zungenblüten (UMZ); ( $U=723,5^{***}$ ;  $N=100$ ). Im Vergleich zu den abgeschirmten, manipulierten Capitula (AMZ) bildeten die unabgeschirmten Pflanzen (UMZ) höchstsignifikant mehr Achänen ( $U=133,0^{***}$ ;  $N=69$ ).

Die unmanipulierten Capitula (UU) der alpinen Populationen bildeten hochsignifikant mehr Achänen aus als manipulierte Individuen (UMR); ( $U=492,0^{**}$ ;  $N=80$ ). Diese bildeten zudem höchstsignifikant mehr Achänen, als Pflanzen im Versuch UMZ ( $U=429,0^{***}$ ;  $N=79$ ). Zwischen den Ergebnissen der manipulierten Capitula (UMR, UMZ) ergaben sich statistisch keine signifikanten Unterschiede. Die unabgeschirmten, manipulierten Capitula (UMZ) zeigten jedoch einen höchstsignifikant höheren Reproduktionserfolg, als die abgeschirmten, manipulierten (AMZ); ( $U=50,0^{***}$ ;  $N=49$ ).

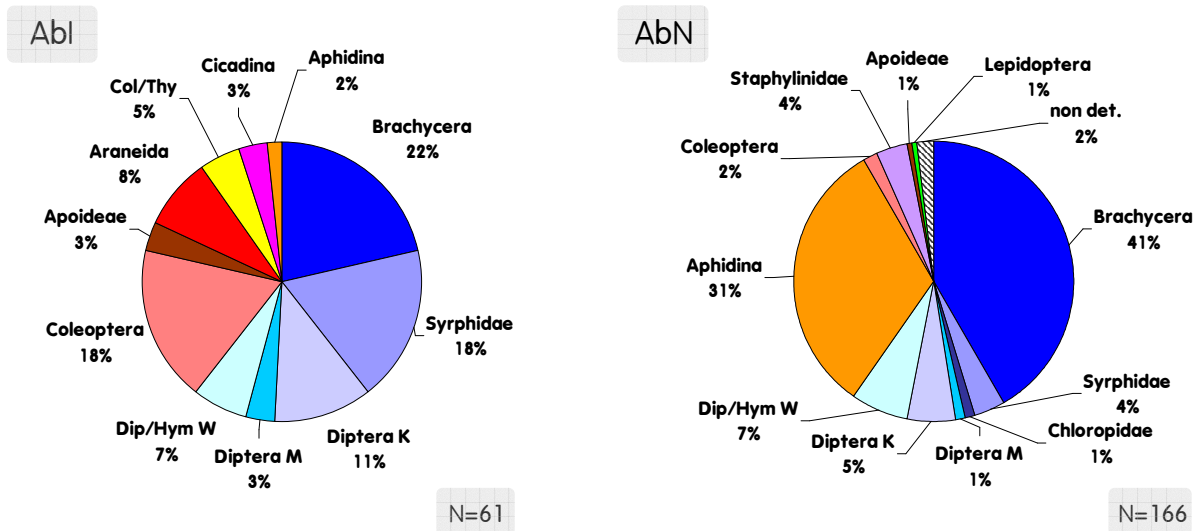
## **4.5 Blütenbesucher**

### **4.5.1 Spektren der Blütenbesucher**

Die Capitula der untersuchten Populationen wurden im Rahmen der Beobachtungsböcke (Vgl. 4.5.4, Seite 127) von sehr unterschiedlichen Insektengruppen besucht und auch in der Zusammensetzung der Besucherspektren insgesamt waren teilweise beträchtliche Unterschiede zu beobachten (Abb. 56-61). Die Angaben der folgenden Besucherspektren beruhen auf Absolutwerten, die sich aus der Anzahl aller beobachteten Tiere zusammensetzt und in verhältnismäßiger Verteilung ihres Auftretens in Prozent dargestellt sind.

Auf den Capitula der subalpinen Population von *Aster bellidiastrum* (Ab1) waren nicht näher bestimmbare Vertreter der Unterordnung Brachycera (Diptera) die Hauptbesucher (22%;  $n=13$ ); (Abb. 56). Die zweitgrößte Besuchergruppe wurde einerseits von Vertretern der Familie Syrphidae (Diptera) und andererseits von Individuen der Ordnung Coleoptera mit jeweils 18% (je  $n=11$ ) gebildet. Weiterhin traten Dipteren mit 11%, 7% und 3% kleine Dipteren (Diptera K), mittelgroße Dipteren (Diptera M), winzige Dipteren und Hymenopteren (Dip/Hym W) auf. Die restlichen Blütenbesucher verteilten sich auf verschiedene Morphospezies.

Vertreter der Unterordnung Brachycera (Diptera) bildeten mit 41% (n=69) auch die Hauptbesucher der Capitula der alpinen Population von *A. bellidiastrum* (AbN); (Abb. 56). Die zweitgrößte Besuchergruppe wurde durch Vertreter der Familie Aphidina mit 31% (n=53) repräsentiert. Verschiedene andere Vertreter der Ordnung Diptera aus den Familien Syrphidae und Chloropidae sowie nicht näher bestimmbare Morphospezies nahmen nahezu ein Viertel des Gesamtspektrums ein. Das letzte Achtel des Spektrums wurde durch unterschiedliche andere Gruppen vertreten.



**Abb. 56: Besucherspektren der subalpinen (AbI) und alpinen (AbN) Populationen von *Aster bellidiastrum*** (Col/Thy=Collembolen und Thysanopteren; Dip/Hym W=winzige Dipteren und Hymenopteren; Diptera K=kleine Dipteren; Diptera M=mittelgroße Dipteren; non det.=undeterminiert).

Auf den Capitula der drei Populationen von *Bellis perennis* nahmen Dipteren jeweils etwa die Hälfte am Gesamtbesucherspektrum ein (Abb. 57).

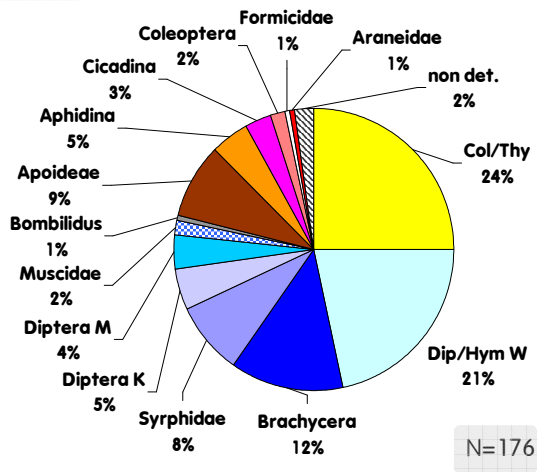
Die Blütenbesucher auf den Capitula der collinen Population von *B. perennis* (BpU) wurden hauptsächlich von zwei Gruppen gebildet (Abb. 57): Collembolen und Thysanopteren (Col/Thy) waren mit 24% (n=44), und nicht näher bestimmbare winzige Dipteren und Hymenopteren (Dip/Hym W) mit 21% (n=38) auf deren Capitula vertreten. Insgesamt stellten Dipteren sogar den Hauptanteil von insgesamt 53% (N=95), während das restliche Viertel von unterschiedlichen Besuchergruppen gebildet wurde.

Ähnlich verhielt es sich bei der subalpinen Population von *B. perennis* (BpI): Die zusammengefasste Gruppe der Collembolen und Thysanopteren (Col/Thy 22%; n=9) sowie Vertreter der Syrphiden (20%; n=8) waren die Hauptbesucher auf deren Capitula (Abb. 57). Insgesamt nahmen auch bei dieser Population von *B. perennis* die Dipteren den Hauptanteil am Gesamtspektrum ein (42%, N=16). Das letzte Drittel des Gesamtspektrums wurde durch heterogene Gruppen gebildet, wobei hier die Gruppe unbestimmbarer Blütenbesucher (non det.) den Großteil von 15% (n=6) einnahm.

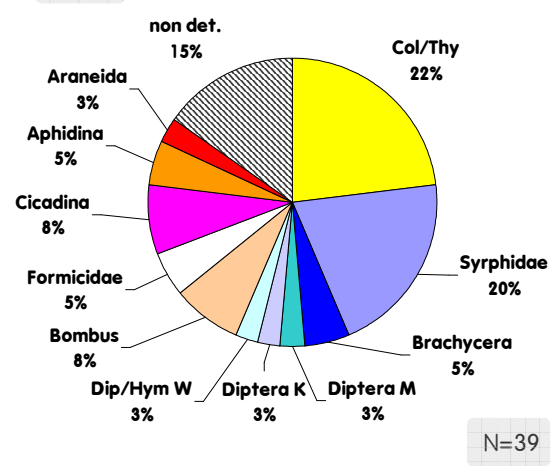
Den Hauptanteil am Besucherspektrum der alpinen Population von *B. perennis* (BpN) nahmen Vertreter der Unterordnung Brachycera ein (30%; n=39); (Abb. 57). Die zweithäufigste Besuchergruppe war die Familie Aphidina mit 21% (n=26). Insgesamt nahmen Dipteren auch bei dieser Population über die Hälfte des Gesamtspektrums ein (54%; N=69). Collembolen und Thysanopteren hatten hier im Vergleich zu den beiden anderen Populationen von *B. perennis* einen etwas geringeren Anteil am Gesamtspektrum (15%; n=19). Der Rest wurde durch Vertreter der Cicadina, Hymenoptera, Apoideae und Coleoptera gebildet.



BpU



Bpl



BpN

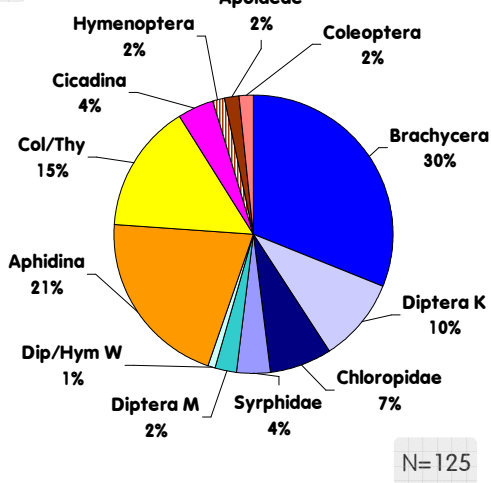
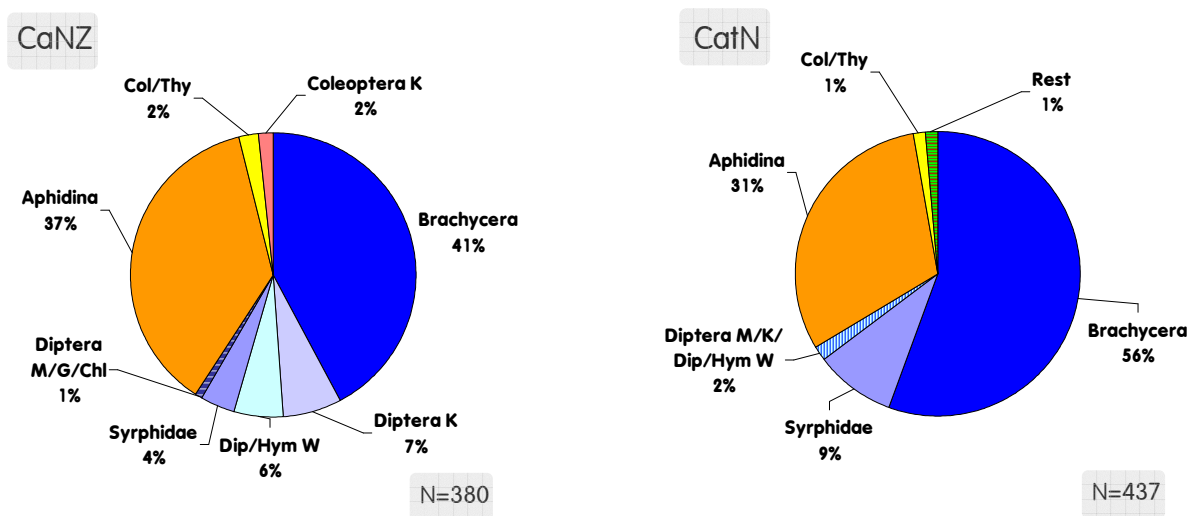


Abb. 57: Besucherspektren der der collinen (BpU), subalpinen (Bpl), und alpinen (BpN) Populationen von *Bellis perennis* (Col/Thy=Collembolen und Thysanopteren; Dip/Hym W=winzige Dipteren und Hymenopteren; Diptera K=kleine Dipteren; Diptera M=mittelgroße Dipteren; non det.=undeterminiert).

Dipteren waren auch die dominierenden Blütenbesucher auf den Capitula der alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *C. atratum* (CatN) (Abb. 58).

Das Besucherspektrum der Population CaNZ wurde zu 49% (N=225) von Dipteren gebildet (Abb. 58). Dabei nahm die Unterordnung Brachycera einen Anteil von 41% (n=160) ein. Individuen der Familie Aphidina nahmen den zweiten Platz als Blütenbesucher auf den Capitula von CaNZ ein (37%; n=140). Collembolen, Thysanopteren und kleine Coleopteren stellten den Restanteil von insgesamt 4% (N=15) dar.

Auf den Capitula der Population CatN wurde ein ähnliches Besucherspektrum, wie bei der Population CaNZ, beobachtet (Abb. 58): Hier waren Vertreter der Brachycera mit 56% (n=243) vertreten und Dipteren insgesamt mit 61% (N=290). Die zweitgrößte Besuchergruppe waren Individuen der Aphidina (31%; n=135) und 2% wurden durch kleinere Gruppen gebildet.

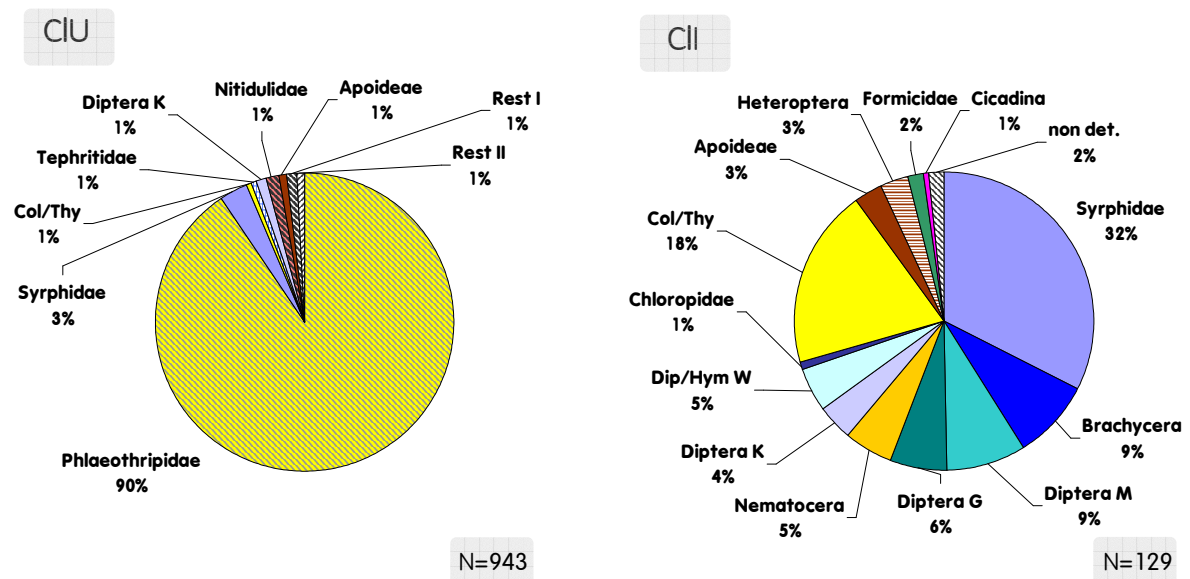


**Abb. 58: Besucherspektren der alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *C. atratum* (CatN)** (Coleoptera K=kleine Coleopteren; Col/Thy=Collembolen und Thysanopteren; Diptera Chl=Chloropidae; Diptera K=kleine Dipteren; Diptera M=mittelgroße Dipteren; Diptera G=große Dipteren; Dip/Hym W=winzige Dipteren und Hymenopteren; Rest=Apoideae, Bombus, Coleoptera, Lepidoptera).

Die Blüten von *Chrysanthemum leucanthemum* wurden an beiden Standorten (CIU/CII) von sehr unterschiedlichen Insektengruppen besucht (Abb. 59).

Vertreter der Familie Phlaeothripidae waren die mit Abstand am häufigsten auftretenden Blütenbesucher auf den Capitula der collinen Population von *C. leucanthemum* (CIU) (90%; n=853); (Abb. 59). Die anderen 10% (N=90) des Gesamtspektrums gehörten verschiedenen kleinen Gruppen an.

Die subalpine Population von *C. leucanthemum* (CII) zeigte ein völlig anderes Spektrum hinsichtlich ihrer Blütenbesucher (Abb. 59): Der Hauptbesucher wurde durch Individuen der Syrphidae repräsentiert (32%; n=42). Insgesamt nahmen jedoch die verschiedenen Gruppen der Dipteren einen Gesamtanteil von 71% (N=91) ein. Collembolen und Thysanopteren (Col/Thy) besuchten die Capitula von CII zu 18% (n=25) und des weiteren waren mehrere kleine Insektengruppen zu beobachten (Rest I, II).

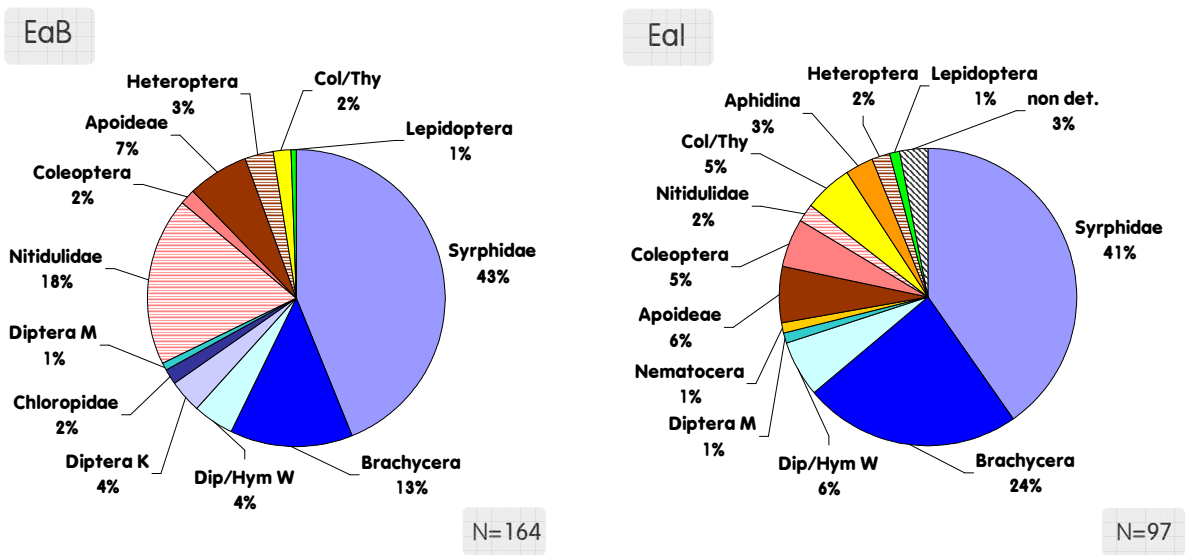


**Abb. 59: Besucherspektren der collinen (CIU) und subalpinen (CII) Population von *C. leucanthemum*** (Bra=Brachycera; Col/Thy=Collembolen und Thysanopteren; Diptera K=kleine Dipteren; Diptera M=mittelgroße Dipteren; Diptera G=große Dipteren; Dip/Hym W=winzige Dipteren und Hymenopteren; non det.=undeterminiert; Rest I=Brachycera, Chloropidae, Dip/Hym W, Diptera M; Rest II=Cicadina, Coleoptera, non det.).

Die Besucherspektren der beiden Populationen von *Erigeron annuus* (EaB/EaI) waren sehr ähnlich zusammengesetzt (Abb. 60).

Die Familie Syrphidae war der Hauptbesucher der Capitula der collinen Population EaB (43%; n=72), gefolgt von Coleopteren der Familie Nitidulidae (18%; n=30); (Abb. 60). Die verschiedenen Gruppe der Dipteren besuchten die Capitula insgesamt zu 67% (N=141), wobei die Unterordnung Brachycera 13% (n=22) ausmachte. Weitere 15% (N=23) verteilten sich auf die Apoideae (7%; n=11) und andere kleine Gruppen.

Die Capitula der subalpinen Population von *E. annuus* (EaI) zeigten ein sehr ähnliches Spektrum (Abb. 60): Mit 41% (n=39) war die Familie Syrphidae ebenfalls die Hauptbesuchergruppe. Vertreter der Brachycera waren mit 24% (n=23) beteiligt und alle Gruppen innerhalb der Diptera vertraten einen Gesamtanteil von 73% (N=70). Das letzte Drittel im Spektrum wurde durch acht verschiedene, kleine Besuchergruppen repräsentiert.



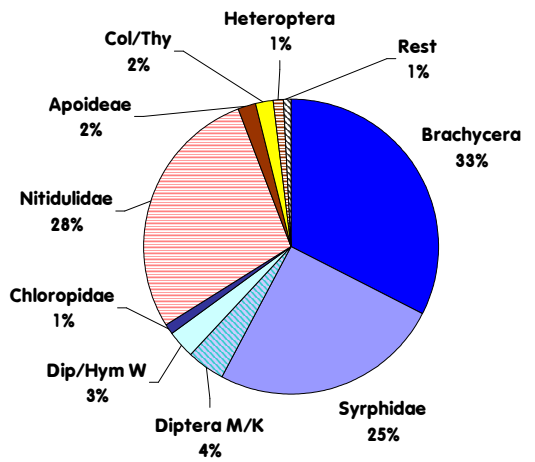
**Abb. 60: Besucherspektrum der collinen (EaB) und subalpinen (Eal) Populationen von *Erigeron annuus*** (Col/Thy=Collembolen und Thysanopteren; Dip/Hym W=winzige Dipteren und Hymenopteren; Diptera K=kleine Dipteren; Diptera M=mittelgroße Dipteren; non det.=undeterminiert).

Die Blütenbesucher auf den Individuen von *Matricaria inodora* waren an beiden Standorten unterschiedlich (Abb. 61).

Auf den Capitula der collinen Population von *M. inodora* (MiH) waren drei Hauptbesuchergruppen zu beobachten (Abb. 61). Die größte Gruppe mit 33% (n=394) wurde durch Brachyceren gebildet. Die zweitgrößte Gruppe waren Nitiduliden (28%; n=341) und die drittgrößte Syrphiden (25%; n=310). Insgesamt nahmen Dipteren einen Anteil von 66% (N=803) ein und die restlichen 6% des Gesamtspektrums wurde durch heterogene Besuchergruppen gebildet.

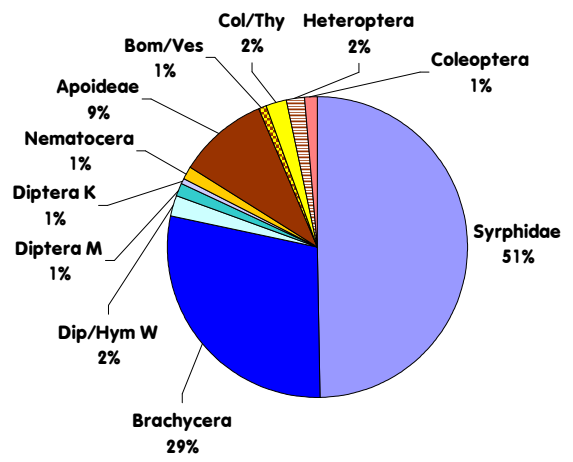
Vertreter der Syrphidae waren mit 51% (n=168) die größte Besuchergruppe auf den Capitula der subalpinen Population von *M. inodora* (Mil); (Abb. 61). Insgesamt nahmen die verschiedenen Dipteregruppen einen Anteil von 85% (N=284) ein, wobei Brachyceren mit 29% (n=97) vertreten waren. An den restlichen Besuchern waren noch Bienen (Apoideae) mit 7% (n=32) und verschiedene andere kleine Insektengruppen beteiligt.

MiH



N=1216

Mil



N=338

**Abb. 61: Besucherspektrum der collinen (MiH) und subalpinen (Mil) Populationen von *Matricaria inodora*** (Bom/Ves=Bombiden und Vespiden; Col/Thy=Collembolen und Thysanopteren; Dip/Hym W=winzige Dipteren und Hymenopteren; Diptera K=kleine Dipteren; Diptera M=mittelgroße Dipteren; non det.=undeterminiert; Rest=Aphidina, Araneida, Coleoptera, non det.).

## 4. 5. 2 Auflistung der Blütenbesucher

Die Capitula der untersuchten Populationen werden vorwiegend von Insekten besucht und bestäubt. Die während der gesamten Versuchszeit gesichteten, gesammelten und determinierten Blütenbesucher sind in den Tab. 6-17 aufgelistet und taxonomisch aufgliedert.

**Tab. 6: Blütenbesucher auf den Capitula der subalpinen Population von *Aster bellidiastrum* (AbI).**

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Araneida	Ecribellatae	Argiopidae	<i>Aculepeira</i>	<i>ceropegia</i>	WALCKENAER	1802
Araneida	Ecribellatae	Argiopidae	<i>Araniella</i>	sp.		
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae		sp.		
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	<i>Plateumaris</i>	<i>consimilis</i>	SCHRANK	1781
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	<i>Ctenicera</i>	cf. <i>pectinicornis</i>	LINNAEUS	1758
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Eusphalerum</i>	<i>anale</i>	ERICHSON	1840
Collembola	Symphyleona	Sminthuridae				
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae	<i>Pegoplata</i>	<i>aestiva</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Bombilidae	<i>Bombylius</i>	<i>major</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i>	<i>umbripennis</i>	MEIGEN	1822
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>nitida</i>	MEIGEN	1804
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Platycheirus</i>	<i>albimanus</i>	FABRICIUS	1781
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>lineata</i>	HARRIS	1776
Diptera	Brachycera	Syrphidae	cf. <i>Sphaerophoria</i>	sp.	LEPELETIER & SERVILLE	1828
Diptera	Nematocera	Chironomidae				
Hymenoptera	Symphyta	Tenthredinidae				
Psocoptera						
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Chirothrips</i>	<i>manicatus</i>	HAUIDAY	1836
Trichoptera	Integripalpia	cf. Sericostomatidae				

**Tab. 7: Blütenbesucher auf den Capitula der alpinen Population von *Aster bellidiastrum* (AbN).**

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Philonthus</i>	sp.	CURTIS	1829
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Anthophagus</i>	<i>omalinus</i>		
Collembola	Symphyleona	Sminthuridae				
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae	<i>Pegoplata</i>	<i>aestiva</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Haematobosca</i>	<i>stimulans</i>	MEIGEN	1824
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Cheilosia</i>	<i>antiqua</i>	MEIGEN	1822
Diptera	Nematocera	Chironomidae				
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758

Tab. 8: Blütenbesucher auf den Capitula der collinen Population von *Bellis perennis* (BpU).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Coleoptera	Polyphaga	Anthomyiidae	<i>Anthonomus</i>	<i>rubi</i>	HERBST	1795
Coleoptera	Polyphaga	Cantharidae	<i>Cantharis</i>	<i>fusca</i>	LINNAEUS	1758
Coleoptera	Polyphaga	Cassididae	<i>Cassida</i>	<i>sanguinosa</i>	SUFFRIAN	1844
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	<i>Oulema</i>	<i>duftschmidi</i>	REDTENBACHER	1874
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	<i>Oulema</i>	<i>gallaeciana</i>	HEYDEN	1870
Coleoptera	Polyphaga	Phalacridae	<i>Olibrus</i>	<i>aeneus</i>	FABRICIUS	1792
Collembola						
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae	<i>Delia</i>	<i>platura</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Calliphoridae	<i>Melinda</i>	<i>viridicyanea</i>	ROBINEAU-DESVOIY	1830
Diptera	Brachycera	Chloropidae	<i>Oscinella</i>	<i>frit</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>nuntia</i>	MEIGEN	1838
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>tanysphyra</i>	LOEW	1873
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>caudatula</i>	LOEW	1867
Diptera	Brachycera	Tachinidae	<i>Siphona</i>	<i>geniculata (urbana)</i> (HARRIS, 1780) sp.rev.)	DE GEER	1776
Hemiptera	Heteroptera	Miridae	<i>Dicyphus</i>	sp.		
Hemiptera	Heteroptera	Tingidae				
Hymenoptera	Apocrita	Andrenidae	<i>Andrena</i>	sp.		
Hymenoptera	Apocrita	Andrenidae	<i>Sphecodes</i>	sp.		
Hymenoptera	Apocrita	Andrenidae	<i>Nomada</i>	sp.		
Hymenoptera	Formicinae	Formicidae	<i>Lasius</i>	<i>niger</i>	LINNAEUS	1758
Mollusca	Orthogastropoda	Arionidae	<i>Arion</i>	<i>lusitanicus</i>	MABILLE	1868
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Myzus</i>	<i>ascalonicus</i>	DONCASTER	1946
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	<i>intonsa</i>	TRYBOM	1895

Tab. 9: Blütenbesucher auf den Capitula der subalpinen Population von *Bellis perennis* (Bpl).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Cicadina	Homoptera	Delphacidae				
Collembola	Symphyleona	Sminthuridae				
Diptera	Brachycera	Chloropidae	<i>Oscinella</i>	<i>hortensis</i>	COLLIN	1946
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>nuntia</i>	MEIGEN	1838
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>nigripes</i>	FABRICIUS	1794
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>planetica</i>	COLLIN	1927
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>tanysphyra</i>	LOEW	1873
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Coenosia</i>	<i>pedella</i>	FALLÉN	1825
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Thricops</i>	<i>nigrifrons</i>	ROBINEAU-DESVOIY	1839
Diptera	Brachycera	Rhagionidae	<i>Rhagio</i>	<i>scolopaceus</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Brachycera	Sepsidae	<i>Themira</i>	<i>annulipes</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>tenax</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Platycheirus</i>	<i>albimanus</i>	FABRICIUS	1781
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	<i>intonsa</i>	TRYBOM	1895

Tab. 9: Blütenbesucher auf den Capitula der alpinen Population von *Bellis perennis* (BpN).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Cicadina	Homoptera	Cixiidae				
Collembola	Symphyleona	Sminthuridae				
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae				
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Haematobosca</i>	<i>stimulans</i>	MEIGEN	1824
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eupeodes</i>	<i>lapponicus</i>	ZETTERSTEDT	1838
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Platycheirus</i>	<i>melanopsis</i>	LOEW	1856
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758



Tab. 10: Blütenbesucher auf den Capitula der alpinen Population *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Eusphalerum</i>	<i>anale</i>	ERICHSON	1840
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Eusphalerum</i>	<i>limbatum</i>	ERICHSON	1840
Collembola						
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae				
Diptera	Brachycera	Empididae				
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i>	cf. <i>anthracina</i> / <i>albosegmentata</i>		
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Spilogona</i>	<i>triangulifera</i>	ZETTERSTEDT	1838
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Aphidina</i>	sp.		
Thysanoptera	Neoptera	Phlaeothripidae	<i>Haplothrips</i>	( <i>leucanthemi</i> - Gruppe)		
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Thrips</i>	cf. <i>montivagus</i>	PRIENER	1923

Tab. 11: Blütenbesucher auf den Capitula der alpinen Population *Chrysanthemum atratum* (CatN).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae				
Collembola						
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae	<i>Pegoplata</i>	<i>aestiva</i>	MEIGEN	1835
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae				
Diptera	Brachycera	Calliphoridae	<i>Bellardia</i>	<i>stricta</i>	VILLENEUVE	1926
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i>	( <i>albosegmentata</i> - Gruppe)		
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Orthellia</i>	sp.		
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Haematobosca</i>	<i>stimulans</i>	MEIGEN	1824
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Thricops</i>	<i>nigrifrons</i>	ROBINEAU-DESVOY	1839
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Thricops</i>	<i>nigritellus</i>	ZETTERSTEDT	1838
Diptera	Brachycera	Phoridae	<i>Megaselia</i>	sp.		
Diptera	Brachycera	Phoridae	<i>Metopina</i>	sp.		
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Syrphus</i>	<i>torvus</i>	OSTEN-SACKEN	1875
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Scaeva</i>	<i>selenitica</i>	MEIGEN	1822
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>tenax</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Nematocera	Trichoceridae				
Heteroptera						
Lepidoptera	Glossata	Geometridae	<i>Psodos</i>	<i>alticolaria</i>	MANN	1853
Lepidoptera	Glossata	Pyalidae				
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758

Tab. 12: Blütenbesucher auf den Capitula der collinen Population von *Chrysanthemum leucanthemum* (CIU).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Araneida	Ecribellatae	Argiopidae	<i>Mangora</i>	<i>acalypha</i>	WALCKENAER	1803
Araneida	Ecribellatae	Argiopidae	<i>Aculepeira</i>	<i>ceropegia</i>	WALCKENAER	1803
Coleoptera	Polyphaga	Cantharidae	<i>Cantharis</i>	<i>fusca</i>	LINNAEUS	1758
Coleoptera	Polyphaga	Cassididae	<i>Cassida</i>	<i>sanguinosa</i>	SUFFRIAN	1844
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae	<i>Alosterna</i>	<i>tabacicolor</i>	DE GEER	1775
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	<i>Agriotes</i>	<i>lineatus</i>	LINNAEUS	1767
Coleoptera	Polyphaga	Malachiidae	<i>Malachius</i>	<i>bipustulatus</i>	LINNAEUS	1758
Coleoptera	Polyphaga	Mordellidae	<i>Mordellistena</i>	cf. <i>micantoides</i>	ERMISCH	1954
Coleoptera	Polyphaga	Oedemeridae	<i>Oedemera</i>	<i>femorata</i>	SCOPOLI	1763
Collembola	Symphyleona	Sminthuridae				
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae	<i>Delia</i>	<i>platura</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Calliphoridae	<i>Pollenia</i>	<i>amentaria</i>	SCOPOLI	1763
Diptera	Brachycera	Calliphoridae	<i>Melanomya</i>	<i>nana</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Calliphoridae	<i>Lucilia</i>	<i>richardsi</i>	COLLIN	1926
Diptera	Brachycera	Chloropidae	<i>Oscinella</i>	<i>angustipennis</i>	DUDA	1933
Diptera	Brachycera	Chloropidae	<i>Conioscinella</i>	<i>frontella</i>	FALLÉN	1820
Diptera	Brachycera	Ephydriidae				
Diptera	Brachycera	Micropezidae	<i>Micropeza</i>	<i>corrigiolata</i>	LINNAEUS	1767
Diptera	Brachycera	Phoridae	<i>Megaselia</i>	sp.		
Diptera	Brachycera	Platystomatidae	<i>Rivellia</i>	<i>syngenesiae</i>	FABRICIUS	1781
Diptera	Brachycera	Sciomyzidae	<i>Limnia</i>	<i>unguicornis</i>	SKOPOLI	1763
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Selenitica</i>	sp.		
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Episyrphus</i>	<i>balteatus</i>	DE GEER	1776
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Xylota</i>			
Diptera	Brachycera	Tephritidae	<i>Oxyna</i>	<i>flavipennis</i>	LOEW	1844
Diptera	Nematocera	Cecidomyiidae				
Heteroptera	Pentatomorpha	Pentatomidae				
Hymenoptera	Apoidea	Apidae	<i>Lasioglossum</i>	sp.		
Hymenoptera	Formicinae	Formicidae	<i>Lasius</i>	<i>niger</i>	LINNAEUS	1758
Lepidoptera	Glossata	Sesiidae	<i>Synanthedon</i>	sp.		
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758
Thysanoptera	Neoptera	Phlaeothripidae	<i>Haplothrips</i>	<i>leucanthemi</i>	SCHRANK	1781
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	<i>intonsa</i>	TRYBOM	1895
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Limothrips</i>	<i>cerealium</i>	HALIDAY	1836

Tab. 13: Blütenbesucher auf den Capitula der subalpinen Population von *Chrysanthemum leucanthemum* (CII).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Araneida	Ecribellatae	Argiopidae	<i>Aculepeira</i>	<i>ceropegia</i>	WALCKENAER	1802
Araneida	Ecribellatae	Argiopidae	<i>Araniella</i>	<i>cucurbitina</i>	CLERCK	1757
Caelifera	Acrididae	Gomphocerinae				
Coleoptera	Polyphaga	Byturidae	<i>Byturus</i>	<i>tomentosus</i>	DEGEER	1774
Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae				
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	<i>Cidnopus</i>	sp.		
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	<i>Hemicrepidius</i>	<i>hirtus</i>	HERBST	1784
Coleoptera	Polyphaga	Scarabaeidae	<i>Phyllopertha</i>	<i>horticola</i>	LINNAEUS	1758
Collembola	Symphyleona	Sminthuridae				
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>tessellata</i>	FABRICIUS	1794
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Thricops</i>	<i>longipes</i>	ZETTERSTEDT	1845
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Phaonia</i>	<i>lugubris</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Platycheirus</i>	<i>albimanus</i>	FABRICIUS	1781
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>rupium</i>	FABRICIUS	1805
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>lineata</i>	FABRICIUS	1787
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Leucozona</i>	<i>lucorum</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>tenax</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>rupium</i>	FABRICIUS	1805
Heteroptera	Homoptera	Corixidae				
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Calocoris</i>	<i>roseomaculatus</i>	DE GEER	1773
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Liocoris</i>	<i>tripustulatus</i>	FABRICIUS	1781
Hymenoptera	Symphyta	Tenthredinidae				
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>helichrysi</i>	KALTENBACH	1843
Thysanoptera	Neoptera	Phlaeothripidae	<i>Haplothrips</i>	<i>leucanthemi</i>	SCHRANK	1781
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	<i>intonsa</i>	TRYBOM	1895

Tab. 14: Blütenbesucher auf den Capitula der collinen Population von *Erigeron annuus* (EaB).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Araneida	Ecribellatae	Dictynidae	<i>Dictyna</i>	<i>arundinacea</i>	LINNAEUS	1758
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae	<i>Stenopterus</i>	sp.		
Coleoptera	Polyphaga	Curculionidae	<i>Acalyptus</i>	<i>carpini</i>	FABRICIUS	1792
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	<i>Agriotes</i>	sp.		
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	<i>Agriotes</i>	<i>ustulatus</i>	SCHALLER	1783
Coleoptera	Polyphaga	Oedemeridae	<i>Oedemera</i>	<i>femorata</i>	SCOPOLI	1763
Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Eusphalerum</i>	<i>rectangulum</i>	FAUVEL	1869
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae	<i>Botanophila</i>	<i>fugax</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Sarcophagidae				
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Megacoelum</i>	sp.		
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Macrolophus</i>	<i>pygmaeus</i>	RAMBUR	1839
Heteroptera	Homoptera	Pentatomidae				
Hymenoptera	Apocrita	Ichneumonidae				
Lepidoptera	Homoneura	Tortricidae				
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Thrips</i>	<i>tabaci</i>	LINDEMAN	1888

Tab. 15: Blütenbesucher auf den Capitula der subalpinen Population von *Erigeron annuus* (EaI).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Araneida	Ecribellatae	Argiopidae	<i>Araniella</i>	<i>alpica</i>	KOCH	1869
Araneida	Ecribellatae	Thomisidae	<i>Misumena</i>	<i>vatia</i>	CLERCK	1757
Cicadina	Homoptera	Cicadelidae				
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae	<i>Stenurella</i>	<i>melanura</i>	FABRICIUS	1792
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae	<i>Pachytodes</i>	<i>cerambyciformis (judolia)</i>		
Coleoptera	Polyphaga	Cerambycidae	<i>Leptura</i>	<i>maculata</i>	PODA	1761
Coleoptera	Polyphaga	Coccinellidae	<i>Anatis</i>	<i>ocellata</i>	LINNAEUS	1758
Coleoptera	Polyphaga	Coccinellidae				
Coleoptera	Polyphaga	Dermestidae	<i>Anthrenus</i>	<i>museorum</i>	LINNAEUS	1761
Coleoptera	Polyphaga	Scarabaeidae	<i>Hoplia</i>	<i>argentea (farinosa)</i>		
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>aestiva</i>	MEIGEN	1826
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>planetica</i>	COLLIN	1927
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>jugorum</i>	EGGER	1858
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Eupeodes</i>	<i>lapponicus</i>	ZETTERSTEDT	1838
Diptera	Brachycera	Tachinidae	<i>Siphona</i>	<i>flavifrons</i>	STAEGER	1849
Diptera	Brachycera	Tephritidae	<i>Urophora</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Lygocoris</i>	<i>pabulinus</i>	LINNAEUS	1761
Heteroptera	Homoptera	Miridae				
Hymenoptera						
Planipennia		Chrysopidae				
Psocoptera						
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Uroleucon</i>	sp.		
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758
Sternorrhyncha	Aphidina	Lachnidae	<i>Cinara</i>	sp.		
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Thrips</i>	<i>nigropilosus</i>	UZEL	1895
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Thrips</i>	<i>fuscipennis</i>	HALIDAY	1836

Tab. 16: Blütenbesucher auf den Capitula der collinen Population von *Matricaria inodora* (MiH).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Araneida	Ecribellatae	Linyphiidae	<i>Oedothorax</i>	<i>apicatus</i>	BLACKWALL	1850
Coleoptera	Polyphaga	Curculionidae	<i>Apion</i>	sp.		
Coleoptera	Polyphaga	Curculionidae	<i>Amphalapion</i>	<i>hookerorum</i>	KIRBY	1808
Coleoptera	Polyphaga	Elateridae	<i>Agriotes</i>	<i>ustulatus</i>	SCHALLER	1783
Coleoptera	Polyphaga	Nitidulidae	<i>Meligethes</i>	<i>aeneus</i>	FABRICIUS	1776
Diptera	Brachycera	Anthomyiidae	<i>Delia</i>	<i>florilega</i>	ZETTERSTEDT	1845
Diptera	Brachycera	Phoridae				
Diptera	Brachycera	Sarcophagidae				
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Syrphus</i>	<i>torvus</i>	OSTEN-SACKEN	1875
Diptera	Brachycera	Syrphidae	<i>Xylota</i>	sp.		
Diptera	Nematocera	Sciaridae				
Heteroptera	Homoptera	Anthocoridae	<i>Orius</i>	sp.		
Heteroptera	Homoptera	Pentatomidae	<i>Caspaceores</i>	sp.		
Hymenoptera	Apoidea	Apidae	<i>Halictus</i>	sp.		
Hymenoptera	Apoidea	Apidae	<i>Apis</i>	<i>mellifera</i>	LINNAEUS	1758
Hymenoptera	Apoidea	Apidae	<i>Lasioglossum</i>	sp.		
Lepidoptera	Heteroneura	Noctuidae				
Nematocera	Brachycera	Simuliidae				
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>cardui</i>	LINNAEUS	1758
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	<i>intonsa</i>	TRYBOM	1895
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Thrips</i>	<i>physapus</i>	LINNAEUS	1758
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Thrips</i>	<i>angusticeps</i>	UZEL	1895

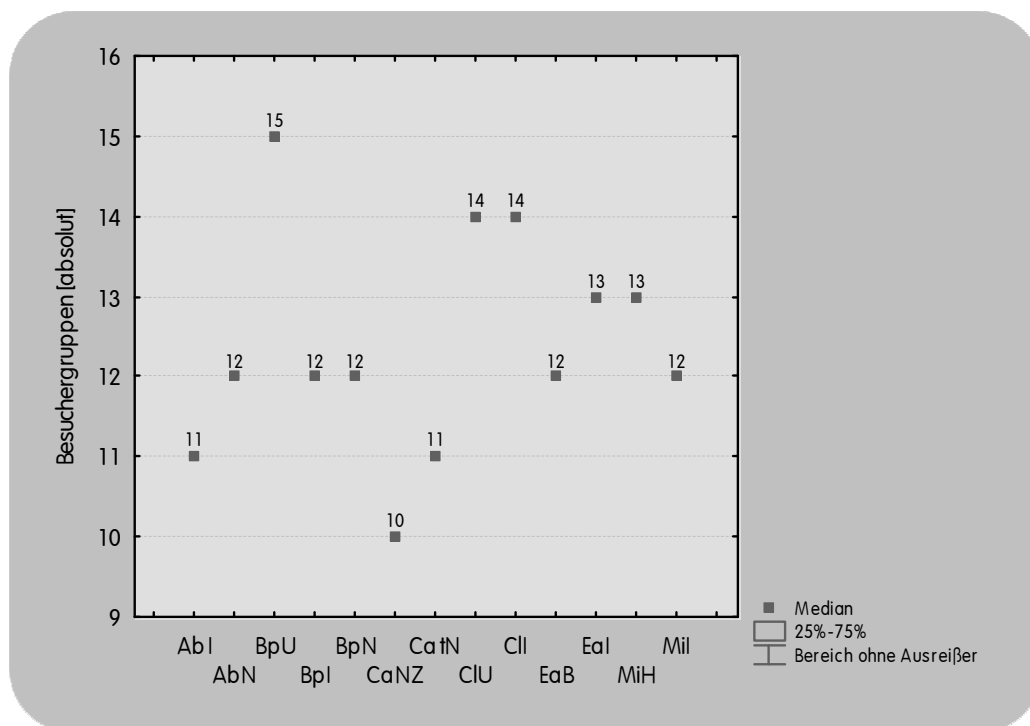
Tab. 17: Blütenbesucher auf den Capitula der subalpinen Population von *Matricaria inodora* (Mil).

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art			
Coleoptera	Polyphaga	Coccinellidae	<i>Aphidecta</i>	<i>obliterata</i>	LINNAEUS	1758
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Empis</i>	<i>aestiva</i>	LOEW	1867
Diptera	Brachycera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i>	<i>trigemina</i>	OLDENBERG	1927
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Thricops</i>	<i>nigrifrons</i>	ROBINEAU-DESVOY	1839
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Limnophora</i>	<i>maculosa/ triangula</i>		
Diptera	Brachycera	Muscidae	<i>Limnophora</i>	<i>triangula</i>	FALLÉN	1825
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Lygocoris</i>	<i>pabulinus</i>	LINNAEUS	1761
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Liocoris</i>	<i>tripustulatus</i>	FABRICIUS	1781
Heteroptera	Homoptera	Miridae	<i>Megacoelum</i>	sp.		
Heteroptera	Homoptera	Pentatomidae	<i>Eurydema</i>	sp.		
Sternorrhyncha	Aphidina	Aphididae	<i>Brachycaudus</i>	<i>helichrysi</i>	KALTENBACH	1843
Thysanoptera	Neoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	<i>intonsa</i>	TRYBOM	1895

### 4. 5. 3 Besuchergruppen

#### 4. 5. 3. 1 Vergleich der Arten

Die Anzahl verschiedener Besuchergruppen an den untersuchten Populationen fiel etwas unterschiedlich aus (Abb. 62). Die Capitula der collinen Population von *Bellis perennis* (BpU) wurde von der Mehrzahl der definierten Insektengruppen (s. 4.5.2) besucht. Die alpine Population *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) wurde insgesamt von nur zehn verschiedenen Gruppen besucht und hatte damit die geringste Besuchervariabilität.



**Abb. 62: Absolute Anzahl der Besuchergruppen der untersuchten Populationen** (AbI=*Aster bellidialstrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidialstrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; ClU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

Um die Zusammensetzung der Besuchergruppen der untersuchten Populationen zu vergleichen, wurde der Sorensen-Index berechnet (Tab. 18). Die größte Ähnlichkeit in der Besucherzusammensetzung haben demnach die colline (EaB) und subalpine (Eal) Populationen von *Erigeron annuus* ( $C_N=0,72$ ;  $N=14$ ). Zwischen den alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *C. atratum* (CatN) ergibt sich die zweitgrößte Ähnlichkeit ( $C_N=0,66$ ;  $N=11$ ). Die Populationen von *Bellis perennis* BpU/BpI ( $N=13$ ) sowie BpI/BpN ( $N=16$ ) zeigen eine mittlere Ähnlichkeit ( $C_N=je\ 0,51$ ) und der Sorensen-Index von  $0,5$  ( $N=16$ ) für die Populationen von *Matricaria inodora* (MiH/Mil) deutet ebenfalls auf eine mittlere Ähnlichkeit in ihrer Besucherzusammensetzung. Die Populationen von *Aster bellidialstrum* (AbI/AbN), *Bellis perennis* (BpU/BpN) sowie von

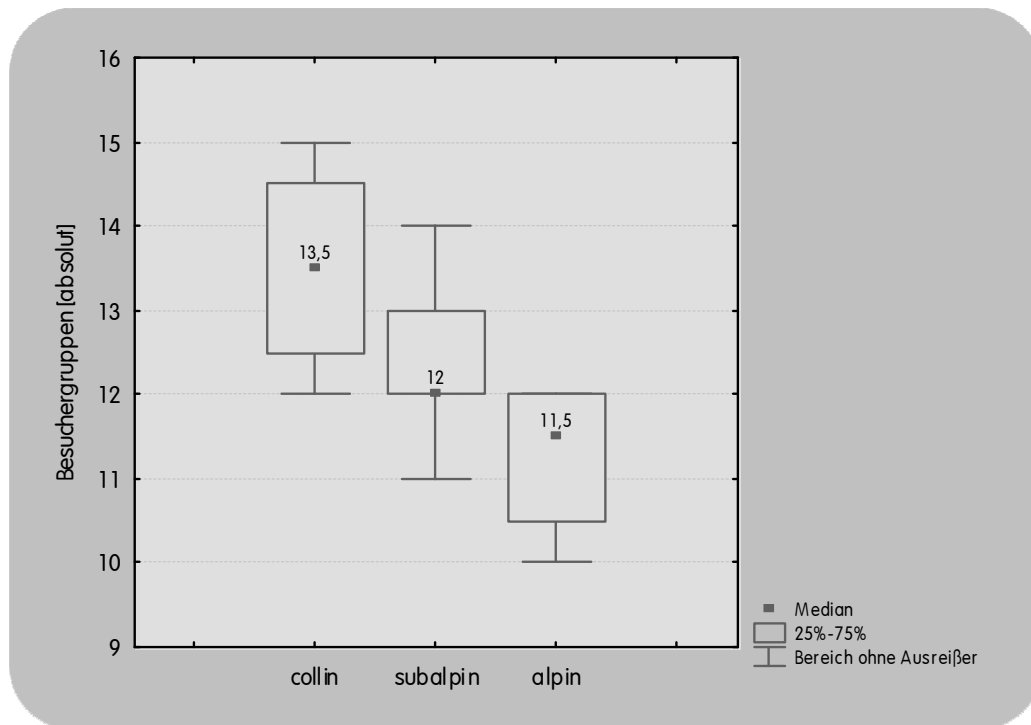
*Chrysanthemum leucanthemum* (CIU/CI) hingegen zeigen untereinander geringe Ähnlichkeiten in der Zusammensetzung ihrer Besuchergruppen.

**Tab. 18: Ähnlichkeiten in der Zusammensetzung der Besuchergruppen der untersuchten Populationen; (Index=0=absolute Unähnlichkeit der Parameter und Index=1=absolute Übereinstimmung der Parameter);** (AbI=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; Bpl=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; CIU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; CI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; Eal=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

	<b>Sorensen Index <math>C_N</math></b>	<b>N</b>
<b>AbI/AbN</b>	0,36	14
<b>BpU/Bpl</b>	0,51	13
<b>Bpl/BpN</b>	0,51	16
<b>BpU/BpN</b>	0,25	13
<b>CaNZ/CatN</b>	0,66	11
<b>CIU/CI</b>	0,12	17
<b>EaB/Eal</b>	0,72	14
<b>MiH/Mil</b>	0,50	16

### 4. 5. 3. 2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Im Bezug auf die Höhenstufen zeigten die untersuchten Populationen eine Abnahme der Besucherdiversität bei steigender Höhe (Abb. 63). Die Individuen der collinen Standorte hatten die meisten Besuchergruppen (13,5; N=4) und die alpinen Populationen die geringsten (11,5; N=4). Die subalpinen Populationen nahmen eine Mittelstellung mit 12 Besuchergruppen im Median ein.



**Abb. 63: Anzahl der Besuchergruppen der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen.**

Berechnet man den Grad der Ähnlichkeit der Zusammensetzung der Besuchergruppen für die drei Höhenstufen, zeigt sich, dass die subalpinen Populationen die größte Ähnlichkeit mit den alpinen Populationen haben ( $C_N=0,76$ ;  $N=21$ ); (Tab. 19). Größere Unterschiede in den Besuchergruppen wurden dagegen zwischen den collinen und subalpinen ( $C_N=0,44$ ;  $N=20$ ) sowie zwischen den collinen und alpinen ( $C_N=0,35$ ;  $N=21$ ) Populationen verifiziert.



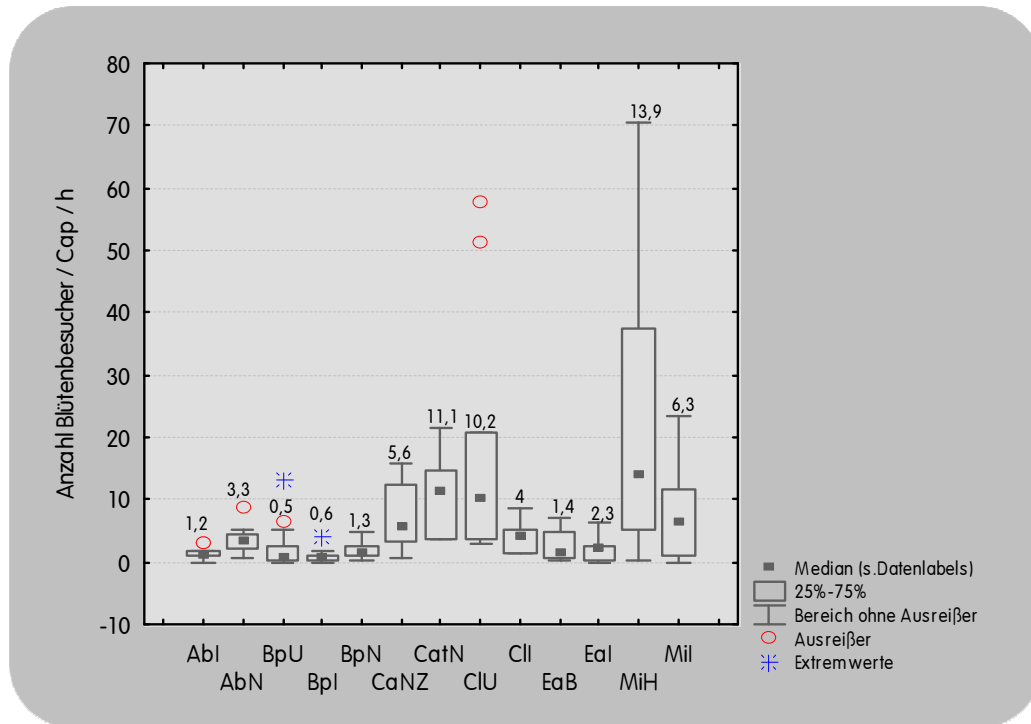
Tab. 19: Ähnlichkeiten in der Zusammensetzung der Besuchergruppen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen (Index=0=absolute Unähnlichkeit der Parameter und Index=1=absolute Übereinstimmung der Parameter).

	Sorensen Index $C_N$	N
collin/subalpin	0,44	20
subalpin/alpin	0,76	21
collin/alpin	0,35	21

#### 4. 5. 4 Blütenbesucher und deren Frequenz

##### 4. 5. 4. 1 Vergleich der Arten

Die Frequenzen der Besucher auf den Capitula der untersuchten Populationen zeigten teilweise beträchtliche Unterschiede (Abb. 64): Die colline Population von *Matricaria inodora* (MiH) hatte mit 13,9 (n=12) Besuchern pro Capitulum und pro Stunde (Cap/h) im Median die meisten Blütenbesucher. Wie aus der hohen Streuung der Werte hervorgeht, flogen die Blütenbesucher die Capitula dieser Population jedoch in unregelmäßiger Häufigkeit an. Im Vergleich zu ihrer subalpinen Population Mil ergab sich dennoch kein signifikanter Unterschied, obwohl diese mit 6,3 Besuchern/Cap/h nur halb so häufig besucht wurden, dieser Unterschied jedoch durch die geringe Streuung ausgeglichen wird. Die geringste Menge an Blütenbesuchern hatte die colline Population von *Bellis perennis* (BpU) mit 0,5 (n=30) Besuchern pro Capitulum und pro Stunde. Ihre subalpine Population Bpl hatte 0,6 (n=13) Besucher/Cap/h und die alpinen Vertreter von *B. perennis* (BpN) wurden von 1,3 (n=11) Insekten pro Capitulum/h besucht. Signifikante Unterschiede konnten jedoch nur zwischen Bpl und BpN festgestellt werden ( $U=35,0^*$ ;  $N=24$ ). Die alpine Population von *Aster bellidiastrum* (AbN) hatte mit 3,3 Besuchern/Cap/h (n=8) signifikant mehr Besucher als die subalpine Population Abl (1,2 Besucher/Cap/h); ( $U=14,0^*$ ;  $N=17$ ). Mit 11,1 Besuchern/Cap/h (n=10) wurden die Capitula der alpinen Population *Chrysanthemum atratum* im Vergleich zu *C. alpinum* mit 5,6 (n=12) Besuchern/Cap/h nicht signifikant häufiger besucht, was auf deren ähnlich große Wertestreuung zurückzuführen ist. *C. leucanthemum* wurde an ihrem collinen Standort (CIU) von doppelt so vielen Insekten besucht (10,2 Besucher/Cap/h ; n=11) und wurde damit signifikant häufiger besucht, als die Population CII am subalpinen Standort (4,0; n=11); ( $U=26,0^*$ ;  $N=22$ ). Die colline Population von *Erigeron annuus* (EaB) wurde von 1,4 Besuchern/Cap/h (n=14) aufgesucht, was im Vergleich zu ihrer subalpinen Population Eal (2,3 Besucher/Cap/h; n= 11) keinen statistisch ermittelbaren Unterschied ergab.



**Abb. 64: Besucheranzahl pro Capitulum und pro Stunde der untersuchten Populationen** (Cap=Capitulum, h=Stunde; Abl=*Aster bellidiastrum*, subalpin; AbN=*Aster bellidiastrum*, alpin; BpU=*Bellis perennis*, collin; BpI=*Bellis perennis*, subalpin; BpN=*Bellis perennis*, alpin; CaNZ=*Chrysanthemum alpinum*, alpin; CatN=*Chrysanthemum atratum*, alpin; ClU=*Chrysanthemum leucanthemum*, collin; ClI=*Chrysanthemum leucanthemum*, subalpin; EaB=*Erigeron annuus*, collin; EaI=*Erigeron annuus*, subalpin; MiH=*Matricaria inodora*, collin; Mil=*Matricaria inodora*, subalpin).

#### 4.5.4.2 Vergleich innerhalb der Höhenstufen

Vergleicht man die Besucherfrequenzen im Bezug auf die drei Höhenstufen, zeigt sich, dass die größte Anzahl an Blütenbesuchern für die alpinen Populationen (3,8 Besucher/Cap/h; N=41) zu beobachten war (Abb. 65). Die Capitula dieser Standorte hatten hochsignifikant mehr Anflüge als die Pflanzen der subalpinen Standorte (1,6 Besucher/Cap/h; N=49); ( $U=651,5^{**}$ ; N=90). Mit dem medianen Wert von 2,5 Besuchern/Cap/h (N=67) nahmen die Pflanzen der collinen Standorte eine Mittelstellung hinsichtlich der Blütenbesuche ihrer Capitula ein. Im statistischen Vergleich ergaben sich jedoch zwischen den Pflanzen der Höhenstufen collin-subalpin und subalpin-alpin in ihren Besucherfrequenzen keine signifikanten Unterschiede.

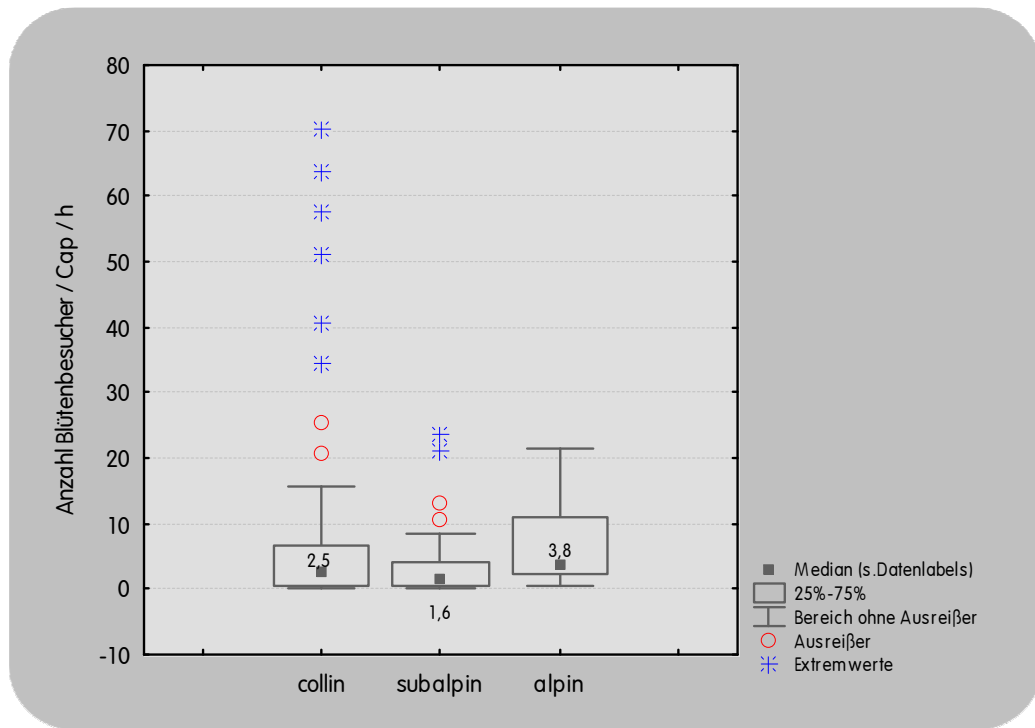


Abb. 65: Besucheranzahl pro Capitulum und pro Stunde der untersuchten Populationen im Vergleich innerhalb der Höhenstufen (Cap=Capitulum, h=Stunde).

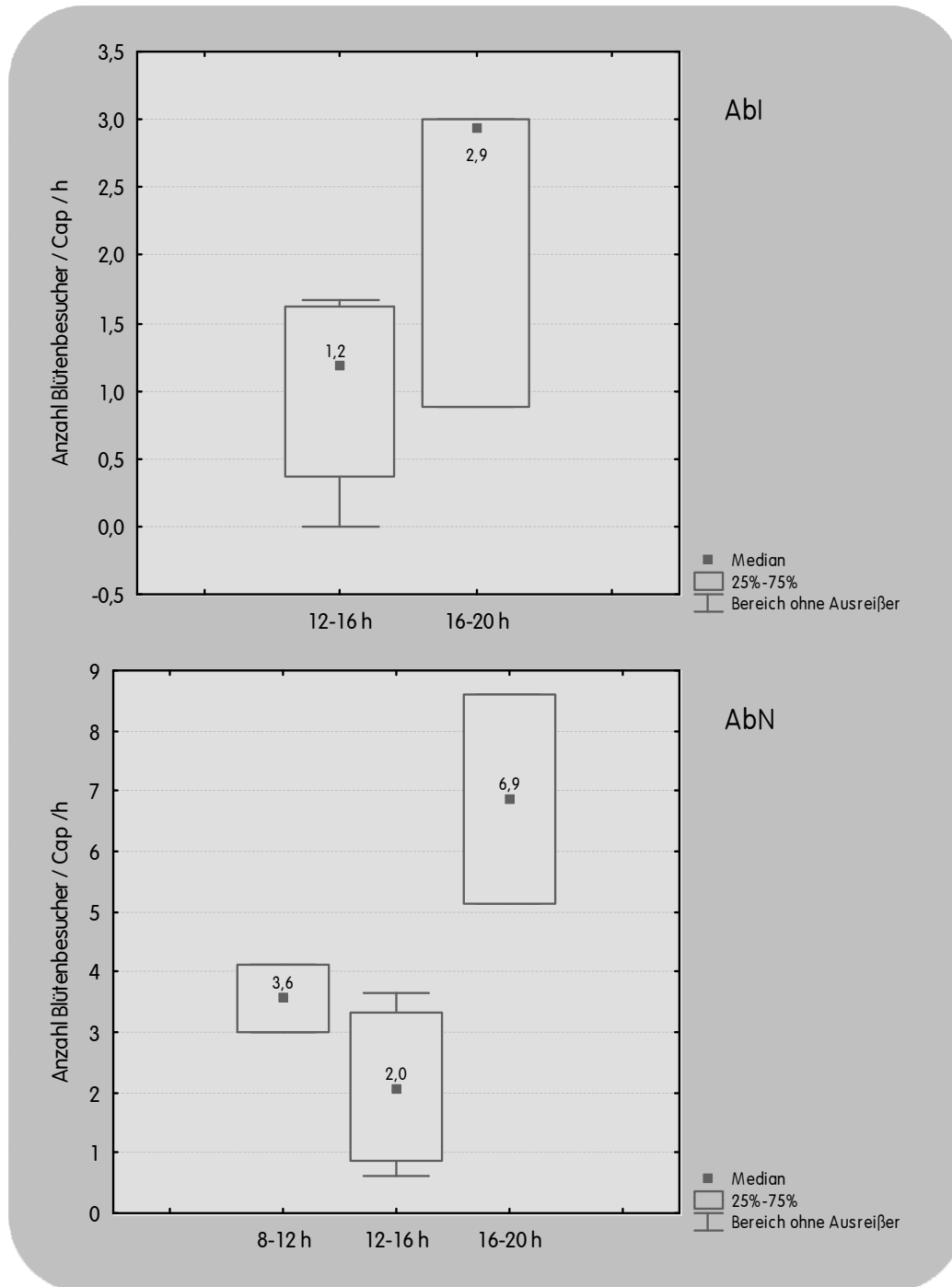
#### 4. 5. 5 Blütenbesucher und deren Frequenz in Abhängigkeit zur Tageszeit

##### 4. 5. 5.1 Vergleich der Arten

Insgesamt konnten keine standortabhängigen Tendenzen hinsichtlich der Besucherfrequenz in Abhängigkeit der Tageszeit ermittelt werden (Abb. 66-71).

Für beide Populationen von *Aster bellidiastrum* (AbI/AbN) wurden die meisten Blütenbesucher in den Abendstunden beobachtet (Abb. 66).

Die subalpine Population von *A. bellidiastrum* (AbI) hatte zwischen 12 h und 16 h eine Besucheranzahl von 1,2 (n=6) und von 16 h bis 20 h 2,9 (n=3) Besucher/Cap/h (Abb. 66). Die alpine Population AbN wurde in den Stunden zwischen 8 h und 12 h von 3,6 (n=2) Insekten pro Capitulum und pro Stunde angefliegen, zwischen 12 h und 16 h von 2,1 (n=4) und hatte in den Abendstunden von 16 h bis 20 h die meisten Besucher (6,9; n=2).



**Abb. 66:** Besucher der subalpinen (AbI) und alpinen (AbN) Population von *Aster bellidiastrum* pro Capitulum und pro Stunde bezogen auf die Tageszeit (Cap=Capitulum; h=Stunde).

Für *Bellis perennis* ergaben sich in ihren verschiedenen Populationen beträchtliche Unterschiede in der Besucherfrequenz in Abhängigkeit zur Tageszeit (Abb. 67).

Die colline Population von *B. perennis* (BpU) hatte in den Stunden am Vormittag (8-12 h) die geringste Besucherzahl (0,1 Besucher/Cap/h; n=4); (Abb. 67). In den Mittagsstunden (12-16h) wurden die Capitula von 0,6 Besuchern/Cap/h (n=20) angefliegen, während ab dem Nachmittag (16-20 h) viermal so viele Blütenbesucher (2,5 Besucher/Cap/h; n=6) zu beobachten waren.

Bei der subalpinen Population von *B. perennis* (BpI) wurden dagegen am Nachmittag (12-16 h) die meisten Besucher beobachtet (1,1 Besucher/Cap/h; n=8); (Abb. 67). Zwischen 10 und 12 h war eine Besucherzahl von 0,5 pro Capitulum und pro Stunde (n=2) zu verzeichnen und mit 0,3 Besuchern/Cap/h (n=3) fanden in den Abendstunden (16-20 h) die geringste Anflugfrequenz statt.

Die alpine Population von *B. perennis* (BpN) hatte von allen drei Populationen die größten Besucherfrequenzen (Abb. 67). An diesem Standort wurden die Capitula am Vormittag (10-12 h) am häufigsten besucht (2,3 Besucher/Cap/h; n=3) und am zweithäufigsten am frühen Nachmittag (12-15 h); (1,8 Besucher/Cap/h; n=6). Am späten Nachmittag von 15-17 h wurden lediglich 0,8 Besucher/Cap/h (n=2) auf den Capitula von BpN gesichtet.

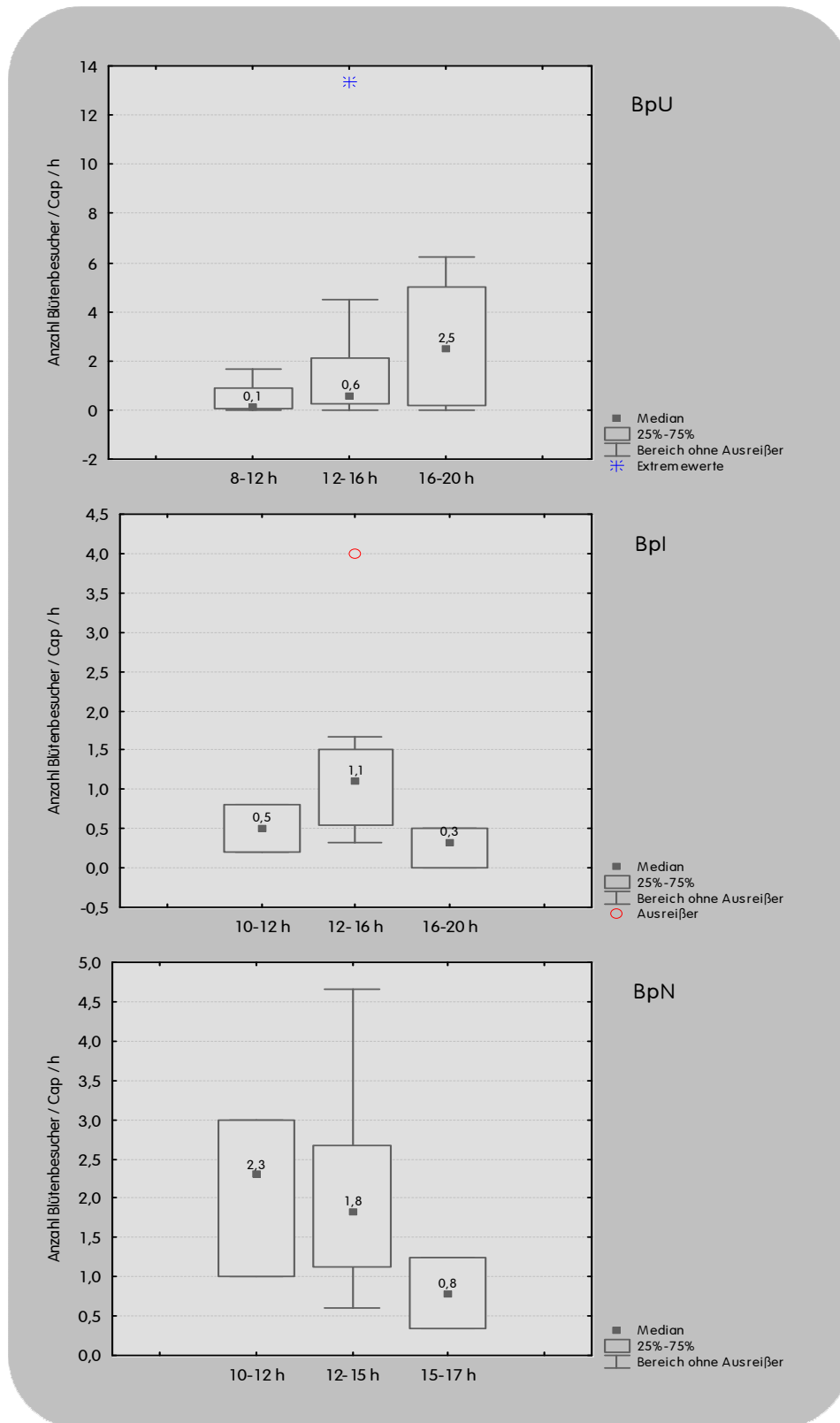


Abb. 67: Besucher der collinen (BpU), subalpinen (BpI) und alpinen (BpN) Population von *Bellis perennis* pro Capitulum und pro Stunde bezogen auf die Tageszeit (Cap=Capitulum; h=Stunde).

Bei der Gattung *Chrysanthemum* wurden an den verschiedenen Standorten sehr unterschiedliche Besucherfrequenzen ermittelt (Abb. 68, 69).

Die Capitula der alpinen Population *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) wurden vom frühen Mittag bis Nachmittag (11-16 h) etwas häufiger angefliegen (5,7 Besucher/Cap/h; n=7) als in den Abendstunden von 16- 21 h (3,8 Besucher/Cap/h; n=5); (Abb. 68).

Die größte Besucherfrequenz der alpinen Population *Chrysanthemum atratum* wurden am frühen Nachmittag (12-16 h) beobachtet (12,1 Besucher/Cap/h; n=5); (Abb. 68). Von 8-12 h wurden die Capitula im Median von 7,4 Besucher/Cap/h (n=2) angefliegen und in den Abendstunden von 16-20 h konnten nur noch 4,8 Besucher/Cap/h (n=3) beobachtet werden.

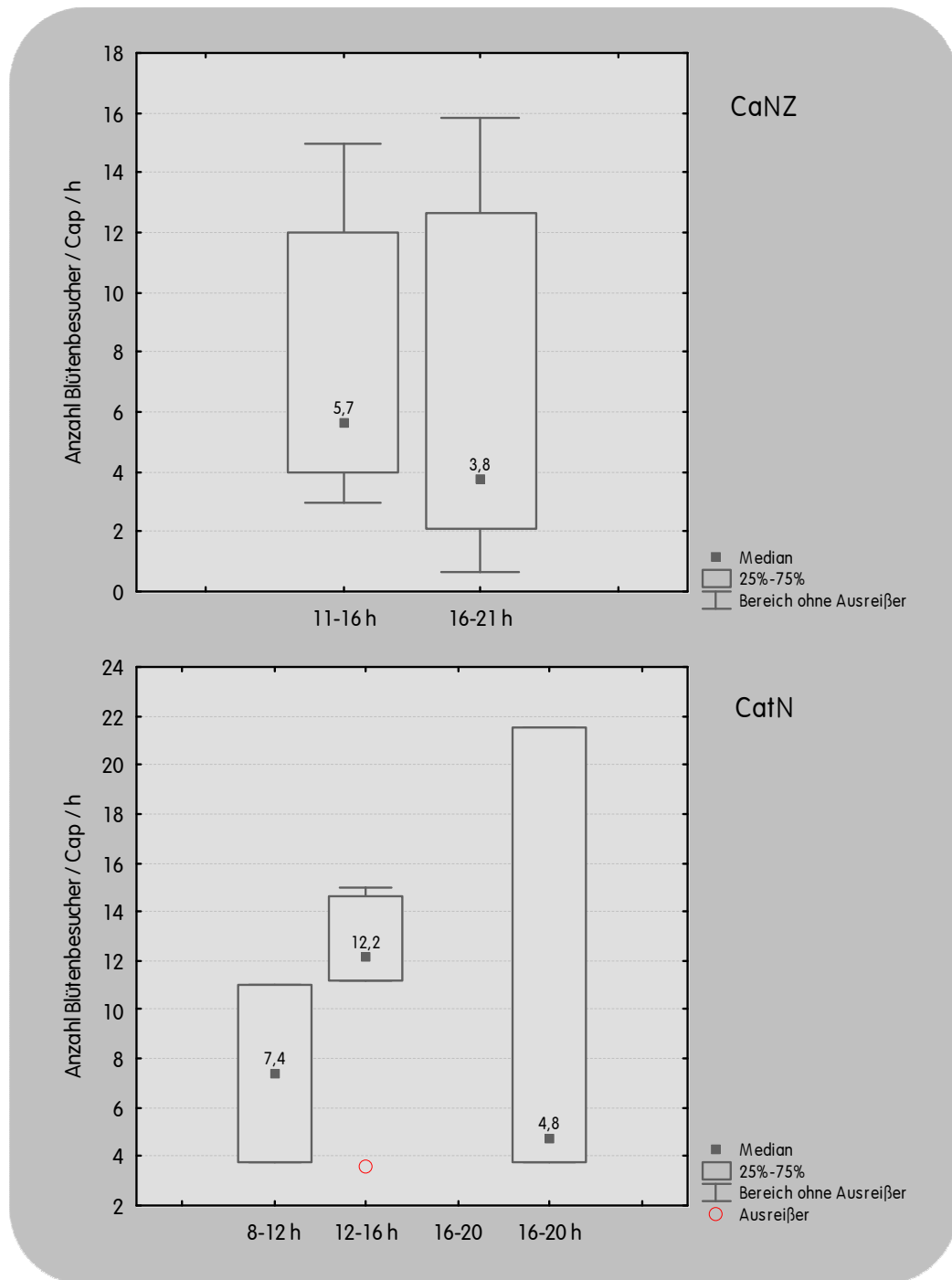


Abb. 68: Besucher der alpinen Populationen *Chrysanthemum alpinum* (CaNZ) und *Chrysanthemum atratum* (CatN) pro Capitulum und pro Stunde bezogen auf die Tageszeit (Cap=Capitulum; h=Stunde).

Die Besucherfrequenzen auf den Capitula der beiden Populationen von *Chrysanthemum leucanthemum* unterschieden sich ebenfalls (Abb. 69).

Die Capitula des collinen Standortes von *C. leucanthemum* (CIU) wurden in den Abendstunden (16-20 h) am häufigsten besucht (20,8 Besucher/Cap/h; n=3); (Abb. 69). Zwischen 11 und 16 h waren dagegen nur 7,8 Insekten pro Capitulum und pro Stunde (n=8) zu verzeichnen.

Die Capitula der subalpinen Population von *C. leucanthemum* (CII) hatte ihre größte Besucherfrequenz am Nachmittag von 12-16 h (4,7 Besucher/Cap/h; n=5); (Abb. 69). Vormittags (10-12 h) wurden deren Capitula von 3,2 Besuchern/Cap/h (n=2) angefliegen und in den Abendstunden (16-20 h) nur noch von 1,8 Besuchern/Cap/h (n=4).

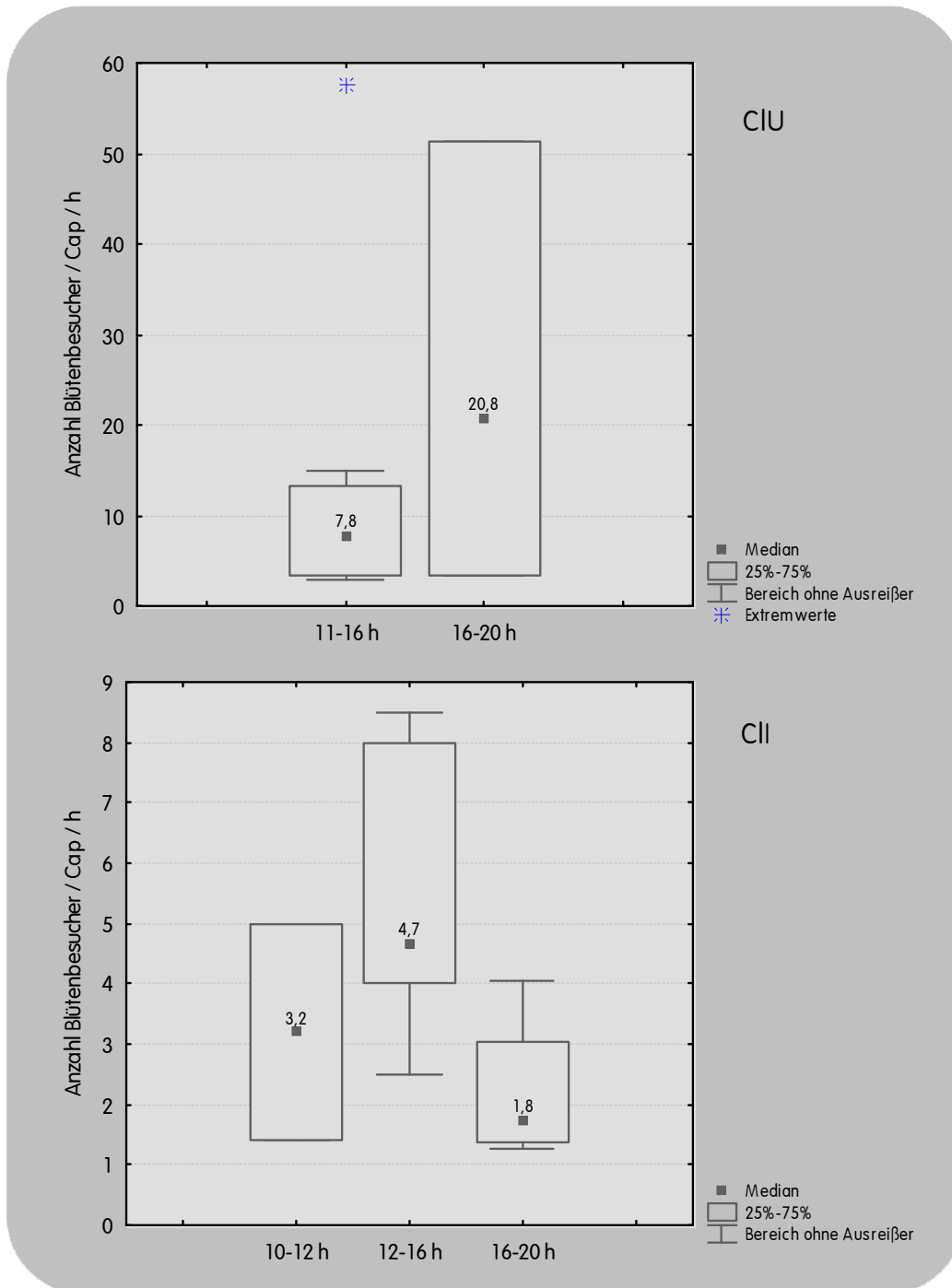


Abb. 69: Besucher der collinen (CIU) und subalpinen (CII) Population von *Chrysanthemum leucanthemum* pro Capitulum und pro Stunde bezogen auf die Tageszeit (Cap=Capitulum; h=Stunde).



Die Besuchsfrequenzen auf den Capitula von *Erigeron annuus* verhielten sich an beiden Standorten (EaB/Eal) ähnlich (Abb. 70).

Die Capitula der collinen Population von *E. annuus* (EaB) wurden am häufigsten in den Stunden von 11-16 h besucht (2,0 Besuche/Cap/h; n=8); (Abb. 70). In den Abendstunden zwischen 16 und 21 h wurden die Capitula im Median von 1,2 Insekten pro Capitulum und pro Stunde besucht (n=5) und vormittags (9-11 h) nur noch von 0,8 Besucher/Cap/h (n=1).

Die Capitula der subalpinen Population von *E. annuus* (Eal) hatten ebenfalls am Nachmittag (12-16 h) die größte Besucherfrequenz mit 2,3 Besuchern/Cap/h (n=7); (Abb. 70). Am Morgen zwischen 9 und 12 h waren 1,8 Besucher/Cap/h (n=1) auf den Capitula anzutreffen und abends zwischen 16 und 20 h lediglich 0,3 Besucher/Cap/h (n=3).

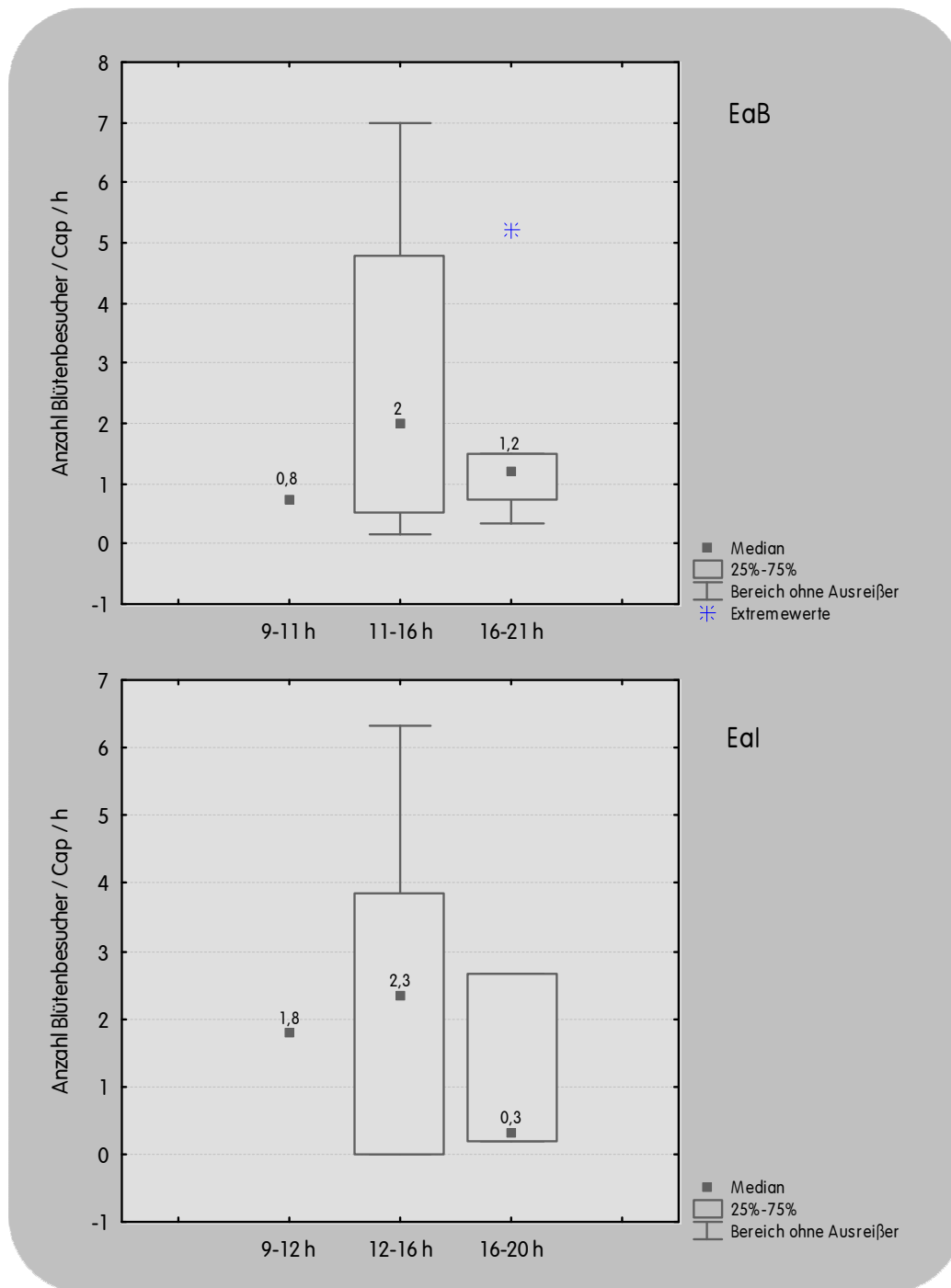
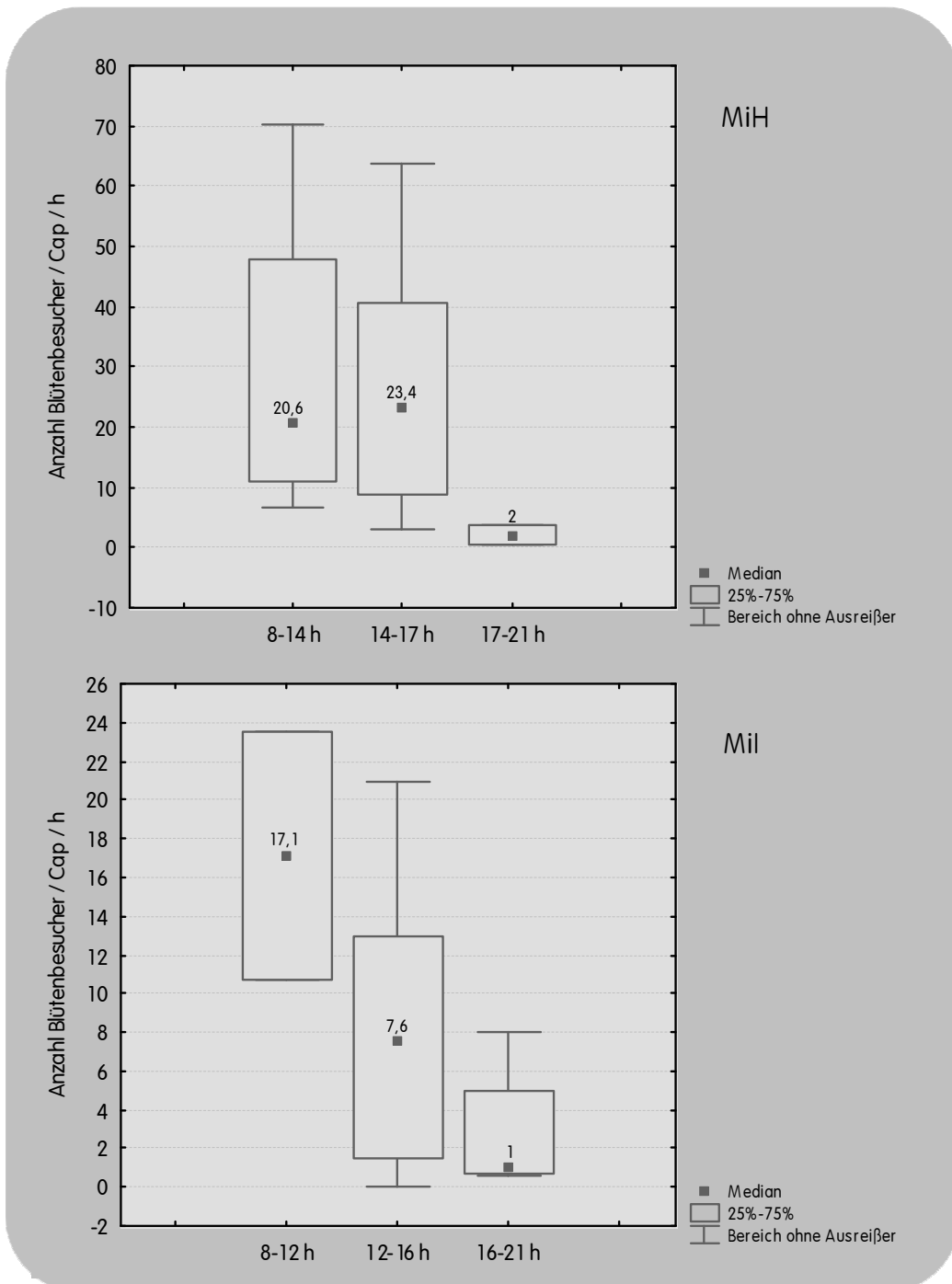


Abb. 70: Besucher der collinen (EaB) und subalpinen (Eal) Population von *Erigeron annuus* pro Capitulum und pro Stunde bezogen auf die Tageszeit (Cap=Capitulum; h=Stunde).

Die Capitula der collinen (MiH) und subalpinen (Mil) Population von *Matricaria inodora* wurden im tageszeitlichen Vergleich unterschiedlich häufig besucht (Abb. 71).

Die Besucherhäufigkeit auf den Individuen der collinen Population von *M. inodora* (MiH) war am Nachmittag (14-17 h) am größten (23,4 Besucher/Cap/h; n=6); (Abb. 71). Von 8-14 wurden die Capitula von 20,6 Besuchern/Cap/h (n=4) angefliegen und abends (17-21 h) nur noch von 2,0 Besuchern/Cap/h (n=2).

Bei der subalpinen Population von *M. inodora* (Mil) wurden die Capitula morgens zwischen 8-12 h am häufigsten angefliegen (17,1 Besuchern/Cap/h (n=2); (Abb. 71). Am Nachmittag (12-16 h) waren 7,6 Besucher/Cap/h (n=5) und abends (16-21 h) lediglich 1,0 Besucher/Cap/h (n=5) zu beobachten.



**Abb. 71:** Besucher der collinen (MiH) und subalpinen (Mil) Population von *Matricaria inodora* pro Capitulum und pro Stunde bezogen auf die Tageszeit (Cap=Capitulum; h=Stunde).



## **5. DISKUSSION**

### **5.1 Phänologie und Morphologie**

Werden verschiedene Pflanzenarten vergleichend betrachtet, so können deren Blühphänologie und deren morphologische Merkmale sehr variieren können. Derartige Unterschiede können auch durch Standortbedingungen hervorgerufen werden.

Einige Autoren deuten auf verkürzte Wachstumszeiten alpiner Ökosysteme hin (z.B. REISIGL & KELLER 1987, HILLIGARDT 1993). Für die Arten der vorliegenden Arbeit wurde erwartet, dass die alpine Flora ihre Blüte später beginnt als die Pflanzen in tieferen Höhenlagen. Diese Erwartung bestätigte sich im Rahmen der Experimente. Die zeitliche Verzögerung im Gebirge ist auf die jahreszeitlich später erreichte Lufterwärmung zurückzuführen, welche den Blühbeginn induziert. Aufgrund niedriger Temperaturen im Gebirge konnte bei alpinen Pflanzen jedoch auch die Beschleunigung einiger Reproduktionsvorgänge beobachtet werden (KEVAN 1975, YOUNG 1984). Manche Pflanzen kompensieren ungünstige abiotische Faktoren durch kurze Blühzeiten, um das Maximum der verfügbaren Sonnenstrahlung auszunützen (KEVAN 1989). Entgegen den Erwartungen war die Blühdauer der hier untersuchten alpinen Populationen jedoch häufig entweder gleich lang wie bei jenen der tiefer liegenden Standorte (*Chrysanthemum*) oder sogar weitaus länger (*Bellis perennis*, *Chrysanthemum*). Bezüglich der Blühdauer verhielt es sich bei *Chrysanthemum atratum* ähnlich wie bei der collinen und subalpinen Population von *C. leucanthemum*, während die alpine Population *C. alpinum* den mit Abstand längsten Blühverlauf zeigte. Innerhalb der verzweigten Arten zeigte sich hinsichtlich der Blühdauer bei *Erigeron annuus* eine Übereinstimmung zwischen den beiden untersuchten Populationen und somit war in der subalpinen Stufe keine Abnahme in der Blühdauer zu beobachten. Die höher lokalisierte, subalpine Population von *Matricaria inodora* blühte doppelt so lang wie die colline Population derselben Art.

Die alpinen Populationen hatten entweder eine weitaus geringere (*Aster bellidiastrum*) oder doppelt so hohe Anzahl (*Bellis perennis*) blühender Capitula pro definierter Fläche. Im Vergleich zwischen den Arten von *Chrysanthemum* war diesbezüglich keine Charakterisierung feststellbar, da die alpinen Populationen einerseits die zweitgrößte und andererseits die geringste Anzahl blühender Capitula hatten. Und auch bei *Erigeron annuus* und *Matricaria inodora* konnte keine Zunahme der Anzahl blühender Capitula bei steigender Höhe verifiziert werden. Demnach war kein Zusammenhang zwischen der Capitulazahl einer Population und ihrem Standort ersichtlich.

In Bezug auf die Blühphänologie der Einzelindividuen wiesen die Pflanzen der alpinen Standorte insgesamt die längste Blühdauer auf. Hierbei ergaben sich teilweise große Unterschiede zwischen den Populationen der gleichen Art (*Aster bellidiastrum*, *Bellis perennis*). Bei den verzweigten Arten (*E. annuus* und *M. inodora*) blühten die Capitula in den niedrigeren Lagen kürzer als an den höher liegenden Standorten. Dies zeichnete sich erneut im Vergleich innerhalb der Höhenstufen ab, indem auch hier die Blühdauer der Einzelcapitula mit der Höhe zunahm. Die Capitula einer collinen Population von *Bellis perennis* blühten nach WILD (1999) länger, als die Capitula der im Rahmen der vorliegenden Arbeit collinen Population von *B. perennis* (BpU). PRIMACK (1985) demonstrierte bereits die beträchtlichen Unterschiede in der Anthesedauer zwischen verschiedenen Habitaten. Vermutlich sind an derartigen Unterschieden nicht nur die Höhenlage, sondern auch die Witterungsbedingungen beteiligt. Jedoch können klimatische Schwankungen innerhalb

der Jahre ein Indiz für die Unterschiede der Blühdauer sein (SCHEMSKE et al. 1978). Um eine repräsentative Aussage über phänologische Daten zu erhalten, wird von SCHNELLE (1955) allerdings ein Aufnahmezeitraum von 20-30 Jahren veranschlagt, was die Gewichtung der möglichen Variabilität drastisch unterstreicht, zumal sich der Aufnahmezeitraum der vorliegenden Arbeit auf eine Vegetationsperiode beschränkte. Auch CHRIST (2004) konnte keine Konstanz in der Blühphänologie zwischen mehreren Jahren feststellen. Die lange Blühdauer alpiner Arten haben ARROYO et al. (1981) zunächst ebenfalls überrascht. Sie hatten erwartet, dass mit der Abnahme der Wachstumsrate und Entwicklung bei steigender Höhe die Blühperiode kürzer und nicht länger wäre, folgerten jedoch, dass die dennoch verlängerte Blühphase in hochalpinen Lagen auf eine verlangsamte Blütenentwicklung zurückzuführen sei. PRIMACK (1985) vermutete, dass mit niedrigeren Temperaturen die Lebensdauer von Blüten generell zunimmt. Auch in den Schweizer Alpen blühten Einzelindividuen alpiner Populationen im Allgemeinen länger (FABBRO & KÖRNER 2004), ebenso stieg die Lebensdauer von *Campanula*-Blüten in Griechenland mit zunehmender Höhe (BLIONIS et al. 2001). An hoch lokalisierten Standorten in den Anden wurde eine extrem lange Blühperiode beobachtet, welche bei Vertretern von *Espeletia* in Wechselwirkung mit dem Übergang von der Xenogamie zur Anemogamie betrachtet wird (BERRY & CALVO 1989). BINGHAM (1998) zieht eine gesteigerte Langlebigkeit der Blüten alpiner Standorte als Adaptation an geringere Besucherfrequenzen in Betracht, die nach FABBRO & KÖRNER (2004) eine größere Bedeutung als die Vergrößerung von Blüten hat.

Die Größe der Corolla ist ein wichtiges Attribut der Reproduktionsbiologie der Pflanzen (HERRERA 2005) und in Zentralspanien konnte gezeigt werden, dass die Blütengröße nach Bergmann's Regel, mit der Höhe zunimmt (MALO & BAONZA 2002). MAYER (2003) deutete ebenfalls auf diese Tendenz in ihrer Untersuchung hin und stellte eine damit korrelierte Zunahme der Blütenbesucher fest. Die morphologischen Merkmale der Blüten der im Rahmen der vorliegenden Arbeit alpiner Asteraceae-Arten deuteten nicht darauf hin standortabhängig zu sein. Trotz vereinzelter Unterschiede ist diesbezüglich, vor allem im Artvergleich, eher eine starke Ähnlichkeit vorhanden. Bei der Zungenblütenbreite grenzten sich die untersuchten Arten klar ab. Hier zeigten die eng verwandten Arten *Aster bellidiastrum* und *Bellis perennis* ähnliche Größenverhältnisse und die drei *Chrysanthemum*-Arten, *Erigeron annuus* und *Matricaria inodora* hatten ebenfalls ähnlich breite Zungenblüten. Die Blütenmaße dürften demnach eher genetisch bedingt sein.

Die Röhrenblüten der untersuchten Arten zeigten die Tendenz mit ansteigender Höhenstufe länger und breiter zu werden. Die Capituladurchmesser jedoch schienen höhenunabhängig zu sein. Für die Nahorientierung von Blütenbesuchern ist die Größe der Röhrenblüten wichtig. Diese Zwitterblüten sind zudem Träger der sekundären Lockstoffe in Form von Nahrung. Zudem korreliert im Allgemeinen die Corollagröße positiv mit der Nektarproduktion (GALEN & PLOWRIGHT 1985, HARDER et al. 1985, STANTON & PRESTON 1988), sodass damit auch eine größere Menge dieser weiteren Nahrungsquelle vorhanden sein dürfte. Da mit steigender Höhenstufe die Besucherfrequenz sinkt (TOTLAND 1993), wäre die Größenzunahme der Röhrenblüten mit der Höhenlage insofern sinnvoll, um hier besonders vorteilhafte Bedingungen für Bestäuber zu schaffen.

Bezüglich der Pflanzengröße wurden an den alpinen Standorten insgesamt kleinere Pflanzen erwartet. Der niedrige Wuchs ist auf den durch Kälte gebremsten Wuchsstofftransport zurückzuführen (REISIGL & KELLER 1987). Aus der Kleinwüchsigkeit resultiert eine gesteigerte Dichte und geringere Oberfläche, welche den Wärmeverlust und die Angriffsfläche für Kälte und Wind senkt. Die ausgewählten Tieflandarten zeigten tatsächlich im Vergleich zu ihrer höher lokalisierten Partnerpopulation einen größeren Habitus und insgesamt war eine Reduktion der Pflanzengröße mit steigenden Höhenmetern zu beobachten. Auffallend war zudem, dass die verzweigten Populationen längere Sprossachsen besaßen, als die unverzweigten. Dies darf auf die innerhalb einer Art genetisch verankerten Eigenschaften zurückgeführt werden. Da

Blütenbesucher von größeren Pflanzen stärker angezogen werden (AARSEN 1995), wird somit die Effizienz für xenogame Bestäubung erhöht. Die stärkere Anziehungskraft könnte jedoch auch aus der Tatsache resultieren, dass die verzweigten Arten eine höhere Anzahl geöffneter Blüten haben (DONNELLY et al. 1999). Die größere Pflanzenhöhe bedingte auch das erhöhte Biomassegewicht aller untersuchten Pflanzenteile der verzweigten Arten. Sehr eindeutig zeigten die Ergebnisse der Biomasseversuche eine Abnahme des Trockengewichtes bei zunehmender Höhenstufe. Dies ähnelt den Ergebnissen von FABBRO & KÖRNER (2004), die für Tieflandarten ein 48-fach schwereres Gewicht ermittelten. Dabei investierten die alpinen Pflanzen im Rahmen der vorliegenden Arbeit den Hauptanteil ihrer Biomasse in ihre Capitula, was erneut mit der Aussage von FABBRO & KÖRNER (2004) übereinstimmt. Die Hauptbiomasse der Pflanzen der subalpinen und collinen Standorte wurde dagegen durch ihre Stängel repräsentiert. Auch in den Versuchen von FABBRO & KÖRNER (2004) nahm die Stängelmasse mit der Höhe ab und es wurde dabei eine dreifach geringere Biomasse für die Alpinpflanzen ermittelt, während die Blütenbiomasse bei den alpinen Pflanzen sogar höher als bei den Tieflandarten lag. Dies war bei den untersuchten alpinen Populationen im Rahmen der vorliegenden Arbeit jedoch nur im Verhältnis zum Gesamtgewicht ihrer Biomasse zu erkennen, denn tatsächlich verringerte sich die Gesamtbiomasse mit steigender Höhenstufe drastisch. Unter niedrigen Nährstoffbedingungen investiert beispielsweise *Chrysanthemum leucanthemum* mehr Biomasse in ihr Wurzelsystem, was jedoch auf Kosten der Capitulumasse geht (OLSON & WALLANDER 1999). Das Trockengewicht der Capitula dieser Art unterschied sich im Rahmen der vorliegenden kaum zwischen der collinen und subalpinen Population. Das Ergebnis von OLSON & WALLANDER (1999) könnte für den Vergleich der Capitulumbiomasse zwischen beiden Populationen von *Matricaria inodora* herangezogen werden. Eine Erklärung für die auffallend großen Pflanzen des collinen Standortes wäre demnach, dass sie über eine reichlichere Nährstoffzufuhr verfügten, als die des subalpinen Standortes. Dies dürfte jedoch auf künstliche Düngung des Segetalstandortes zurückzuführen sein.

## **5.2 Attraktantien und Pollen**

Es gibt zwar keine ideale Gebirgspflanze, jedoch zahlreiche gut angepasste Lebensformen (REISGL & KELLER 1987). Attraktantien werden als visuelle, olfaktorische sowie taktile Reize definiert, welche eingesetzt werden, um einen Blütenbesucher auf eine Blüte zu locken (HEß 1990). Blütenfarben sind bei der Fernorientierung und beim Anflug eines potentiellen Bestäubers von großer Bedeutung. Damit der Pollenkorntransfer auf ein Individuum der gleichen Art stattfindet, müssen sie von ihren Konkurrenten zu unterscheiden sein (CHITKA et al. 1994). Weiße und gelbe Blüten, radial-symmetrische sowie schalenförmige Blüten (bzw. Capitula) dürften aufgrund von Bestäuberarten und Bestäubungssyndromen für eine Gebirgspflanze vorteilhaft sein (TOTLAND et al. 2000). Diese Eigenschaften werden von allen untersuchten Arten in jedem Fall erfüllt, indem sie allesamt weiße Zungenblüten und gelbe Röhrenblüten besitzen, die in ihren schalenförmigen Capitula angeordnet sind. Nach CHITKA et al. (1997) wird die Blütenkonstanz von Bestäubern durch Farbunterschiede zwischen Pflanzenarten gefördert. In Verhaltensexperimenten zeigte sich jedoch, dass Farbpräferenzen zwar bei der Blütenwahl stattfinden (KUGLER 1950, LUNAU 1988, GOULSON & CORY 1993, KELBER 1997, LUNAU & WACHT 1997, SUTHERLAND et al. 1999), jedoch dies im größeren Ausmaß von der Anwesenheit anderer Blütenbesucher (GOULSON et al. 1998) sowie der relativen Blütendichte (STOUT et al. 1998) abhängig ist. Bei Imagines und Adultes von *Eristalis pertinax* konnte eine angeborene Reaktion auf die

Farbe Gelb gezeigt werden (LUNAU 1987, 1988) und andere Vertreter der Syrphidae bevorzugten Gelb im Modellversuch ebenfalls (KUGLER 1950, LUNAU 1988, LUNAU & WACHT 1997, SUTHERLAND et al. 1999). Gelbe Pigmente von Pollen und Antheren werden als Schlüsselreiz für die angeborene Rüsselreaktion bei dieser Tiergruppe angesehen (LUNAU 1988, LUNAU & WACHT 1994, 1997). Dipteren und kurzrüsselige Bienen wurden bereits von MÜLLER (1881) als Hauptbesucher auf gelben Blumen beobachtet. Jedoch bemerkte er auch, dass weiße Blüten, vor allem mit der Farbe Gelb kombiniert, überwiegend Dipteren anziehen und für Bienen eher unattraktiv sind. Auch MAYER (2003) wies auf die hohe Anziehungskraft von weißen Kronblättern mit gelbem Blütenzentrum auf Dipteren hin. Ohnehin wurden an den collinen Standorten eine geringe Anzahl an Bienen beobachtet und Dipteren bildeten an allen untersuchten Populationen mit Abstand die häufigsten Besuchergruppen. Hier liegt die Frage nahe: Besuchen Fliegen weiß-gelbe Blüten aufgrund der Farbgebung, oder haben die Blüten ihre Farben im Laufe der Evolution an die Präferenzen der Bestäuber angepasst? Dies sollte als eine gegenseitige Anpassung betrachtet werden, aus welcher beide Parteien ihren Nutzen ziehen: Die Tiere, welche „ihre“ Blumen erkennen und dabei „wissen“ welche Belohnung sie beim Besuch erwartet, und die Pflanzen, die bestimmte Attribute entwickelten, um den Besuch durch ein mehr oder weniger bestimmtes Insekt herbeizuführen und sich durch deren Bestäubung reproduzieren können.

Es wurde erwartet, dass die verschiedenen Attraktantien mit der Höhenstufe abnehmen. Denn hinsichtlich der Langzeitexistenz scheint die Aneignung von Kältetoleranz einen höheren Stellenwert zu besitzen, als die Merkmalsausbildung verschiedener Blütenbelohnungen (TOTLAND et al. 2000). Bezüglich der Farben im langwelligen Bereich konnte für die Blüten der untersuchten Populationen keine Tendenz der Differenzierung beobachtet werden. Vielmehr dürfte es sich bei der angeeigneten Farbkombination Weiß-Gelb um eine evolutive Anpassung an Fliegen und andere Generalisten handeln.

Da vor allem Hymenopteren aufgrund ihres Farbsehsystems UV-Male registrieren (DAUMER 1958, MENZEL 1990, BURR & BARTHLOTT 1993, CHITTKA et al. 1994, KEVAN et al. 1996), diese jedoch im alpinen Bereich praktisch nicht als Blütenbesucher anzutreffen waren, wurde erwartet, dass die Ausprägung von UV-Malen auf den Blüten demnach im geringeren Maße zu beobachten sein würde. Eine Reduktion dieser Merkmale fand in Versuchen jedoch keine Bestätigung: Es zeigte sich vielmehr eine Tendenz der verzweigten Arten zur Reduktion von UV-Malen. Zum einen absorbierten beide Blütentypen von *Erigeron annuus* UV-Licht. Dies dürfte im Zusammenhang mit dessen Fähigkeit zur Autogamie und Apomixis stehen, da Blütenbesucher nicht essentiell sind und die Investition von Ressourcen in diese Attribute eingespart werden kann. Zum anderen fiel innerhalb von *Chrysanthemum* auf, dass hier die colline und subalpine Population UV-Licht vollständig absorbierte, während deren alpine Populationen über schwache UV-Male verfügten. Dies war insofern unerwartet, als in den alpinen Populationen die größte Zahl an Dipteren zu beobachten war, welche sich weitaus weniger durch UV-Farben manipulieren lassen (LUNAU & MAIER 1995), da sie über ein andersartiges Farbsehsystem verfügen als Hymenopteren (HARDIE 1979, MENZEL 1990). Trotz schwach reflektierender Zungenblüten wird für *C. alpinum* und *C. atratum* jedoch insgesamt das Fehlen einer UV-Musterung angegeben (BURR & BARTHLOTT 1993). Die Einsparung von UV-Malen bei *C. leucanthemum* ist insofern sinnvoll, da Thysanopteren durch die Farbe Weiß ohne UV-Reflexion im größeren Ausmaß angelockt werden als durch alle anderen Farben (KIRK 1984 a/b). Vor allem in der collinen Population von *C. leucanthemum* machten Thysanopteren einen Anteil von 90% am Besucherspektrum aus. Außerdem wurde gezeigt, dass Vertreter der Anthomyiidae (Diptera) die Farbe Weiß mit langwelliger Reflexion von maximal 400-800 nm deutlich bevorzugen und hohe, kurzwellige Reflexion (320-400 nm) eine eher konträre Wirkung ausübt (ISHIKAWA et al. 1985). Generell ist tatsächlich die UV-Absorption häufiger als die UV-Reflexion bei Blüten zu beobachten (CHITTKA et al. 1994). Gelbe Blüten sind allerdings dafür bekannt, auffällige UV-Merkmale begünstigt auszubilden, was innerhalb der Asteraceae zu 60% zu beobachten ist (BURR & BARTHLOTT 1993). Jedoch absorbierten alle gelben Blüten der untersuchten Capitula UV-Licht. Da



einige der Arten aufgrund der reflektierenden Zungenblüten dennoch ein UV-Muster zeigten, deckt sich dies mit den Beobachtungen von MENZEL & SHMIDA (1989), dass häufig bei funktionell radiären Blüten der Asteraceae die symmetrische Farbvariante außen UV-grün-rot und innen grün-rot für Insekten vorkommt. Diese Farbkombination von außen UV-reflektierendem und innen UV-absorbierendem, wie es für einige der untersuchten Arten ermittelt wurde, repräsentiert vermutlich das ursprüngliche Grundmuster, womit sich die Blüten der Angiospermen den Insekten optisch anbieten (LEINS 2000). Das Ausrollen des Rüssels bei *Eristalis tenax* ist eine Wellenlängen-spezifische Reaktion, die durch die Farbe Gelb (560 nm) ausgelöst, durch ultraviolettes und blaues Licht jedoch gehemmt wird (DINKEL & LUNAU 2001). Interessanterweise reflektieren Pollenkörner die Wellenlängen, welche zu der Reaktion führen und absorbieren jene, welche die Rüsselreaktion hemmen (LUNAU & WACHT 1997). Hinzu kommt, dass die Qualität eines Farbsignals in größerem Ausmaß vom Kontrast des Untergrundes abhängig ist (MENZEL 1990, CHITTKA et al. 1994). Bezüglich dieser Ausprägung muss davon ausgegangen werden, dass es sich bei der Ausbildung von UV-Malen bei den untersuchten Arten wiederum um eine genetisch verankerte Eigenschaft handelt, die als standortunabhängig angesehen werden sollte.

Die Fernanlockung eines Blütenbesuchers kann durch optische Reize wie Form, Farbe und UV-Male primär erreicht werden, während die Nahlockung durch olfaktorische Reize sekundär herbei geführt werden kann (KUGLER 1960). Duft spielt bei der xenogamen Bestäubung sogar eine wichtigere Rolle als die Nektarzusammensetzung (BOPP 2003) oder kann vereinzelt die Bedeutung der Blütenfarbe als Fernlockmittel übertreffen (DOBSON 1994). Schon im ersten Drittel des letzten Jahrhunderts konnte in Versuchen mit Papiermodellen nachgewiesen werden, dass sich Hummeln beim Anflug nach der Farbe der Objekte richten, jedoch beim Niederlassen sich nach angelerntem Duft orientieren (KUGLER 1932a). Somit wird ein Duftstoff nach ausreichender Fixierung im Gedächtnis, in seinem Charakter immer wieder erkannt (MÜLLER 1973). Dennoch kann der Blütenduft innerhalb einer Pflanzenart sehr variieren (DOBSON 1994, AYASSE et al. 2000, AZUMA et al. 2001). Ein Indiz für die Duftbildung bei Blüten ist das Vorhandensein von Duftmalen, die anhand von Neutralrotfärbung bei allen der untersuchten Arten sowohl an Pollenkörnern als auch teilweise deren Kronblatt- oder Antherenspitzen ermittelt wurden. Hinsichtlich der gefärbten Kronblattspitzen konnte ein solches Duftmalmuster auch bei *Senecio jacobea* ermittelt werden (GRAUMANN 1987). Das gleiche Muster sowie gefärbte Pollenkörner und Antheren konnten im Rahmen dieser Arbeit sowie in anderen Arbeiten für *Bellis perennis* und *Tussilago farfara* beobachtet werden (WILD 1999, WILD et al. 2003). KNUDSEN (1987) erklärte sich die Rotfärbung von Pyrolaceen-Antheren durch auf Neutralrot reagierende Lipide. Sie folgerte daraus, dass die Lipide der Pollenkörner die Quellen des Duftes sind. Nach DOBSON (1987) und DOBSON & BERGSTRÖM (2000) sind Lipide des Pollenkitts die Hauptorte der Duftemission in Pollenkörnern anderer Arten. Bezüglich der untersuchten Arten hat sich gezeigt, dass vor allem Pollenkörner Duft produzieren. Es konnte dabei keine standortabhängige Tendenz beobachtet werden und dürfte sich somit um eine verwandtschaftsabhängige Eigenschaft handeln, die sich aus verschiedenen Gründen entwickelt haben mag, nicht zuletzt um bestimmte Blütenbesucher anzulocken. Pollenfütternde Insekten vermögen zwischen verschiedenen Pollenkorndüften und Wirtspflanzen zu unterscheiden (DOBSON & BERGSTRÖM 2000). Speziell der Duft von Pollenkörnern wird von pollenverwertenden Insekten zur Unterscheidung von Blütenarten sowie der qualitativen Einschätzung dieser Nahrung eingesetzt (KIRK 1985, DOBSON 1987, DOBSON et al. 1996). Pollenfressende Thysanopteren werden beispielsweise von dem aromatischen Duftstoff Anisaldehyd in besonderem Ausmaß angelockt (KIRK 1985). Nach KUGLER (1932b) können sich jedoch Hummeln auch nach sogenannten "duftlosen" Blüten richten und deren Duftmerkmale unterscheiden. Dabei ist aber ungewiss, wie es sich bei anderen Tiergruppen verhält, insbesondere bei Dipteren, die insgesamt und überwiegend im alpinen Bereich dominierten. Pollen steht als ältestes Nahrungsmittel reichhaltig für Insekten zur Verfügung und gilt stammesgeschichtlich als ältestes Lockmittel (PROCTOR et al. 1996). Somit waren die ersten

Blütenbesucher Pollenfresser. Im Laufe der Evolution gingen die Pflanzen dazu über dieses energieaufwendige Lockmittel zu verbergen und Nektar zu produzieren, bei welchem eine geringere Energiebilanz ausreichte. Der Blütenbesuch eines Insekts findet nach der primären Orientierung nur dann statt, wenn ein Angebot an Nahrung vorhanden ist. Um dies sicherzustellen produziert die Pflanze aus ihrer eingefangenen Sonnenenergie Nektar, um Bestäuber nach der Anlockung zu belohnen (KEVAN & BAKER 1983). Nektar wird von den Insekten hauptsächlich als Kohlenhydratquelle für den Flug oder Thermoregulation verwendet, oder um die Zucker in Fette umzuwandeln, die als Reservestoffe, sowohl für den Flug, als auch für Umwandlungsphasen in ihrer Entwicklung dienen (KEVAN & BAKER 1983). Nach REAL (1981) und WELLS et al. (1981) wählen Bienen Blüten weniger nach Farben, als vielmehr nach Nektarmengen aus. So dienen Farben im größeren Ausmaß dazu, den Bestäubern die Unterscheidung von Nektarangeboten verschiedener Arten zu ermöglichen (STEVENS 1994). Dass die Blütenmorphologie und Nektarzucker miteinander korrelieren, wurde Mitte des letzten Jahrhunderts von PERCIVAL (1961) postuliert. Im Allgemeinen ist Nektar von Hexosen wie Glucose und Fructose dominiert (ERHARDT 1993), was vor allem bei Compositen gültig ist (KEVAN & BAKER 1983) und überwiegend bei Blüten zutrifft, die von kurzrüssligen, unspezialisierten Bienen und Fliegen angefliegen werden (BAKER & BAKER 1983). Dies konnte für die untersuchten Populationen bestätigt werden. Es traten Glucose und Fructose in etwa gleichen Anteilen auf, Saccharose war, wenn vorhanden, nur zu einem geringen Prozentsatz vertreten. Auffällig war jedoch die Tatsache, dass die der Tribus Anthemideae zugehörigen Arten (*Chrysanthemum* und *Matricaria*) in ihrem Nektar, neben den drei Hauptzuckern, zusätzliche Zucker produzieren. Dies deutet darauf hin, dass die Nektarzusammensetzung der untersuchten Arten einer genetisch bedingten Spezifikation unterliegt, welche weniger vom Standort abhängen dürfte. Es sei jedoch bemerkt, dass im Grunde eine sehr hohe Stichprobenzahl für repräsentative Nektarergebnisse untersucht werden müsste (SCHMIDT 1998), nicht zuletzt, da die Zuckerquantität während der Anthese einer Blüte stark variiert, was aus Reabsorption und Umgebungsluffeuchte resultiert (NICOLSON 1995).

Innerhalb der Arten ergaben sich keine nennenswerten standortabhängigen Unterschiede hinsichtlich der Pollenkornmenge. Nach CRUDEN (1977) produzieren xenogame Arten eine größere Pollenkornmenge, als eng verwandte autogame Arten. Diese Eigenschaft trat tatsächlich auf. Die autogame (apomiktische) Spezies *Erigeron annuus* produzierte deutlich weniger Pollenkörner. Es erscheint für selbstbestäubende Arten sinnvoll, möglichst wenig in die Pollenkornproduktion zu investieren, wenn diese nicht im gleichen Ausmaß wie bei xenogamen Arten für die Reproduktion nötig ist. Hier können Ressourcen eingespart werden, die an anderer Stelle essentiellere Einsatz finden mögen. Nach CRUDEN (1977) wird neben dieser Reduktion des energetischen Aufwandes zudem die Selbstbestäubung erleichtert.

Teilweise ist die Corollagröße mit der Pollenkornproduktion korreliert (STANTON & PRESTON 1988). Mit steigender Höhenstufe und der Größenzunahme der Röhrenblüte erhöhten sich tatsächlich die Pollenkornmengen, die Pollenkorngröße nahm ab und die Pollenvitalität zeigte ebenfalls eine Tendenz zur Steigerung. Durch die erhöhte Pollenkornzahl wird die Wahrscheinlichkeit der Bestäubung erhöht, da ein größerer Verlust, beispielsweise durch Wind oder dauerhafte UV-Strahlung, toleriert werden kann. Durch die geringere Größe der Pollenkörner und dem daraus resultierenden geringeren Gewicht, wird eine vorteilhafte Wirkung auf den Transfer auf andere Capitula auch durch sehr kleine Insekten erzielt (WILD, 1999).

Im Vergleich der Standortzugehörigkeit konnte eine klare Zunahme der Pollenkornanzahl mit steigender Höhenstufe verifiziert werden. Aufgrund strenger Umweltbedingungen im alpinen Bereich wird nach TOTLAND et al. (2000) der Reproduktionserfolg durch eine hohe Pollenkornzahl auf den Narben der Blüten von Gebirgspflanzen allerdings nicht sonderlich beeinflusst. Eine Erklärung für die Beobachtung der dennoch gesteigerten Pollenproduktion im Rahmen der vorliegenden Arbeit könnte in der erhöhten Pollenvitalität alpiner Pflanzen liegen. Zwar konnte keine direkte Zunahme der Pollenvitalität mit steigender

Höhenstufe ermittelt werden, jedoch waren die Pollenkörner der alpinen Populationen signifikant vitaler im Vergleich zu den collinen. Dies wurde zunächst nicht erwartet, da die erhöhte Bestrahlung an alpinen Standorten durch UV-Licht zur Letalität der Pollenkörner führt (ABDUL-BAKI 1992). Die Abnahme der Pollenkorngroße mit zunehmender Höhenstufe wurde bereits angesprochen. Dies erscheint korrelativ mit der zunehmenden Menge der Pollenkörner. Im Vergleich der Arten jedoch konnte keine Tendenz diesbezüglich aufgezeigt werden: Teilweise produzierte die Tieflandpopulation mehr und teilweise weniger große Pollenkörner als die jeweils höher lokalisierte Population. Hinsichtlich der Variabilität der Pollenkorngroßen ist sich die Literatur nicht einig: Einerseits variieren die Größen innerhalb der verschiedenen Angiospermenfamilien und –arten stark (MÜLLER 1979), andererseits sind die innerartlichen Schwankungen wiederum gering (VONHOF & HARDER 1995). Diese Diskrepanz wird darin begründet, dass die Pollenkorngroße einer strengen Selektion unterliegt und verschiedene Reproduktionsfaktoren damit verknüpft sind (MAYER 2003, TORRES 2000). Die hier ermittelten Einzelwerte zeigten untereinander geringe Schwankungen, was sich in der niedrigen Standardabweichung niederschlägt. Die Pollenkörner der untersuchten Arten sind mit mittleren Durchmessern von 20,5  $\mu\text{m}$  - 33,8  $\mu\text{m}$  als klein zu betrachten im Vergleich beispielsweise mit Pollenkorngroßen von 21  $\mu\text{m}$  - 52  $\mu\text{m}$  bei chilenischen Asteraceenblüten (ANDERSON et al. 2001). Kleine Pollenkörner gelten stets als lipidhaltig, was aus einer Korrelation zwischen der Größe und der Natur ihrer Reservesubstanzen resultiert und dazu beiträgt, dass die Adhäsion optimiert wird (BAKER & BAKER 1979, KEVAN & BAKER 1983). Für einige Vertreter der Asteroideae ist der reichliche Besitz von Pollenkitt charakteristisch (HESSE 1979), dessen klebrige Eigenschaft ebenso die Adhäsion und damit ihre Übertragungsmöglichkeit der Pollenkörner entscheidend verbessert (GOTTSBERGER 1999), indem sie dadurch besser am Insektenkörper haften bleiben und damit letztlich zur erfolgreichen Bestäubung beitragen.

### **5.3 Bestäubung und Reproduktion**

Der Mangel an Bestäubern im Gebirge bewirkte einen Übergang von Fremd- zur Selbstbestäubung (REISIGL & KELLER 1987). Demnach wurde erwartet, dass die alpin lokalisierten Populationen dieser Adaption folgten. Tatsächlich zeigten jedoch gerade die Pflanzen der alpinen Standorte widersprüchliche Ergebnisse: Zum einen hatte die alpine Population von *Bellis perennis* den höchsten Reproduktionserfolg im Versuch der unabgeschirmten und unmanipulierten Capitula und zum anderen hatte die alpine Population von *Chrysanthemum alpinum* den niedrigsten von allen untersuchten Populationen. Zwischen den Arten ergaben sich lediglich zwischen *Aster bellidiastrum* und *Bellis perennis* signifikante Unterschiede, alle anderen Populationen hatten ähnliche Reproduktionsraten zu verzeichnen. Im Vergleich der Höhenstufen jedoch hatten die alpinen Pflanzen deutlich den geringsten Reproduktionserfolg. Allerdings konnte keine Zunahme der Fruchtbildung mit der Höhenstufe ermittelt werden, da die Populationen der mittleren, subalpinen Standorte die höchsten Werte erzielten.

Im Versuch der abgeschirmten, unmanipulierten Individuen zeigte die autogame und apomiktische Art *Erigeron annuus* erwartungsgemäß den höchsten Reproduktionserfolg. Interessanterweise bildete auch *Matricaria inodora* Achänen aus. Zunächst muss bedacht werden, dass dieser Versuch in einer Phytokammer stattfand, die nicht gänzlich frei vom Insektenbesuch gehalten werden konnte. Neben Blattläusen wurden die Individuen auch von Ameisen besucht. Zunächst könnte man diese Tatsache als Erklärung für die Bestäubung und Fruchtbildung von *M. inodora* heranziehen. Diese Vermutung muss aber dadurch in Frage gestellt werden, da es auffälligerweise bei allen anderen Arten – trotz der Besuche durch Läuse und Ameisen – zu keinen nennenswerten Bestäubungserfolgen kam. Es drängt sich hier die Frage auf, ob *Matricaria inodora* genau wie *Erigeron annuus* zur Autogamie oder Apomixis befähigt ist? Annuelle

Arten, wie *Erigeron annuus* und *Matricaria inodora*, neigen mehr als mehrjährige oder ausdauernde Arten dazu, sich autogam fortzupflanzen, was im Zusammenhang mit einer nötigen frühzeitigen Reproduktion steht, welche durch r-Selektion favorisiert wird (BOCQUET 1968, AARSSSEN 2000). Die Notwendigkeit der raschen Blütenreife bei einjährigen Arten, führt zur Bildung kleinerer Blüten und zu stärkeren Überlappungen hinsichtlich der räumlichen Anordnung, als auch im zeitlichen Faktor in der Reife der Reproduktionsorgane (GUERRANT 1989). Tatsächlich bildete *E. annuus* die mit Abstand kürzesten und schmalsten Röhrenblüten aus und auch die Röhrenblüten von *M. inodora* waren eher von geringer Größe. Annuelle Arten leiden durch ihre kleineren Blüten an Bestäubermangel (WYATT 1984), woraus auch eine geringere Konkurrenzfähigkeit resultiert. Im Rahmen der Bestäuberbeobachtungen bestätigte sich dies für *E. annuus*, da ebenfalls geringe Besucherzahlen zu verzeichnen waren. Die Capitula von *M. inodora* dagegen wurde im Vergleich zu allen anderen untersuchten Populationen mit Abstand am häufigsten von Insekten besucht. Dies ist jedoch auch darauf zurückzuführen, dass *M. inodora* große Capituladurchmesser zu verzeichnen hat und somit hohe Anflugsraten erzielen kann, da Blütenbesucher größere Blüten zu bevorzugen scheinen (BELL 1985, CONNER & RUSH 1996). Zudem nimmt der Reproduktionserfolg generell mit der Anzahl an Blüten oder Infloreszenzen zu (BELL 1985, ANDERSSON 1991). Nach AARSSSEN (2000) ist die Zeitspanne von der Blütenreife bis zur Befruchtung in xenogamen Arten länger, als in autogamen Arten, so dass die fremdbestäubten Samenanlagen annueller Arten häufig nicht reifen können, was die Ausprägung zur Selbstbestäubung fördert. Ob dies für die autogamen/apomiktischen Arten *E. annuus* und *M. inodora* zutrifft ist fraglich, da beide weder auffällig früh, noch besonders kurz blühen: Die Blühdauer beider Populationen beider Arten war sogar ausgeprägt lang. Dies dürfte als positive Anpassung betrachtet werden. Selbstbestäubung oder asexuelle Reproduktion erlaubt auch eine Fortpflanzung wenn die Umstände für sexuelle Fortpflanzung ungünstig sind (HOLSINGER 2000). Dies ist ein bekanntes Phänomen und wird als reproduktive Absicherung angesehen (DARWIN 1876, HOLSINGER 2000).

Bei *E. annuus* wurde zusätzlich ein weiteres Phänomen beobachtet, indem sogar abgetrennte, in Wasser gestellte Pflanzen sowie stark geschädigte, abgeknickte Pflanzen weiterblühten und später ihre Samenreife tatsächlich unter diesen Bedingungen beendeten (WILD 2002 unveröffentl.). Auch im Versuch der abgeschirmten, handbestäubten Capitula erzielten einzig *E. annuus* und *M. inodora* Reproduktionserfolge, was erneut auf deren Fähigkeit zur Autogamie und ihr Selbstkompatibilitätssystem deutet. Jedoch bleibt ungeklärt, warum andererseits die Pflanzen der subalpinen Population Mil sehr geringen Samenansatz zeigten, was wiederum gegen ein autogames Reproduktionssystem von *M. inodora* sprechen würde. Nach GUERRANT (1989) führt die Überschneidung in der Anordnung und Reifezeit kleiner Blüten zwangsläufig zu einer gesteigerten und zufälligen Selbstbestäubungsrate. Dies sollte demnach für mehrere der untersuchten, kleinblütigen Arten zutreffen. Es wurde schon früh postuliert, dass bei manchen Asteraceen spontane Selbstbestäubung durch das Schließen der Capitula (KERNER 1891, WAGENITZ 1987, KUGLER 1970) oder von Einzelblüten (MÜLLER 1873, KNUTH 1898, KUGLER 1970, CRUDEN 1977) eintreten kann. Demnach soll das Schließen einer Blüte zu einer Abwärtskrümmung der Griffeläste führen, deren Narben dadurch die Antherenröhre berühren und mit Pollenkörnern belegt werden. Das Schließen von Einzelblüten wurde im Rahmen dieser Arbeit zwar nicht untersucht, jedoch innerhalb der untersuchten Arten war *Bellis perennis* die einzige, deren Capitula sich abends und bei kühler Witterung schlossen. Dass spontane Selbstbestäubung bei dieser Art nicht vorkommt, wurde bereits von WILD (1999) gezeigt, da *B. perennis* ohne den Besuch durch Insekten keinen Reproduktionserfolg erbrachte und damit als rein entomophil eingestuft wurde. Dieses Ergebnis bestätigte sich im Rahmen dieser Arbeit erneut und sogar mechanisch von Hand selbstbestäubte Capitula produzierten bis auf ein einziges Individuum keine Achänen. In den Versuchen von WILD (1999) konnte jedoch die Fähigkeit von *B. perennis* zur Geitonogamie nachgewiesen werden, indem von Hand bestäubte Pflanzen einen Fruchtansatz von 35,2% erbrachten, was für ein Fehlen eines ausgeprägten

Selbstinkompatibilität-Systems spricht. Dies wurde auch als Begründung bei *Scalensia divisa* herangezogen, deren abgeschirmte sowie handbestäubte Capitula im Vergleich zu freistehenden einen sogar noch geringeren Fruchtansatz zeigte (NIELSEN et al. 2000). Ungeklärt bleibt an dieser Stelle das Phänomen, warum trotz des Besuches durch Blattläuse und Ameisen sowie nach der mechanischen Bestäubung bei den Capitula der Populationen BpU und BpN nahezu keine Bestäubung stattfand. Um dieser Frage nachzugehen, wurden Einzelblüten von *Bellis perennis* auf die Beschaffenheit ihrer Oberflächenstruktur hin rasterelektronenmikroskopisch untersucht, was jedoch keine Aufschlüsse ergab. Daraufhin wurden mehrere Einzelblüten vom Knospenstadium bis zur Seneszenz täglich beobachtet. Dabei fiel auf, dass der zweigeteilte Griffel, dessen Äste parallel bis leicht konvex aneinander liegen, keine Spreizung erfuhr. Selbst am Ende der Rezeptivität, nachdem er schon weit aus der Blüte hinaus ragte, blieben die rezeptiven Streifen der Narbenpapillen durch fehlende Spreizung der Griffeläste nahezu unzugänglich. Diese Beobachtung wurde sowohl bei Blüten im Freiland, als auch bei Blüten beobachtet, die unter Ausschluss von Bestäubern gehalten wurden (WILD 2004, unveröffentl.). JONES (1976) beschrieb das vorherrschende Merkmal der Einwärtsdrehung und Ringbildung der Griffeläste innerhalb der Tribus Astereae und konnte keine Erklärung für dieses Phänomen finden. Zwar beobachteten und zeichneten bereits andere Autoren eine ähnlich nadelöhrförmige Anordnung der Griffeläste (CASSINI 1826, HOFFMANN 1897, KRAUSE 1905, BENSON 1957) jedoch wurde auf das Charakteristikum dabei nicht weiter eingegangen. MANI & SHARAVANAN (1999) beschreiben diese Morphologie ebenso, zweifeln jedoch an, dass die Spreizung der Griffeläste ausbleibt. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit konnte erst durch mechanisches Einwirken durch sanfte, vertikale Druckausübung auf die Spitzen der Griffeläste eine temporäre Spreizung bewirkt werden. Aufgrund dieser Beobachtungen wird folgende Hypothese formuliert: Durch den Besuch eines Insekts wird durch dessen Gewicht eine Spreizung der Griffeläste erreicht und damit Pollenkörner dazwischen gedrückt. Anhand dieses „Pollenstopfmechanismus“ können Pollenkörner an die rezeptiven Orte der Narben gelangen. Des weiteren baut die These darauf auf, dass winzige und kleine Insekten aufgrund ihres mangelnden Körpergewichts nicht in der Lage sind, eine Bestäubung herbeizuführen. Außerdem bewegen sie sich teilweise direkt zur Nektarquelle tief in den Blütenkelch und berühren dabei vermutlich weder den Griffel noch die Antherenröhre. Dies würde ebenfalls erklären, warum weder das Schließen der Capitula noch der Besuch durch Blattläuse oder Ameisen, oder das mechanische Verteilen der Pollenkörner auf dem Capitulum, zum Reproduktionserfolg führte. Dass eines der handbestäubten Capitula dennoch Achänen bildete, spricht ebenfalls für diese Theorie, da hier vermutlich im Zuge des mechanischen Einwirkens eine Griffelspreizung herbeigeführt wurde. Da das Griffelverhalten nur bei *Bellis perennis* beobachtet wurde, kann für die anderen Arten im gleichen Versuch nicht die selbe Gültigkeit vorausgesetzt werden. Dies schließt jedoch die Möglichkeit nicht aus, dass es sich hier und vor allem bei den der Tribus Astereae zugehörigen Arten ähnlich verhalten könnte, wenn man die Beobachtungen von JONES (1976) bedenkt. Dennoch ist die Morphologie und das Griffelverhalten bei der Elongation diesbezüglich unterschiedlich und verlangt weitere präzise Versuchsansätze. Da bei *B. perennis* das Narbengewebe auch von der Innenseite der Griffel über die Ränder hinaustritt, könnte jedoch bereits an diesen Stellen eine Pollenkeimung stattfinden. Ob diese randlichen Bereiche jedoch eine effiziente Pollenkeimung auslösen bedarf weiterer Klärung. Eine andere mögliche Erklärung für den ausgebliebenen Fruchtansatz unter Ausschluss von Blütenbesuchern könnte im Pumpmechanismus der Röhrenblüte liegen: Durch die dicht an der Innenseite der Antherenröhre empor wachsenden apikalen Anhängsel des Griffels dürfte kaum ein Pollenkorn die Narbenbereiche erreichen (LEINS, 2005 mündl. Mitt.). Andererseits könnten wiederum durch den Blütenbesuch eines Insekts die Pollenkörner anderer Individuen oder der Nachbarblüten eines Capitulum tiefer in die Kronröhre der Röhrenblüte gelangen, womit eine erfolgreiche Pollenkeimung favorisiert werden dürfte (LEINS, 2005 mündl. Mitt.), da sich die rezeptiven Narbenstreifen unterhalb des Anhängsels befinden.

BELL (1985) demonstrierte durch das Entfernen von Petalen, dass die so an Größe verringerten Blüten weniger angefliegen wurden als die intakten Kontrollblüten. Für die Pflanze erscheint neben der Größe auch das Vorhandensein eines Musters überaus wichtig, da sich sonst die Besucherfrequenz durch Insekten und der daraus resultierende Reproduktionserfolg drastisch reduzieren kann. Für die subalpine Population von *Erigeron annuus* traf dies nicht zu, da sie im Bestäubungsversuch mit entfernten Zungenblüten sogar einen etwas höheren Reproduktionserfolg als die intakten Individuen zu verzeichnen hatte. Dies kann jedoch auf deren bekannte Fähigkeit zur Apomixis zurückgeführt werden. Ungeklärt bleibt zunächst, warum die subalpine Population von *Matricaria inodora* das gleiche Verhalten zeigte, denn die Art dürfte aufgrund der Bestäubungsergebnisse nicht apomiktisch, möglicherweise jedoch autogam sein. Hinsichtlich der Schauwirkung der Zungen- und Röhrenblüten konnte bei allen xenogamen Arten eine Reduktion im Reproduktionserfolg bei manipulierten Blüten ermittelt werden. Die Entfernung von Zungenblüten zur Ermittlung der Schauwirkung wurde in der Literatur zwar untersucht (z.B. ANDERSSON 1996, 1991, 1999), jedoch wurde die Entfernung aller Röhrenblüten einzelner Capitula bei Asteraceen bislang nicht durchgeführt. Durch diesen Versuchsansatz konnte erstmalig eine vergleichende Aussage über die Schau- und Lockwirkung beider Blütentypen, und sogar auch über die Fertilität der Zungenblüten getroffen werden.

Bei den Arten *Aster bellidiastrum*, *Bellis perennis* und *Chrysanthemum alpinum* schlägt sich die Entfernung der Zungenblüten gravierender in der Reproduktionsrate nieder, als die Entfernung der Röhrenblüten. Nach BERTIN & KERWIN (1998) bilden gynomonözische Asten weibliche Blüten entweder dazu aus, die Pollen-Griffel-Interferenz zu reduzieren oder um Bestäuber anzulocken. In *Senecio squalidus*, einer streng selbstinkompatiblen Art, spielte das Vorhandensein von Zungenblüten eine essentielle Rolle, um Insekten anzulocken (INGRAM & TAYLOR 1982). CHMIELEWSKI (1999) betonte die Attraktivität der Zungenblüten von *Aster umbellatus* auf Bestäuber. Die Zungenblüten von *A. bellidiastrum*, *B. perennis* und *C. alpinum* dürften ebenso sehr effizient in ihrer Attraktivität und Lockwirkung sein und sie scheinen ihre Bestäuber vorwiegend aus der Ferne anzulocken. Sind die Insekten erst einmal von der Blume (durch das Vorhandensein von Zungenblüten) angelockt, lassen sie sich zunächst auf dem „leeren“ Capitulum nieder, bewirken dadurch xenogame Bestäubung, und verlassen es wieder ohne Belohnung in Form von Pollen erhalten zu haben, da die weiblichen Zungenblüten höchstens über Duft und Nektar verfügen. Fehlen jedoch die Zungenblüten, werden die Capitula von einer weitaus geringen Bestäuberzahl besucht. Nicht außer Acht gelassen werden sollte die Beobachtung von DELISLE (1954), der zeigte, dass bei verschiedenen Vertretern der Gattung *Aster* die Zungenblüten sogar mehr fertile Achänen produzieren, als die Röhrenblüten, welche in weitaus größerer Zahl pro Capitulum vorhanden sind. Ein anderer Grund für die Effektivität von Zungenblüten mag darin liegen, dass die intakten Capitula der untersuchten Arten dem polypetalen Blumentyp zugehörig sind, der eine Einzelblüte vortäuscht. Auf diesen Typ spezialisierte Insekten können diese Blumen gezielt im Nahrungsflug visieren und dadurch Zeit und Energie einsparen, was sich vorteilhaft in der Konkurrenz mit anderen, weniger spezialisierten Bestäubern auswirken kann (LEPPIK 1955). Somit ist ein Teil der Besucher von *A. bellidiastrum*, *B. perennis* und *C. alpinum* möglicherweise diesbezüglich stark fixiert. Innerhalb der Literatur herrscht Unstimmigkeit bezüglich der Präferenzen von Bestäubern hinsichtlich der Blütengeometrie: MØLLER & ERIKSSON (1995) fanden heraus, dass Bestäuber symmetrische Blumen bevorzugten, während MIDGLEY & JOHNSON (1998) das Gegenteil behaupten. Einige Autoren haben postuliert, dass größere Blüten eine höhere Zahl an Bestäuber anlocken als kleine Blüten (BELL 1985, CONNER & RUSH 1996) und sie somit potentiell die Fitness von Pflanzenindividuen erhöhen (KNOLL 1922, KUGLER 1943, BELL 1985, STANTON & PRESTON 1988, YOUNG & STANTON 1990), was vor allem für alpine Arten von Vorteil wäre. Auch BRODY & MITCHELL (1997) zeigten, dass Pflanzen mit größeren Blüten von Kolibris bevorzugt angefliegen wurden. Da die Entfernung von Zungenblüten nicht nur die Größe, sondern auch die Auffälligkeit des Capitulum drastisch verringert, kann dies als weitere Erklärung für den reduzierten Fruchtansatz

herangezogen werden. Außerdem dürfte das Vorhandensein von UV-Malen, aufgrund derer die Zungenblüten einiger Arten UV-Licht reflektieren, in engem Zusammenhang mit einer Musterbildung und der Schauwirkung auf Insekten stehen. In den Manipulationsversuchen von ANDERSSON (1991) bewirkte die Entfernung der Zungenblüten bei *Achillea ptarmica* sogar eine Halbierung der Besucherrate von Fliegen, zeigte allerdings nur geringe Auswirkungen auf den Fruchtansatz. Die Entfernung der Zungenblüten bei *Senecio jacobaea*, einer selbstinkompatiblen Art, schlug sich ebenfalls nur im geringen Ausmaß auf den Fruchtansatz nieder (ANDERSSON 1996). Vielmehr war zu beobachten, dass sich bei stark verzweigten Individuen mit hoher Capitulazahl die Entfernung der Zungenblüten drastischer auf den Reproduktionserfolg niederschlug. Demnach ist weniger die Capitulagröße als die Capitulamenge für die Besucherfrequenz ausschlaggebend. Diese Beobachtung steht im Einklang mit den Resultaten der verzweigten Arten *Chrysanthemum leucanthemum*, *Erigeron annuus* und *Matricaria inodora* (aber auch *C. atratum*), welche tatsächlich niedrigere Reproduktionsraten der Capitula ohne Röhrenblüten zeigten und die Capitula ohne Zungenblüten im geringeren Ausmaß davon betroffen waren. Daraus lässt sich schließen, dass die Capitula ohne Röhrenblüten von einer geringeren Bestäuberzahl angefliegen wurden, als die ohne Zungenblüten. Dies mag dadurch zu erklären sein, dass ein Großteil der durch vorhandene Zungenblüten angelockten Insekten noch vor der Landung das Fehlen der Nahrung in Form von Pollen wahrnahmen und weiterflogen, ohne sich niederzulassen. Auch das Fehlen der Zungenblüten reduzierte die Besucherfrequenz, jedoch nicht im gleichen Ausmaß. Möglicherweise ist das Angebot an Pollen, Duft und Nektar in den Röhrenblüten dieser Arten so hoch, dass dies mit dem Fehlen der Zungenblüten als primäres Lockmittel kompensiert wird. Der Fruchtansatz bei handbestäubten, manipulierten Capitula (mit entfernten Zungenblüten) von *Achillea ptarmica* lag nachweislich höher, als bei intakten, handbestäubten Individuen (ANDERSSON 1999). Demnach geht die Investition der Pflanze in Attraktantien auf Kosten der Frucht reife (ANDERSSON 1999) und sollte auch im Rahmen der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit berücksichtigt werden.

Dass die Zungenblüten von *C. leucanthemum* fertil sind, konnte hier erstmals im Versuch gezeigt werden. Bislang war sich die Literatur diesbezüglich nicht einig: Bei *C. leucanthemum* wurde von sterilen Zungenblüten gesprochen (MITICH 2000) und Fertilität war bisher nur für die Gattung *Chrysanthemum* angegeben (BREMER 1994, BREMER & HUMPHRIES 1993).

Erneut gilt es für die Versuche mit manipulierten Capitula, die autogamen Arten gesondert zu diskutieren. Bei *E. annuus* hatten die Capitula ohne Röhrenblüten jeweils den geringeren Fruchtansatz zu verzeichnen, jedoch konnte bei der subalpinen Population Eal bei den manipulierten Capitula ohne Zungenblüten sogar ein höherer Fruchtansatz als bei den unmanipulierten Capitula ermittelt werden. Dies spricht bestätigend für das autogame Reproduktionssystem von *E. annuus*. Die Spezies *M. inodora* zeigte ein ähnliches Ergebnis, indem die subalpine Population auch einen höheren Reproduktionserfolg bei den Capitula ohne Zungenblüten zeigte als bei den intakten Capitula. Die colline Population hatte in beiden Versuchen ähnlich hohe Werte nahe 80%. Erstmals konnte im Rahmen dieser Arbeit gezeigt werden, dass die Zungenblüten von *M. inodora* steril sind, denn bislang war für die Zungenblüten von *Matricaria* Fertilität angegeben (BREMER 1994, BREMER & HUMPHRIES 1993). Sowohl im ungeschirmten, als auch abgeschirmten Versuch hatten beide Populationen keinen Fruchtansatz, wenn ausschließlich Zungenblüten vorhanden waren.

Im zusammenfassenden Überblick der Manipulationsversuche der drei Höhenstufen kann folgende Tendenz aufgezeigt werden: Der Reproduktionserfolg bei Capitula ohne Zungenblüten sank mit zunehmender Höhenstufe und die Capitula ohne Röhrenblüten hatten an collinen Standorten den geringsten Fruchtansatz, subalpin den höchsten und alpin einen etwas geringeren als subalpin. Außerdem war bei den abgeschirmten Capitula ohne Röhrenblüten nur bei den collinen Populationen Fruchtansatz nachzuweisen. Bei diesen Ergebnissen gilt zu berücksichtigen, dass die Werte der alpinen Populationen

einerseits mit höherer Gewichtung betrachtet werden sollten, da diese Höhenstufe als einzige keine apomiktischen bzw. autogamen Populationen besaß. Andererseits müssen alle Versuche in der Phytokammer unter der Prämisse betrachtet werden, dass nur die alpine Population von *Bellis perennis* repräsentativ für die Ergebnisse „alpin“ steht, da die rein alpinen Arten in dieser Versuchsreihe nicht verwendet werden konnten.

Aufgrund der ermittelten P/O-Raten sind nach CRUDEN (1977) alle Arten bzw. Populationen als fakultativ xenogam bis rein xenogam einzustufen. Dass diese aufgrund der Pollenmenge (im Verhältnis zur Ovulumenge) ermittelte Ergebnisse teilweise nur theoretisch gültig sind, demonstrierte WILD (1999) und WILD et al. (2003) bereits an *Tussilago farfara* und konnte auch in der vorliegenden Arbeit weder für *Erigeron annuus* noch *Matricaria inodora* bestätigt werden. Auch ANDERSON et al. (2001) besprach diesbezüglich Ausnahmefälle und somit sollte die Methode kritisch betrachtet werden. Die praktischen Resultate gliedern die untersuchten Arten zusammenfassend in folgende Reproduktionssysteme: Alle rein subalpinen und alpinen Arten (*Aster bellidiastrum*, *Chrysanthemum alpinum*, *C. atratum*) werden zunächst als xenogam eingestuft. Entomophilie scheint tatsächlich im Allgemeinen das Hauptsystem in den alpinen Gegenden der temperierten Berge zu sein (MÜLLER 1881). So ist die Xenogamie alpiner Pflanzenarten von weitaus größerer Bedeutung als die Anemogamie und Fremdbestäubung scheint generell das dominierende Bestäubungssystem zu sein (KÖRNER 1999). Da keine Versuche zur Ermittlung der Fähigkeit zur Autogamie durchgeführt wurden, ist nicht auszuschließen, dass dieses Reproduktionssystem zusätzlich auf diese Arten zutrifft. Viele Alpinpflanzen sind selbstkompatibel und können sich dadurch autogam fortpflanzen (MOLAU 1993) und der Übergang von der Fremdbestäubung zur Selbstbestäubung im alpinen Bereich wird immer wieder erwähnt (z.B. REISIGL & KELLER 1987, TOTLAND 2003). In jedem Fall konnte im Freilandversuch bewiesen werden, dass die Zungenblüten dieser Arten fertil sind. Zusätzlich hat sich eine enge Bindung an die Standorthöhe und die stark begrenzte Nische dieser drei rein alpinen Arten darin gezeigt, dass sie unter veränderten abiotischen Bedingungen nicht zur Blüte gebracht werden konnten. Nachdem die Anthese an bestimmte Photoperioden gebunden ist, die mit ihrer ursprünglichen Höhenstufe verknüpft sind, erlaubt ihnen die limitierende Höhentoleranz teilweise sogar beim Ortswechsel das Blühen (PANJE & SRINIVASAN 1959), was jedoch im Falle der alpinen Arten der vorliegenden Arbeit nicht gegeben war.

Obwohl Selbstinkompatibilität innerhalb der Asteraceae weit verbreitet ist (NETTANCOURT 1977, PROCTOR et al. 1996), konnte für die collinen Arten (die auch subalpin angetroffen werden) dieses System nicht bestätigt werden. *Bellis perennis* und *Chrysanthemum leucanthemum* besitzen fertile Zungenblüten, die jedoch nicht apomiktisch sind. Beide Arten werden als xenogam deklariert, wobei sie zudem zur Geitonogamie befähigt und damit selbstkompatibel sind. Zwar wird diese Art des geitonogamen Pollentransfers genetisch betrachtet der Autogamie gleichgesetzt (HEYN & SNIR 1986), jedoch haben die Ergebnisse gezeigt, dass diese Arten in großem Ausmaß vom Bestäuberbesuch abhängig sind. Dies widerspricht den Aussagen einiger Autoren, die sowohl *B. perennis* als auch *C. leucanthemum* bei ausbleibendem Insektenbesuch als selbstbestäubend einstufen (FENNER et al. 2002). Dieses xenogam-geitonogame Reproduktionssystem in Abhängigkeit vom Bestäuberbesuch konnte bereits für *B. perennis* gezeigt werden (WILD 1999). Da auch die effizienteste Pollenübertragung zwischen Röhrenblüten mehr Pollenkornverlust verursacht, als ihn direkt auf die Narbe der Einzelblüte zu positionieren, macht dies die geitonogame Bestäubung kostspieliger als die Autogamie, jedoch resultiert eine identische genetische Konsequenz daraus (HEYN & SNIR 1986). Es stellt sich die Frage, warum sich diese Investition ausgebildet hat? Hier liegt die Vermutung nahe, dass eine durch die Geitonogamie favorisierende hohe Pollenkornproduktion in ihrer Funktion als Nahrungsquelle Bestäuber anlockt, die durch Fremdpollenübertragung für eine Rekombination des genetischen Materials sorgen. Zudem muss berücksichtigt werden, dass eine hohe Pollenkornproduktion im Zusammenhang mit der sekundären Pollenpräsentation steht und offensichtlich die



Verlängerung der männlichen Blühphase bewirkt (LEINS 1991). Außerdem wird durch diesen Mechanismus eine Feinproportionierung der Pollenkörner gewährleistet, so dass diese nicht verschwendet werden (LEINS 1991).

*Erigeron annuus* ist eine autogame und apomiktische Art, woraus eine große Fähigkeit zur Selbstkompatibilität resultiert. Für die Röhrenblüten ist in jedem Fall Autogamie zutreffend, Apomixis lässt sich bei derart kleinen hermaphroditen Blüten nicht beweisen. Allerdings können sexuelle Reproduktion und Apomixis parallel auftreten, was typisch für fakultativ apomiktische Arten ist (GROSSNIKLAUS et al. 2001), zu welcher *E. annuus* gezählt wird. Die Fähigkeit zur Apomixis der rein weiblichen Zungenblüten zeigte sich eindeutig im Versuch der manipulierten Capitula, welche ausschließlich Zungenblüten besaßen und unter Ausschluss von Bestäubern Achänen produzierten. Experimente mit *Matricaria inodora* deuten zwar bereits auf obligate Xenogamie hin (WOO 1989), jedoch im Rahmen der vorliegenden Arbeit dürfte eine Mischung aus Xenogamie und Autogamie und damit nur gering ausgeprägter Selbstinkompatibilität zutreffend sein. Auch hier kann keine exakte Aussage über das System der Röhrenblüten getroffen werden, in jedem Fall ist es aber zur Autogamie fähig. Eindeutig konnte zudem gezeigt werden, dass die Zungenblüten von *M. inodora* nicht fertil sind.

Während bei einjährigen Pflanzen die Samen-Ovula-Rate bei 85% liegt, ist sie bei mehrjährigen Pflanzen um 50% (WIENS 1984). Diese Verhältnisse beider Pflanzentypen tritt unabhängig des Reproduktionssystem auf, jedoch im Allgemeinen sind annuelle Pflanzen selbstbestäubend, während perenne Pflanzen offensichtlich fremdbestäubend sind (WIENS 1984).

## **5.4 Bestäuber und Besuchsfrequenz**

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Blütenbesucher aus insgesamt 15 Ordnungen, 20 Unterordnungen und 71 Familien auf den Capitula der untersuchten Arten registriert und determiniert. Die meisten Vertreter der Asteraceae werden von einer großen Varietät von Insekten opportunistisch bestäubt (PROCTOR & YEO 1973, LEPPIK 1977). Dies dürfte auch für die untersuchten Populationen zutreffen, die in der Tat ein breites Besucherspektrum zeigten. Insgesamt war die Tendenz zu beobachten, dass mit steigender Höhenlage eine Besucherstetigkeit favorisiert wird, sowie eine geringere Besucherfrequenz zu verzeichnen ist, was auch von TOTLAND (1993) beobachtet wurde. Auf den Capitula der collinen Standorte wurde ein heterogenes Bestäuberspektrum angetroffen, dennoch zeichnete sich ab, dass Collembolen, Thysanopteren, Dipteren (überwiegend Brachyceren und Syrphiden) und Nitiduliden im größeren Ausmaß vorkamen. Syrphiden und Nitiduliden besuchten dabei hauptsächlich *Erigeron annuus* und *Matricaria inodora*.

Alle im Rahmen dieser Arbeit determinierten Thysanopteren sind floricol und polyphag. Unter den Arten waren typische und häufige Blütenbesucher sowie typische Grasbewohner, die nur zufällig in Blüten zu finden sind, vorhanden. Die alpine Art *Thrips montivagus* wurde auf *Chrysanthemum alpinum* gesammelt und ist nach ULITZKA (1999) ebenso häufig auf Capitula anderer Asteraceae anzutreffen. Thysanopteren waren vor allem bei der collinen Population von *M. inodora* im größeren Ausmaß anzutreffen. Hier handelte es sich um Individuen von *Haplothrips leucanthemii*, welche für ihr Massenaufreten in gelben Asteraceenblüten bekannt sind und nachweislich als Bestäuber einzustufen sind (ULITZKA 1999). Die Fortbewegung von Blüte zu Blüte und der Transfer von Pollenkörner, die zwischen den Körperhaaren der Fransenflügler haften, wurden bereits von einigen Autoren beschrieben (z. B. ANANTHAKRISHNAN 1982, ANADURAI & VELAYUDHAN 1986, BAKER & CRUDEN 1991, KIRK 1997). Einige Vertreter der Thysanoptera verfügen über speziell angepasste, asymmetrische Mundwerkzeuge, die es ihnen ermöglichen Pollenkörner anzustechen, um sie auszusaugen (GRINFELD 1962). Insgesamt handelt es sich um eine bemerkenswerte

Besuchergruppe, die als reine Bestäuber angesehen wird, da sie ausschließlich innerhalb einer Pflanzenart agiert und dabei eine Vielzahl von Pollenkörnern befördern kann (25-200, je nach Entwicklungsstadium), (ANANTHAKRISHNAN 1993). Diese Tiergruppe wurde von Januar bis November auf zahlreichen Vertretern der Asteraceae beobachtet (siehe auch ANANTHAKRISHNAN 1982) und *Microcephalothrips abdominalis* sogar das ganze Jahr über (ANANTHAKRISHNAN 1993). Nach ANANTHAKRISHNAN (1982) wird durch den Platzmangel innerhalb eines Capitulum der Energieverbrauch für Thysanopteren verringert und durch die beschränkte Bewegungsfreiheit berühren die pollenbeladenen Tiere die Narben vermehrt. Aufgrund der im Rahmen der vorliegenden Arbeit formulierten Hypothese ist aufgrund des geringen Körpergewichts die erfolgreiche Bestäubung durch Thysanopteren dennoch zweifelhaft. Allerdings sind die Vertreter dieser Tiergruppe derart klein, dass sie sich möglicherweise pollenbeladen zwischen den nadelöhrförmigen Griffelästen von *Bellis perennis* fortbewegen und auf diese Weise Pollenkörner an die rezeptiven Orte transportieren.

Nach KÖHLER (1998) sind phytophage Insektenarten an das Vorkommen von Ackerunkräutern gebunden, zu welchen auch *Matricaria inodora* zählt. Vor allem Blatt- und Rüsselkäfer sind dabei vertreten und 320 Arten sind in Deutschland bekannt, die eine Bindung an Segetalunkräuter besitzen (KÖHLER 1998). Vertreter beider Familien, vor allem jedoch Rüsselkäfer waren im Rahmen der vorliegenden Arbeit häufig auf *M. inodora* anzutreffen. Jedoch ist deren Bedeutung als Bestäuber zweifelhaft, da sie zum einen weniger mobil sind und zum anderen durch das Anstechen der Capitula eher schädigend sein dürften (KÖHLER 2005 schriftl. Mitt.). Die hauptsächlich auf den Populationen von *Erigeron annuus* und *M. inodora* beobachteten Vertreter der Familie Nitidulidae werden hingegen als sehr effektive Bestäuber angesehen. Mit Pollen beladene Individuen von *Meligethes* spielten beispielsweise in der Bestäubung von *Ranunculus ficaria* eine wichtige Rolle (MARSDEN-JONES 1933). Strukturelle Adaptionen der Mundregion erlauben es ihnen, auch in tief liegende Nektarien zu gelangen (KEVAN & BAKER 1983) und durch ihre geringe Körpergröße bleiben diesen Tieren ohnehin wenig Regionen der Blüte verborgen. Bereits unter den Primitivpflanzen wurde das Blütengewebe von Annonaceen von Käfern als Nahrungsquelle verwendet (GOTTSBERGER 1988). CHARPENTIER (1985) zeigte, dass *Meligethes aeneus* dabei vor allem Staubblätter bevorzugt. Andere Individuen von *M. aeneus* wurden regelmäßig dabei beobachtet, an Narben und Antheren der Wirtspflanze zu beißen und die Pollenkörner in ihren Mandibelgruben dadurch eine vorteilhafte Lage erhalten, um die Bestäubung durchzuführen (CROWSON 1988). Tatsächlich wurden auch während der Datenaufnahme eine große Menge von Nitiduliden auf den untersuchten Capitula beobachtet, die häufig stundenlang in den Capitula verweilen und dort von Blüte zu Blüte wechseln. Insgesamt wurde zwar eine Vielzahl verschiedener Coleopteren auf den Capitula festgestellt, jedoch im Vergleich zur Gesamtmenge aller Blütenbesucher machten sie eine geringe Zahl aus. Anders als in den Tropen wird dieser Tiergruppe in kühl-temperierten Klimazonen keine große Bedeutung bei Bestäubungsvorgängen zugeordnet (PROCTOR et al. 1996), nicht zuletzt weil sie sich wenig von Blume zu Blume bewegen (PRIMACK 1983).

Insgesamt spielten Ameisen als Blütenbesucher im Rahmen der Untersuchungen eine sehr untergeordnete Rolle. Jedoch sollten sie hier besprochen werden, da sie in großer Zahl in der Phytokammer anzutreffen waren und dennoch keine Bestäubung herbeiführten. Auf Individuen von *Lobularia maritima* fungierten Ameisen eindeutig als Bestäuber, da ausschließlich durch Ameisen besuchte Blüten signifikant mehr Samenansatz zeigten, als abgeschirmte sowie ausschließlich durch geflügelte Insekten besuchte Blüten (GÓMEZ 2000). Auch andere Arbeiten haben gezeigt, dass diese Tiergruppe manche Pflanzenspezies bestäuben (z.B. PEAKALL et al 1991, GÓMEZ & ZAMORA 1992, PUTERBAUGH 1998, MAYER & GOTTSBERGER 2002). Andere Autoren argumentieren, dass Ameisen keine Pollenkörner transportieren könnten, da sie flügellos und klein seien (BUCKLEY 1982, RICO-GRAY 1989). Letztere Aussagen erscheinen im Falle von Asteraceen zweifelhaft, wenn man der Effektivität der Bestäubung durch weitaus kleinere Fransenflügler bedenkt. Außerdem bewegten sich die in der Phytokammer beobachteten Ameisen krabbelnd von Pflanze zu Pflanze.

Im Falle von *L. maritima* stellte sich heraus, dass von vier verschiedenen Ameisenarten tatsächlich nur eine Art Pollenkörner am Körper transportieren konnte (GÓMEZ 2000). Dies käme als Erklärung in Betracht, da womöglich, die in der Phytokammer vorkommenden Arten ebenfalls nicht dazu befähigt waren Pollen zu befördern. Neben der Rolle von Ameisen als Bestäuber bei *Paronychia pulvinata* einerseits, erwähnt PUTERBAUGH (1998) andererseits auch die Ineffizienz von Ameisen als Bestäuber und vermutet, dass dies durch geringe Pollenmengen und geringe Bewegung zwischen Pflanzen resultiert. Er stufte ebenso die Berührung mit Narben von *Eritrichium aretioides* durch Ameisen als unwahrscheinlich ein. Von Interesse dürfte in diesem Zusammenhang auch die Beobachtung im Rahmen der vorliegenden Arbeit sein, dass die Individuen nur selten dabei beobachtet wurden sich über das gesamte Capitulum, speziell über die Röhrenblüten zu bewegen. In den meisten Fällen bewegten sie sich am Stängel entlang nach oben zum Capitulum, um sich für kurze Dauer zwischen den Zungenblüten aufzuhalten. Anschließend verließen sie die Pflanze, kehrten jedoch häufig wieder zurück. Dadurch bleibt die Option der Pollenhaftung am Tierkörper oder Pollenverteilung zwischen den Blüten in vielen Fällen ungenutzt. Dieses Verhalten wurde auch im Freiland an Individuen von *Bellis perennis* beobachtet (WILD unveröffentl.). Eine weitere Erklärung für die Ineffektivität in der Bestäubung durch bestimmte Ameisen dürfte auf die pollenschädigenden Substanzen zurückzuführen sein, mit welchen die Ameisenkörper mancher Arten durch ihre Metapleuraldrüsen belegt werden (BEATTIE et al. 1984). Die zusätzlich zu den Ameisen in großen Massen aufgetretenen Blattläuse spielen aufgrund ihrer parasitischen und schädigenden Funktion in der Bestäubungsbiologie wohl keine positive Rolle.

An den subalpinen Populationen zeichnete sich eine eindeutige Dominanz der Unterordnung Brachycera ab, darunter hauptsächlich Vertreter der Familie Syrphidae. Des weiteren wurden diese Pflanzen häufig von Collembolen und Thysanopteren besucht. Viele Syrphiden ernähren sich sowohl von Nektar als auch von Pollenkörnern. Es handelt sich um eine relativ generalistische Tiergruppe, die zwar auf besondere Reize (z.B. gelbe Blütenfarben) reagiert, jedoch eine Vielzahl von verschiedenen Blüten besucht. Dennoch wird beispielsweise dem Vertreter *Eristalomyia* eine gewisse Blütenstetigkeit zugeschrieben, die diese Insekten zu wertvollen Bestäubern macht (KUGLER 1950). Sie zählen im Allgemeinen neben den Apidae zu den häufigsten blütenbesuchenden Insekten und verwenden die Nahrung aus Blüten ausschließlich für sich selbst (LUNAU 1988). Da Syrphiden über Tupfrüssel verfügen, sind sie auf Blüten mit frei zugänglichem Nektar und Pollen angewiesen (LUNAU 1988). Syrphiden und Musciden sind neben Empididen bedeutsame Bestäuber (PROCTOR et al. 1996, LARSON et al. 2001), die in arktischen und alpinen Regionen eine wichtige Besuchergruppe darstellen (LARSON et al. 2001). Dies konnte bestätigt werden, da Vertreter beider Familien im Rahmen dieser Arbeit tatsächlich in großer Anzahl an den subalpinen, sowie alpinen Standorten angetroffen wurden, wobei Syrphiden an subalpinen und Musciden an alpinen Standorten dominierten.

Am deutlichsten hoben sich die Bestäuberspektren der alpinen Populationen von denen der anderen beiden Höhenstufen ab. Die gleiche Beobachtung, wie auch in den Untersuchungen von TOTLAND (1993), in welchen Dipteren das Besucherspektrum im alpinen Norwegen nahezu ausnahmslos dominierten, war an den alpinen Standorten am Nebelhorn zu verzeichnen. Ab einer Höhe von 700 m ü NN sind Fliegen die zahlreichsten Blütenbesucher (HINGSTON & MCQUILLAN 2000). Nach ELBERLING & OLESEN (1999) nimmt die Zahl an Fliegenarten mit der Höhe zu, jedoch änderte sich das Verhältnis der verschiedenen Tierordnungen nicht sonderlich. Dies konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht bestätigt werden, da sich die Anzahl an Besuchergruppen verringerte und die Breite der Spektren der alpinen Populationen ebenso verkleinerte. Neben den dominierenden Besuchern der Brachycera waren Vertreter der Unterordnung Aphidina die zweite Hauptbesuchergruppe, deren Ineffizienz als Bestäuber bereits erwähnt wurde. Collembolen und Thysanopteren spielten eine eher untergeordnete Rolle, und Blütenbesucher anderer Gruppen waren nur vereinzelt anzutreffen. An alpinen Standorten in Nord-Schweden konnte ein hohes Vorkommen der Familien

Muscidae und Empididae beobachtet werden, welches ebenso mit der Höhenstufe zunimmt (PONT 1993, ELBERLING & OLESEN 1999), während das Auftreten von Syrphiden und Hummeln abnimmt (PONT 1993). Dies traf auch im Rahmen dieser Arbeit zu. Während Vertreter der Syrphidae in der subalpinen Stufe nahezu dominierten, waren sie in der alpinen Stufe weniger vertreten. Dagegen nahm die Menge an Musciden zu. Hummeln spielten als Blütenbesucher aller drei Höhenstufen keine Rolle. Auch ERHARDT (1993) bestätigte die Muscidae als die Hauptbesucher auf *Leontopodium alpinum* in den Schweizer Alpen. Viele Vertreter der Familie Muscidae sind typisch für alpine Habitats in der arktischen bis subarktischen Zone und sie verfügen über verlängerte Rüssel, die es ihnen erlauben, sich auch Zugang zu verschlossenen Blüten zu verschaffen (PONT 1993, ELBERLING & OLESEN 1999). Vertreter dieser Tiergruppe sind vermutlich die wichtigsten Blütenbesucher oberhalb der Baumgrenze und repräsentieren somit eine wichtige hochalpine Bestäubergruppe (ELBERLING & OLESEN 1999).

Schon MÜLLER (1881) deutete auf die Vorherrschaft von Fliegen im alpinen Bereich und deren Bedeutsamkeit hin. Dipteren werden zwar aufgrund ihrer Besuchsblüten als Generalisten angesehen, jedoch liefern sie teilweise einen wichtigen Beitrag zur Reproduktion und überragen sogar Bienen in ihrer Effektivität im Pollentransfer (KEARNS 2001). Dipteren können mit ihren teilweise sehr spezialisierten Mundwerkzeugen sowohl Pollen als auch Nektar zu sich nehmen. Vertreter der Familie Empididae verfügen beispielsweise über lange, schmale und stechende Mundwerkzeuge, die es ihnen ermöglichen, Nektar aus kleinen Blüten zu entnehmen (PROCTOR et al. 1996). Nach einigen Autoren (z. B. MAYER 2003) konnte dennoch die Effektivität dieser Familie in der Bestäubungsbiologie gezeigt werden, indem sie nach dem Blütenbesuch dicht mit Pollenkörnern belegt waren. KEARNS & INOUE (1994) deuteten zwar darauf hin, dass Bienen die effektiveren Bestäuber von *Linum lewisii* waren, jedoch aufgrund der höheren Besucherfrequenz durch Dipteren sei die Mehrzahl der übertragenen Pollenkörner auf diese zurückzuführen.

Zusammenfassend gehören die untersuchten Arten aufgrund ihrer Blüten- und Capitulummorphologie, ihrer primären und sekundären Lockmittel sowie aufgrund ihrer Besucherspektren dem generalistischen Blumentypus an, der ein breites Spektrum von opportunistischen und spezialisierten Insekten anlockt und auch über genügend Möglichkeiten verfügt, den Bedürfnissen ihrer Besucher entgegenzukommen. Nach WASER et al. (1996) sind Bestäubungssyndrome ohnehin häufig generalistischer und dynamischer als angenommen. Auch FENSTER et al. (2004) erwähnt, dass viele Blüten ein breiteres Besucherspektrum anlocken, als man aufgrund ihrer Syndrome annehmen würde. Dennoch zeigt sich eine Tendenz zur typischen Fliegenblume: Die Farbkombination gelb-weiß, die Reduktion von UV-Mustern, die leichte Zugänglichkeit von Pollen, Nektar und womöglich Duft. Obwohl Fliegen eindeutig in den Besucherspektren dominierten, sollten die jeweiligen Standortbedingungen nicht außer Acht gelassen werden. Wie bereits für die Bestäubungsexperimente diskutiert, muss es sich um keine spezielle Tierart handeln, um die Bestäubung herbeizuführen. Jedoch sollte nach der formulierten Hypothese des „Pollenstopfmechanismus“ ein gewisses Körpergewicht des Insekts vorhanden sein. Dass längst nicht jeder Blütenbesucher automatisch ein Bestäuber ist (WESTERKAMP 1999) dürfte im Falle der hier untersuchten Arten nicht zutreffen, da davon ausgegangen werden kann, dass jeder Blütenbesucher tatsächlich ein potentieller Bestäuber ist, sofern er ein bestimmtes Körpergewicht besitzt. Vor allem für die geitonogame Bestäubung ist es von größerer Bedeutung, dass es zu einer mechanischen Pollenverteilung auf dem Capitulum kommt. Welche Rolle dabei Fremdpollen spielen kann bei den Röhrenblüten der Asteraceen nicht präzise bestimmt werden. SCHWERDTFEGGER (1991) erwähnte in seinen mediterranen Untersuchungen die Asteraceae als eutrope Bienenblumen, wies aber auch auf deren heterogenes Bestäuberspektrum hin. Anhand der größeren Variation der Besuchergruppen im Tiefland bestätigt sich dieser Blumentyp als „Orts-Generalist“, der von einer Vielzahl von Insekten besucht wird, sofern diese vor Ort sind.

Dieses Charakteristikum wurde durch die Resultate der Besuchergruppennzahlen bestätigt, indem die Anzahl der Besuchergruppen mit der Höhenstufe abnimmt. Zum einen nimmt die Aktivität der Bestäuber in hohem Ausmaß ab (ARROYO et al. 1985) und in hohen, temperierten Lagen verringert sich die Diversität an Insektenarten stark (MANI 1962, ARROYO et al. 1982). Diese Tendenz konnte auch für die untersuchten Arten der gemäßigten Breiten gezeigt werden: Während die collinen Populationen im Median von 13,5 Besuchergruppen angefliegen wurden, hatten die subalpinen 12 Gruppen zu verzeichnen, während im alpinen Bereich 11,5 unterschiedliche Besuchergruppen anzutreffen waren. Lediglich zwischen dem collinen und alpinen Wert ergab sich ein signifikanter Unterschied, dennoch wurde eine generelle Tendenz deutlich. Auch war die Ähnlichkeit in der Zusammensetzung der Besuchergruppen zwischen den collinen und alpinen Standorten erwartungsgemäß am geringsten, ähnlich gering auch im Vergleich zwischen collin und subalpin. Von weitaus ähnlicherer Beschaffenheit war die Zusammensetzung der Besuchergruppen der subalpinen und alpinen Standorte. Durch diese Ergebnisse wird unterstrichen, dass das Bestäuberspektrum im Tiefland vielseitiger und variabler ist. Schon ab der subalpinen Stufe beschränkt es sich auf eine geringere Anzahl diverser Gruppen und diese verringern sich weiter mit steigender Höhe. Hier stellt sich die Frage, ob damit auch die Frequenz der Blütenbesuche abnimmt, oder es sich womöglich genau anders verhält? Tatsächlich zählten die Capitula der alpinen Populationen vergleichsweise die meisten Blütenbesucher, was aufgrund der erwähnten Beobachtungen von TOTLAND (1993) nicht zu erwarten war. Obwohl im Allgemeinen Besucherraten als ungeeigneter Index angesehen werden, um eine Aussage über die Effektivität der Bestäubung zu treffen (SNOW 1982, McDADE & DAVIDAR 1984), erlauben sie die Vergleiche der relativen Bestäubereffektivität zwischen Arten (ARROYO et al. 1982, 1985, McCALL 1986). Kombiniert man nun die Besucherfrequenz einer Population mit ihrem Reproduktionserfolg, so kann eine Aussage hinsichtlich der Bestäubereffektivität getroffen werden. *Bellis perennis* zeichnet sich für dieses Modell darin aus, dass es die einzige Art ist, welche an drei Standorten untersucht wurde und zudem die einzige alpine Population, bei der das Reproduktionssystem ermittelt werden konnte. Zudem hatte die alpine Population von *B. perennis* mit Abstand den höchsten Reproduktionserfolg im Versuch der ungeschützten, unmanipulierten Capitula zu verzeichnen und dies sogar im Vergleich aller Populationen aller Höhenstufen. Vergleicht man nun die beobachtete Bestäubereffektivität dieser Population innerartlich mit den anderen Standorten, so hatte sie auch die meisten Blütenbesucher zu verzeichnen. Durch die ermittelte Bindung von *Bellis perennis* an Blütenbesucher, muss der hohe Reproduktionserfolg in Abhängigkeit einer sehr effektiven Bestäubung durch Insekten stattgefunden haben. Die Ergebnisse dieser Arbeit veranschaulichen, dass die Besucherfrequenz mit der Bestäubereffektivität und damit dem Reproduktionserfolg in diesem Beispiel korreliert und möglicherweise repräsentativ für die anderen alpinen Populationen ist.

Manche Pflanzen bilden bei ungünstigen klimatischen Bedingungen Mechanismen aus, um die Defizite auszugleichen, welche für den Reproduktionserfolg essentiell sind (LUZAR & GOTTSBERGER 2001). Ein Mangel an effektiven Bestäubern, sowie fehlenden oder gering ausgebildeten Lockmitteln kann durch das Phänomen des Heliotropismus und der daraus resultierenden Wärmeentwicklung kompensiert werden. Die Blütenerwärmung liegt hierbei häufig mehrere Grade über der unmittelbar umgebenden Lufttemperatur (HOCKING 1968, KEVAN 1975, SMITH 1975, MÖLGAARD 1989, STANTON & GALEN 1989, LUZAR 1996, LUZAR & GOTTSBERGER 2001). Die Besucherhäufigkeit auf Blüten, die Keimung der Samen (TOTLAND 1996), die Pollenkornreifung sowie das Pollenschlauchwachstum werden dadurch positiv beeinflusst (KEVAN 1970, KEVAN 1975, KUDO 1995). Da Heliotropismus meistens bei arktischen oder alpinen Arten beobachtet wurde und neben wenigen anderen Familien auf die Asteraceae beschränkt zu sein scheint (KEVAN 1975, KNUDSON 1981), besitzen die untersuchten Arten diese Fähigkeit mit großer Wahrscheinlichkeit ebenso. Bei *Leucanthemopsis alpinia* (= *Chrysanthemum alpinum*) konnte bereits gezeigt werden, dass es sich um eine heliotrope Art handelt, bei der eine besonders hohe Blütenerwärmung messbar war (LUZAR 1996, LUZAR &

GOTTSBERGER 2001) und bei den Arten *Aster bellidiastrum* und *Bellis perennis* wurde eine tageszeitliche Köpfchenausrichtung nach der Sonne ebenso beobachtet (WILD 2002, unveröffentl.). Vermutlich erwärmen heliotrope Tieflandarten ihre Blüten im geringeren Ausmaß, nicht zuletzt da durch die höhere Außentemperatur eine Überhitzung der Blüten auftreten könnte. Bei *Silene acaulis* wurde eine weitaus höhere Hitzetoleranz im Tiefland als in alpinen Lagen beobachtet (NEUNER et al. 2000), so dass diesbezüglich ebenso ein Schutzmechanismus für andere Pflanzenarten im collinen Bereich vorhanden sein könnte. Die Blütenerwärmung stellt eine direkte Belohnung für Insekten dar (KEVAN 1975), sie dient als Lockmittel (TOTLAND 1996) und wird von Insekten bei ungünstigen Temperaturverhältnissen als Wärmequelle verwendet (HOCKING 1968, KEVAN 1975, STANTON & GALEN 1989). Die Ausprägung dieses Merkmals dürfte demnach als eines der bedeutendsten in der alpinen Stufe zu werten sein. Die Blütenerwärmung könnte demnach als Erklärung für eine hohe Besucherfrequenz herangezogen werden. Allerdings wäre diese Merkmalsausbildung nur dann sinnvoll, wenn die Blüten gleichzeitig über ein ausreichendes Nahrungsangebot verfügen, um durch die Bewegungen der Blütenbesucher bei der Futtersuche die Bestäubung zu ermöglichen. KEVAN (1973, 1975, 1989) demonstrierte wie Fliegen von der Wärmeemission durch Blüten profitieren können. Nach PONT (1993) besuchen die meisten Vertreter der Muscidae Blüten nicht der Nahrung wegen, sondern einzig um thermische Energie zu tanken. Tatsächlich fiel im Rahmen der Bestäuberbeobachtungen auf, dass eine Vielzahl der Besucher sich häufig auf den Capitula niederließen, um dort teilweise für lange Zeitspannen mehr oder weniger bewegungslos zu verharren, und es ist fraglich ob dadurch ein Pollentransfer oder zumindest Geitonogamie stattfinden kann. Nachdem ein Insekt, welches länger als die Dauer eines Beobachtungsblockes auf einem Capitulum verweilte, im folgenden Zeitblock als neuer Blütenbesucher definiert wurde, steigert ein solches Verhalten die Bilanz der Besucherfrequenz. Die zweithöchste Besucherfrequenz war an den collinen Standorten zu verzeichnen. Weshalb die subalpinen Populationen letztlich am geringsten von Insekten besucht wurden, mag aus abiotischen Faktoren resultieren, wie zu hohe Temperaturen oder eine konkurrenzstarke Jahreszeit. Zudem sollte berücksichtigt werden, dass die Hauptbesucher vieler Pflanzenarten zwischen den Jahreszeiten und Populationen variieren (HERRERA 1996, MAYER 2003).

Die Besucherfrequenz in Abhängigkeit zur Tageszeit wurde aufgrund der zeitlichen Überschneidungen nicht für die Höhenstufenvergleiche herangezogen. Zwar fielen die Besucherfrequenzen im Vergleich der Tageszeiten innerhalb einer Population unterschiedlich stark aus, jedoch wurden aufgrund geringer Stichprobenzahl keine statistischen Vergleiche durchgeführt. Das Ergebnis der collinen Population von *Bellis perennis* deckte sich annähernd mit dem von WILD (1999), deren collin untersuchte Population ebenfalls eine gesteigerte Besucherzahl in den Abendstunden zeigte. Darüber hinaus konnte im Vergleich zwischen acht der untersuchten Arten eine übereinstimmende Besucherpräferenz zur jeweiligen Tageszeit beobachtet werden (AbI/AbN, CaNZ/CatN, EaB/Eal, MiH/Mil). Bei den Blütenbesuchern von *Bellis perennis* sowie *Chrysanthemum leucanthemum* konnte dagegen im Standortvergleich keine tageszeitliche Präferenz ermittelt werden. Betrachtet man die Populationen hinsichtlich der Höhenstufen, so ist ebenso keine Tendenz erhöhter Besuchsraten zu einer bestimmten Tageszeit vorhanden. Diese zeitliche Unabhängigkeit korrespondiert mit der Variabilität der ermittelten Besucherspektren und zeichnet die untersuchten Arten als „Zeit-Generalisten“ aus.

## **6. ZUSAMMENFASSUNG**

In der botanischen Literatur wird die Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie häufig nur oberflächlich angesprochen und es wird selten zwischen einzelnen Pflanzenarten und deren Besonderheiten differenziert.

In der vorliegenden Arbeit wurden im Rahmen einer vergleichenden Freilandstudie sieben Arten aus fünf Gattungen der Familie Asteraceae in verschiedenen Höhenstufen in Süddeutschland bearbeitet. Blühphänologie, morphologische Merkmale sowie bestäubungs- und reproduktionsbiologische Parameter waren Gegenstand der Untersuchung.

Ziel der Arbeit war es die unterschiedlichen Ausprägungen einzelner Arten in Abhängigkeit von Standortfaktoren vergleichend zu betrachten und zu differenzieren. Außerdem sollten die Bestäubungssyndrome aufgeklärt werden und dabei ermittelt werden, welche Faktoren limitierend auf die generative Fortpflanzung wirken.

Im Artvergleich zeigte sich eine Verzögerung des Blühbeginns mit zunehmender Höhenstufe. Entgegen den Erwartungen währte die Blühphase einzelner Capitula an alpinen Standorten am längsten.

Weder die Zungenblüten, noch die Capitula der untersuchten Populationen zeigten die erwartete Tendenz mit dem Höhengradient an Größe zuzunehmen. Es konnte jedoch eine Größenzunahme der Röhrenblüten beobachtet werden.

Mit Zunahme der Höhenstufe konnte ein Anstieg der Pollenkornmenge bei gleichzeitiger Abnahme der Pollenkorngröße beobachtet werden. Insgesamt nahmen sowohl die Pflanzengröße als auch die Biomasse mit ansteigender Höhenstufe ab. Innerhalb der collinen Standorte waren verzweigte Arten größer als unverzweigte Arten. Während die collinen und subalpinen Populationen den Hauptteil ihrer Biomasse in die oberirdische, vegetative Einheit (Stängel) investierten, wurde die Hauptbiomasse der Pflanzen alpiner Standorte durch die oberirdische, reproduktive Einheit (Capitula) repräsentiert.

Alle untersuchten Populationen wiesen durch die Farbkombination ihrer Capitula, ihre Blumenform und Blütensymmetrie die Attribute von Generalisten auf.

Die Ermittlung von Duftmalen mittels Neutralrotlösung ergab in allen Populationen eine deutliche Färbung der Pollenkörner. Teilweise färbten sich auch Antheren- und Kronblattspitzen.

Im Nektar aller Arten wurde Glucose und Fructose nachgewiesen, teilweise waren auch kleine Mengen von Saccharose vorhanden. Nur in den der Tribus Anthemideae zugehörigen Arten konnten noch weitere Zucker verifiziert werden.

Die Untersuchungen zum Samenansatz ergaben für die Pflanzen der alpinen Standorte zwar insgesamt den geringsten Reproduktionserfolg, jedoch war im Höhenstufenvergleich innerhalb der Arten keine direkte Abnahme des Samenansatzes mit steigender Höhenstufe zu verzeichnen.

Aufgrund der P/O-Rate ergab sich zunächst für alle untersuchten Populationen ein fakultativ xenogames bis rein xenogames Reproduktionssystem. Im Rahmen der Bestäubungsexperimente zeigten annuelle Populationen jedoch unter Ausschluss von Bestäubern die höchsten Reproduktionserfolge, was auf deren Fähigkeit zur autogamen bis apomiktischen Reproduktion schließen lässt. Dies steht in deutlichem Gegensatz zu den anhand der P/O-Rate ermittelten Ergebnissen. Perenne Populationen reproduzierten sich dagegen bei ausbleibendem Insektenbesuch nicht und wurden als rein entomophil eingestuft.

In den Bestäubungsversuchen mit manipulierten Capitula zeichnete sich generell ein geringerer Reproduktionserfolg ab als in den Versuchen, die mit intakten Individuen durchgeführt wurden. Dabei stellte sich heraus, dass sich insgesamt ein Vorhandensein von Zungenblüten stärker auf den Fruchtansatz auswirkt, als die Präsenz von Röhrenblüten. Dieser Effekt verstärkte sich außerdem bei zunehmender Höhe.

Des Weiteren wurde festgestellt, dass die Zungenblüten aller untersuchten Populationen fertil waren, mit Ausnahme von *Matricaria inodora*, deren Zungenblüten als steril eingestuft werden konnten.

Insgesamt war auf den Capitula aller Populationen ein breites Besucherspektrum zu beobachten. Jedoch nahm die Variabilität und die Anzahl an Besuchergruppen mit steigender Höhenstufe ab. Während die collinen Populationen hauptsächlich von Collembolen, Thysanopteren, Dipteren und Coleopteren angefliegen wurden, zeigte sich an den subalpinen Standorten neben Collembolen und Thysanopteren vor allem eine Dominanz von Vertretern der Brachycera (Diptera, überwiegend Syrphidae). Die Capitula alpiner Arten wurden fast ausschließlich von Dipteren besucht (Brachyceren, Musciden). Die zweitgrößte Besuchergruppe wurde durch Vertreter der Aphidina gebildet. Die angefertigten Besucherspektren ergaben, dass die untersuchten Arten hauptsächlich von Insekten besucht wurden, die als Opportunisten und Generalisten eingestuft werden.

Im alpinen Bereich war, entgegen der Erwartung, die größte Besucherfrequenz zu beobachten. Für die Besucherfrequenz in Abhängigkeit von der Tageszeit ließen sich hinsichtlich der Höhenstufen keine Tendenzen feststellen.

Insgesamt deuten die ermittelten Resultate darauf hin, dass die phänologischen und morphologischen Merkmale, die Ergebnisse der Blütenmanipulationen, die Besucherspektren sowie die Anzahl der Besuchergruppen bei den untersuchten Arten Abhängigkeiten in Bezug auf den jeweiligen Standort aufwiesen. Die Ausprägung der Attraktantien, die Besuchsfrequenzen auf den Capitula sowie der Reproduktionserfolg in Form des Samenansatzes deuteten dagegen darauf hin, nicht durch äußere Faktoren bedingt zu sein, sondern eine jeweils für die untersuchte Art spezifische Ausprägung zu zeigen. Zwar scheint demnach der Standort im Rahmen der Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie keine ausschlaggebende Rolle zu spielen, jedoch sollten die standortabhängigen Parameter stets in die Betrachtung miteinbezogen werden, da bei einer stärkeren Ausprägung der genannten Unterschiede ein Einfluss auf den Bestäubungs- und Reproduktionserfolg zu erwarten ist.

Zusätzlich zu einem tiefgreifenden vergleichenden Einblick in die Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie einiger Vertreter der Asteroideae konnte im Rahmen der vorliegenden Studie erstmals eine fundierte Aussage über die Schau- und Lockwirkung der Zungen- und Röhrenblüten dieser Arten getroffen werden. Dafür wurden in einem experimentellen Ansatz jeweils alle Zungen- oder Röhrenblüten eines Capitulum entfernt. Mit dieser Vorgehensweise konnte zudem die Fertilität von Zungenblüten getestet werden und eine Differenzierung der untersuchten Arten hinsichtlich dieses Merkmals erfolgen.

Beobachtungen an den Röhrenblüten von *Bellis perennis* deuten darauf hin, dass sich die Griffeläste dieser Art während der Fertilität nicht auswärts drehen. Dies führt zur Hypothese, dass Pollenkörner nur durch mechanischen Druck zwischen die Griffeläste an die rezeptiven Orte der Narbe gelangen. Dementsprechend kann eine effektive Bestäubung durch extrem kleine und leichte Blütenbesucher kaum erfolgen. Daraus ließe sich folgern, dass jedes blütenbesuchende Insekt, sofern es ein bestimmtes Mindestkörpergewicht besitzt, tatsächlich auch ein potentieller Bestäuber dieser entomophilen Art ist.

Die vorliegende Untersuchung macht deutlich, dass weitere experimentelle und deskriptive Arbeiten an dieser Gruppe vielversprechend sind, da hierdurch ebenso neue wie interessante Aspekte in der Reproduktionsbiologie dieser Pflanzen aufgedeckt werden dürften.



## **7. SUMMARY**

Written studies on the biology of pollination and reproduction are not often covered in any great detail. In only a few cases do they distinguish between particular features of the different species.

In this study seven species of five genera of the family Asteraceae were studied at different altitudes in Southern Germany. The phenology as well as morphological criteria and parameter such as pollination and reproduction were determined.

The aim of this study was to compare and distinguish between various attributes of the studied species and to establish any links based upon geographical locations. In addition a clarification of syndromes of pollination was carried out and the limiting factors in generative reproduction were determined.

When comparing the investigated species, the study observed a direct correlation between a delay of blossom with increased altitude. In contrast to expectations flowering periods lasted longest in alpine environments.

Neither ray florets nor whole capitula increased in size with higher altitudes. However, an increase in disc floret size could be observed. Also, whilst the amount of pollen per floret increased with altitude, so the size of pollen decreased at the same time.

Plant height also decreased with altitude. Within the lowland locations branched species were taller than unbranched species. While lowland and subalpine populations invested their main part of biomass into shoots, the main part of the biomass of alpine plants was located in capitula.

Because of combination of color, shape, and symmetry of capitula and florets all investigated populations are suggested to have generalistic flowers.

Floral odors were emitted by pollen of all investigated populations. Additionally in some populations odor emission by the tips of anthers and corolla lobes could be observed.

The nectar of all species showed a hexose dominance which is typical for plants showing a generalistic pollination syndrome. Main sugars were glucose and fructose. Only within the nectar of individuals belonging to the tribe Anthemideae some additional sugars could be detected.

Within the pollination experiments alpine plants had the lowest seed set. However, a direct decrease in the number of achenes with higher altitude could not be verified.

According to their p/o-ratio all investigated species proved to have a xenogamous breeding system. Thus, in contrast to the results of the p/o-ratio, annuals showed high reproductive success within the pollination experiments excluding pollinators and therefore pointing to autogamous or apomictic reproduction.

Perennials did not produce achenes without flower visitors. Therefore, they were classified to be strictly entomophilous. Within the pollination experiments manipulated capitula in general showed lower seed set than intact ones. Missing ray florets reflected lower seed set than missing disc florets. An increase of this feature with altitude was determined. The ray florets of all populations proved to be fertile, except of the ray florets of *Matricaria inodora*, which were found to be sterile.

The spectrum of flower visitors within the investigated populations showed high variability. The number of visitor groups decreased with altitude.

The main flower visitors within the lowland species were Collembola, Thysanoptera, Diptera, and Coleoptera. Subalpine plants were mainly visited by individuals of Brachycera (Diptera), particularly of the family Syrphidae. Alpine species were mainly visited by flies (Brachycera, Muscidae). All visitor groups are known to be fairly unspecialized pollinators.

In contrast to first expectations the highest frequency of visiting insects was observed at the alpine locations. Thus, within plant species a correlation of visitor frequency with altitude could not be found. Also, there were no hints for a relation between visiting frequency and day time.

This study showed further insight into the biology of pollination and reproduction of some species of Asteroideae. For the first time it was possible to give a conclusion about the attraction of ray and disc florets of these species. Respectively all florets were removed. This procedure also led to the clarification of ray florets fertility and the differentiation about this feature within the studied species.

Observations on the disc florets of *Bellis perennis* point towards the pronation of the style branches leading to the hypothesis, that pollen must be gently pushed in between the stigmatic cord onto receptive parts. Therefore an effective pollination by tiny insects is doubtful. This implicates that every single flower visitor, exhibiting a certain weight, in fact is a potential pollinator on this entomophilous species.

This study concludes that further experimental examinations of these species are auspicious because new and interesting aspects may be discovered within the biology of reproduction of these plants.

## **8. LITERATURVERZEICHNIS**

- AARSSSEN, L. W. (1995): Hyptheses for the evolution of apical dominance in plants: implications for the interpretation of overcompensation. – *Oikos* **74**: 149-156.
- AARSSSEN, L. W. (2000): Why are most selfers annuals? A new hypothesis for the fitness benefit of selfing. – *Oikos* **89**: 606-612.
- ABDUL-BAKI, A. A. (1992): Determination of pollen viability in tomatoes. – *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **117**: 473-476.
- AICHELE, D. & SCHWEGLER, H.-W. (1995): Die Blütenpflanzen Mitteleuropas. Band 4: Nachtschattengewächse bis Korbblütengewächse. – Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- ANANTHAKRISHNAN, T. N. (1982): Thrips and pollination biology. – *Curr. Sci.* **51**: 168-172.
- ANANTHAKRISHNAN, T. N. (1993): The role of thrips in pollination. – *Curr. Sci.* **65**: 262-264.
- ANDERSON, G. J.; BERNARDELLO, G.; STUESSY, T. F. & CRAWFORD, D. J. (2001): Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernández Islands. – *Amer. J. Bot.* **88**: 220-233.
- ANDERSSON, S. (1991): Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). – *Holarct. Ecol.* **14**: 186-191.
- ANDERSSON, S. (1996): Floral display and pollination success in *Senecio jacobaea* (Asteraceae): Interactive effects of head and corymb size. – *Amer. J. Bot.* **83**: 71-75.
- ANDERSSON, S. (1999): The cost of floral attractants in *Achillea ptarmica* (Asteraceae): Evidence from a ray removal experiment. – *Plant Biol.* **1**: 569-572.
- ANNADURAI, R. S. & VELAYUDHAN, R. (1986): Pollination potential of thrips (Insecta: Thysanoptera) in some fabaceous plants. – *Proc. Indian Acad. Sci. Anim. Sci.* **95**: 745-750.
- ARROYO, M. T. K.; ARMESTO, J. J. & VILLAGRAN, C. (1981): Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. – *J. Ecol.* **69**: 205-223.
- ARROYO, M. T. K.; PRIMACK, R. & ARMESTO, J. J. (1982): Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. – *Amer. J. Bot.* **69**: 82-97.
- ARROYO, M. T. K.; ARMESTO, J. J. & PRIMACK, R. (1985): Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. – *Plant Syst. Evol.* **149**: 187-203.
- ASKER, S. E. & JERLING, L. (1992): *Apomixis in Plants*. – CRC Press, Boca Raton, FL.
- AYASSE, M.; SCHIESTL, F. P.; PAULUS, H. F.; LÖFSTEDT, 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**: 1995-2006.
- AZUMA, H.; TOYOTA, M. & ASAKAWA, Y. (2001): Intraspecific variation of floral scent chemistry in *Magnolia kobus* DC. (Magnoliaceae). – *J. Plant Res.* **114**: 411-422.
- BAAGØE, J. (1978): Taxonomical application of ligule microcharacters in Compositae. II: Arctotideae, Astereae, Calenduleae, Eremothamneae, Inuleae, Liabeae, Mutisieae, and Senecioneae. – *Bot. Tidsskr.* **72**: 125-147.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. (1979): Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. – *Amer. J. Bot.* **66**: 591-600.
- BAKER, H. G. & I. BAKER (1983): Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. – In: JONES, C. E. & J. LITTLE [eds.]: *Handbook of Experimental Pollination*, pp. 117-141, Von Nostrand, New York.

- BAKER, J. D. & CRUDEN, R. W. (1991): Thrips mediated self-pollination of two facultatively xenogamous wetland species. – *Amer. J. Bot.* **78**: 959-963.
- BEATTIE, A. J.; TURNBULL, C. L.; KNOX, R. B. & WILLIAMS, E. (1984): Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. – *Amer. J. Bot.* **71**: 421-426.
- BELL, G. (1985): On the function of flowers. – *Proc. R. Soc. Lond. B.* **224**: 223-265.
- BELLMANN, H. (1995): Bienen, Wespen, Ameisen. – Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- BENSON, L. (1957): Plant classification. – Heath & Co., Boston.
- BERRY, P. E. & CALVO, R. N. (1989): Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). – *Amer. J. Bot.* **76**: 1602-1614.
- BERTIN, R. I. & KERWIN, M. A. (1998): Floral sex ratios and gynomonocy in *Aster* (Asteraceae). – *Amer. J. Bot.* **85**: 235-244.
- BINGHAM, R. A. (1998): Efficient pollination of alpine plants. – *Nature* **391**: 238.
- BITTEROLF, M. (2000): Vegetationskundliche Untersuchungen im Allgäu (Thalkirchdorf) und die praktische Umsetzung (Erlebniswanderweg Hündle-Schwandalpe) – Diplomarbeit, Univ. Ulm.
- BLIONIS, G. J.; HALLEY, J. M. & VOKOU, D. (2001): Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olympos, Greece. – *Ecography* **24**: 696-702.
- BLISS, L. C. (1962): Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. – *Arctic* **15**: 117-144.
- BLISS, L. C. (1985): Alpine. – In: CHABOT, B. F. & MOONEY, H. A. [eds.]: *Physiological Ecology of North American Plant Communities*, pp. 41-65, Chapman and Hall, New York.
- BOCQUET, G. (1968): Cléistogamie et évolution chez les *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Boquet (Caryophyllaceae). – *Candollea* **23**: 67-80.
- BOPP, S. (2003): Parasitismus oder Symbiose? Beziehungen zwischen einem parasitischen Bestäuber (*Hadena bicruris* HUFN., Lepidoptera: Noctuidae) und seinen Wirtspflanzen (*Silene*-Arten, Caryophyllaceae). – *Zoologica* **152**: 1-140.
- BRAY, J. R. & CURTIS, C. T. (1957): An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. – *Ecol. Monogr.* **27**: 325-349.
- BREMER, K. (1994): Asteraceae – Cladistics & Classification. – Timber Press, Portland, Oregon.
- BREMER, K. & HUMPHRIES, C. J. (1993): Generic monograph of the Asteraceae – Anthemidae. – *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Bot.)* **23**: 71-177.
- BRODY, A. K. & MITCHELL, R. J. (1997): Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. – *Oecologia* **110**: 86-93.
- BUCKLEY, R. C. (1982): Ant-plant interactions: a world review. – In: BUCKLEY R. C. [ed.]: *Ant-plant interactions in Australia*, pp. 111-142, Junk, The Hague.
- BURR, B. & BARTHOLOTT, W. (1993): Untersuchungen zur Ultraviolettreflektion von Angiospermenblüten II. – *Akad. Wissensch. Lit., Mainz. Franz Steiner, Stuttgart*.
- BURTT, B. L. (1961): Compositae and the study of functional evolution. – *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb.* **39**: 216-232.
- CASSINI, A. H. G. (1826): *Opuscules phytologiques*. Vol. 1 – F. G. Levrault, Paris.
- CASSINI, A. H. G. (1834): *Opuscules phytologiques*. Vol. 3 – F. G. Levrault, Paris.
- CASSINI, A. H. G. (1975): Cassini on Compositae. Collected from the *Dictionnaire des Sciences Naturelles* (1816-1830) and arranged with an introduction and an index by R. M. King and H. W. Dawson. Bd. 1-3. – Oriole Edit., New York.
- CHARPENTIER, R. (1985): Host plant selection by the pollen beetle *Meligethes aeneus*. – *Entomol. Exp. Appl.* **38**: 277-285.

- CHINERY, M. (1986): Pareys Buch der Insekten. 2. Aufl. – Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- CHITTKA, L., SHMIDA, A., TROJE, N. & MENZEL, R. (1994): Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. – *Vision Res.* **34**: 1489-1508.
- CHITTKA, L., GUMBERT, A. & KUNZE, J. (1997): Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. – *Behav. Ecol.* **8**: 239-249.
- CHMIELEWSKI, J. G. (1999): Consequences of achene biomass, within achene allocation patterns, and pappus on germination in ray and disc achenes of *Aster umbellatus* var. *umbellatus* (Asteraceae). – *Can. J. Bot.* **77**: 426-433.
- CHRIST, K.-D. (2004): Die Blütenökologie der Krautschicht naturnaher Wälder in der Umgebung von Ulm, Süddeutschland. Phänologie des Blühens, Phänologie der Samen- und Fruchtbildung, Besucherspektren, Nektarinhaltsstoffe und Farbreflexionsspektren von Blüten. – Dissertation, Univ. Ulm.
- COLOSI, J. C. & CAVERS, P. B. (1984): Pollination affects percent biomass allocated to reproduction in *Silene vulgaris* (Bladder Campion). – *Amer. Nat.* **124**: 299-306.
- CONNER, J. K. & RUSH, S. (1996): Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. – *Oecologia* **105**: 509-516.
- CROWSON, R. A. (1988): Meligethinae as possible pollinators (Coleoptera: Nitidulidae). – *Entomol. Gener.* **14**: 61-62.
- CRUDEN, R. W. (1977): Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. – *Evolution* **31**: 32-46.
- DARWIN, C. (1876): The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom. – John Murray, London.
- DAUMER, K. (1958): Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. – *Z. Vgl. Physiol.* **41**: 49-110.
- DELISLE, A. L. (1954): Experiments on the relative production of fertile achenes by ray and disc florets in some Asteraceae. – *Proc. Indian Acad. Sci. Plant Sci.* **63**: 64.
- DINKEL, T. & LUNAU, K. (2001): How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use floral guides to locate food sources. – *J. Insect Physiol.* **47**: 1111-1118.
- DOBSON, H. E. M. (1987): Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. – *Oecologia* **72**: 618-623.
- DOBSON, H. E. M. (1994): Floral volatiles in insect biology. In: BERNAYS, E. A. [ed.]: *Insect Plant Interactions*, Vol. V. – CRC Press, Boca Raton, 47-81.
- DOBSON, H. E. M.; GROTH, I. & BERGSTRÖM, G. (1996): Pollen advertisement: chemical contrasts between whole-flower and pollen odors. – *Amer. J. Bot.* **83**: 877-885.
- DOBSON, H. E. M. & BERGSTRÖM, G. (2000): The ecology and evolution of pollen odors. – *Plant Syst. Evol.* **222**: 63-87.
- DONNELLY, S. E.; LORTIE, C. J. & AARSSSEN, L. W. (1999): Consequences of achene biomass, within achene allocation patterns, and pappus on germination in ray and disc achenes of *Aster umbellatus* var. *umbellatus* (Asteraceae). – *Can. J. Bot.* **77**: 426-433.
- ELBERLING, H. & OLESEN, J. M. (1999): The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. – *Ecography* **22**: 314-323.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. – Ulmer, Stuttgart.
- ENGLER, A. (1897): Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten. IV. Teil, Abteilung 4 und 5. – Engelmann, Leipzig.
- ERHARDT, A. (1993): Pollination of the edelweiss, *Leontopodium alpinum*. – *Bot. J. Linn. Soc.* **111**: 229-240.

- FABBRO, T. & KÖRNER, C. (2004): Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. – *Flora* **199**: 70-81.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1979): *The Principles of Pollination Ecology*. 3. Aufl. – Pergamon Press, Oxford.
- FEDOROV, A. (1969): *Chromosome Numbers of Flowering Plants*. – Nauka, Leningrad.
- FENNER, M.; CRESSWELL, J. E.; HURLEY, R. A. & BALDWIN, T. (2002): Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. – *Oecologia* **130**: 72-77.
- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R. & THOMSON, J. D. (2004): Pollination syndromes and floral specialization. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**: 375-403.
- FEUER, S. & TOMB, A. S. (1977): Pollen morphology and detailed structure of family Compositae, tribe Cichorieae, II. Subtribe Microseridinae. – *Amer. J. Bot.* **64**: 230-245.
- GALEN, C. & PLOWRIGHT, R. C. (1985): The effects of nectar level and flower development on pollen carry-over in inflorescences of fireweed (*Epilobium angustifolium*) (Onagraceae). – *Can. J. Bot.* **63**: 488-491.
- GAUS, W. & HÖGEL, J. (2002): Konfirmatorisches – orientierendes Testen / Multiples Testen. – *Merkbl. Biomath. Humanmed., Abt. Biometr. & Med. Dok., Univ. Ulm*.
- GOETHE, J. W. (1790): *Die Metamorphose der Pflanzen*. – Acta humaniora der Verlag Chemie GmbH, Weinheim (Faksimile 1984).
- GOETHE, J. W. (1791/92): *Schriften zur Farbenlehre I und II. Frühe Schriften und Studien Publizierte und Nachgelassenes 1787-1797*. – Phaidon, Stuttgart.
- GÓMEZ, J. M. (2000): Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. – *Oecologia* **122**: 90-97.
- GÓMEZ, J. M. & ZAMORA, R. (1992): Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. – *Oecologia* **91**: 410-418.
- GOTTSBERGER, G. (1988): The reproductive biology of primitive angiosperms. – *Taxon* **37**: 630-643.
- GOTTSBERGER, G. (1999): Bestäubungsbiologie altertümlicher Bedecktsamer (Angiospermen). – *Kleine Senckenberg-Reihe* **33**: 118-124.
- GOULSON, D. & CORY, J. S. (1993): Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined butterfly *Pieris napi*. – *Ecol. Entomol.* **18**: 315-320.
- GOULSON, D.; HAWSON, S. A. & STOUT, J. C. (1998): Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecific or by other bumblebee species. – *Anim. Behav.* **55**: 199-206.
- GRAU, J. (1977): Asteraceae-systematic review. – In: HEYWOOD, V. H.; HARBORNE, J. B. & B. L. TURNER (eds.): *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Vol. 1, pp. 539-565, Academic Press, London.
- GRAUMANN, S. (1987): *Reproduktionsbiologie einheimischer Senecio-Arten*. – Diplomarbeit, Justus-Liebig- Univ., Giessen.
- GREGER, H. (1977): Anthemideae-chemical review. – In: HEYWOOD, V. H.; HARBORNE, J. B. & B. L. TURNER [eds.]: *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Vol. 1, pp. 899-941, Academic Press, London.
- GREISSL, R. (1989): Bestimmung der Vitalität einfacher und zusammengesetzter Pollenkörner mittels Kontrast-Fluoreszenz. – *Leitz-Mitt.* **IV**: 180-184.
- GRIME, J. P.; HODGSON, J. G. & HUNT, R. (1988): *Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species*. – Unwin Hyman Ltd, London.
- GRINFELD, E. K. (1962): Feeding of thrips on the pollen of flowers and the origin of asymmetry in their mouthparts. – *Entomol. Rev.* **38**: 715-720.
- GROSSNIKLAKUS, U.; NOGLER, G. A. & van Dijk, P. J. (2001): How to avoid Sex. The genetic control of gametophytic apomixis. – *Plant Cell* **13**: 1491-1498.

- GUERRANT, E. O. (1989): Early maturity, small flowers and autogamy: a developmental connection? – In: BOCK, J. H. & Y. B. LINHART [eds]: The Evolutionary Ecology of Plants, pp. 61-88, Westview Press, Boulder, Colorado.
- HARDER, L. D.; THOMSON, J. D.; CRUZAN, M. B. & UNNASCH, R. S. (1985): Sexual reproduction and variation in floral morphology in an ephemeral lily, *Erythronium americanum*. – *Oecologia* **67**: 286-291.
- HARDIE, R. C. (1979): Electrophysiological analysis of fly retina. – *J. Comp. Physiol.* **129**: 19-33.
- HERRERA, C. M. (1996): Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. – In: LLOYD, D. G. & BARRETT, S. C. H. [eds.]: Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants pp. 65-87, Chapman & Hall, New York.
- HERRERA, J. (2005): Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats. – *Ann. Bot.* **95**: 431-437. [online] URL: <http://www.aob.oupjournals.org>
- HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. (1970): Evaluation of pollen viability by enzymatically induced fluorescence. Intracellular hydrolysis of fluorescein diacetate. – *Stain Technol.* **45**: 115-120.
- HESLOP-HARRISON, J., HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K. R. (1984): The evaluation of pollen quality, and a further appraisal of the fluorochromatic (FCR) test procedure. – *Theor. Appl. Genet.* **67**: 367-375.
- HEß, D. (1990): Die Blüte. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- HESSE, M. (1979): Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Sippen der Oleaceae, Scrophulariaceae, Plantaginaceae und Asteraceae. – *Plant Syst. Evol.* **132**: 107-139.
- HEYN, C. C. & SNIR, S. (1986): Selfing and pollen allocation in some Asteraceae. – *Proc. R. Soc. Edinb.* **89B**: 181-192.
- HEYWOOD, V. H. (1975): *Leucanthemopsis* (Giroux) Heywood – A new genus of the Compositae - Anthemideae. – *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* **32**: 175-187.
- HILLIGARDT, M. (1993): Durchsetzungs- und Reproduktionsstrategien bei *Trifolium pallescens* SCHREB. und *Trifolium thalii* VILL. – *Ecology* **71**: 536-547. – *Flora* **188**: 93-116.
- HINGSTON, A. B. & McQUILLAN, P. B. (2000): Are pollinator syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? – *Aust. Ecol.* **25**: 600-609.
- HOCKING, B. (1968): Insect-flower associations in the high Arctic with special reference to nectar. – *Oikos* **19**: 359-387.
- HOFFMANN, O. (1897): Compositae. – In: ENGLER, A. & PRANTL, K. [eds.]: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil IV, Abt. 5, pp. 87-387, Engelmann, Leipzig.
- HOLSINGER, K. E. (2000): Reproductive systems and evolution in vascular plants. – *Colloquium. PNAS* **97**: 7037-7042.
- HOWELL, G. J.; SLATER, A. T. & KNOX, R. B. (1993): Secondary pollen presentation in Angiosperms and its biological significance. – *Aust. J. Bot.* **41**: 417-438.
- INGRAM, R. & TAYLOR, L. (1982): The genetic control of a non-radiate condition in *Senecio squalidus* L. and some observations on the role of ray florets in the Compositae. – *New. Phytol.* **91**: 749-756.
- ISHIKAWA, Y.; TANAKA, S.; MATSUMOTO, Y.; YAMASHITA, K.; YOSHIDA, M. & SHIRAI, E. (1985): Color preference of the onion fly, *Hylemya antiqua* MEIGEN (Diptera: Anthomyiidae) with reference to ultraviolet reflection. – *Appl. Entomol. Zool.* **20**: 20-26.
- JANSEN, R. K. & PALMER, J. D. (1987): A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **84**: 5818-5822.
- JONES, A. G. (1976): Observations of the shape and exposure of style branches in the Astereae (Compositae). – *Amer. J. Bot.* **63**: 259-262.

- KADEREIT, W. J. (2002): Evolution und Systematik. – In: SITTE, P.; WEILER, E. W.; KADEREIT, J. W.; BRESINKSY, A. & C. KÖRNER [eds.]: Strasburger. Lehrbuch der Botanik, 35. Aufl., Spektrum Akad., Heidelberg, Berlin.
- KEARNS, C. A. (2001): North American dipteran pollinators: assessing their value and conservation status. – *Conserv. Ecol.* **5** (1): 5 [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art5/>
- KEARNS, C. A. & INOUE, D. W. (1993): Techniques for Pollination Biologists. – Univ. Press of Colorado, Niwot.
- KEARNS, C. A. & INOUE, D. W. (1994): Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). – *Amer. J. Bot.* **8**: 1091-1095.
- KELBER, A. (1997): Innate preferences for flower features in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. – *J. Exp. Biol.* **200**: 827-836.
- KERNER, A. v. MARILAUN (1891): Pflanzenleben. II. Band. Teil 1: Ranunculaceae – Compositae. – Bibliograph. Inst., Wien, Leipzig.
- KEVAN, P. G. (1970): High arctic insect flower relations: the interrelationships of arthropods and flowers at Lake Hazen, Ellesmere Island, N. W. T., Canada. – Ph. D. thesis, Univ. of Alberta.
- KEVAN, P. G. (1973): Flowers, insects and pollination ecology in the Canadian high Arctic. – *Polar Rec.* **16**: 667-674.
- KEVAN, P. G. (1975): Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. – *Science* **189**: 723-726.
- KEVAN, P. G. (1983): Floral colours through the insect eye: what they are and what they mean. In: JONES, C. E. & LITTLE, R. J. [eds.]: Handbook of Experimental Pollination Biology. – Scientific and Academic Editions, Van Nostrand Reinhold Comp., New York.
- KEVAN, P. G. (1989): Thermoregulation in arctic insects and flowers: adaptation and co-adaptation in behaviour, anatomy, and physiology. – *Thermal physiology* **1**: 747-753.
- KEVAN, P.G. 1989. Thermoregulation in arctic insects and flowers: Adaptation had co-adaptation in behaviour, anatomy, and physiology. – In: J.B. Mercer (Ed.). Thermal Physiology 1989. Proceedings of the International Symposium on Thermal Physiology, Tromsø, Norway, 16-21 July 1989, pp. 747-754, Excerpta Medica, Elsevier Science Publishers B.V., The Netherlands.
- KEVAN, P. G. & BAKER, H. G. (1983): Insects as flower visitors and pollinators. – *Annu. Rev. Entomol.* **28**: 407-453.
- KEVAN, P. G.; GIURFA, M. & CHITTKA, L. (1996): Why are there so many and so few white flowers? – *Trends Plant Sci.* **1**: 280-284.
- KIRK, W. D. J. (1984a): Ecologically selective coloured traps. – *Ecol. Entomol.* **9**: 35-41.
- KIRK, W. D. J. (1984b): Ecological studies on *Thrips imaginis* BAGNALL (Thysanoptera) in flowers of *Echium plantagineum* L. in Australia. – *Aust. J. Ecol.* **9**: 9-18.
- KIRK, W. D. J. (1985): Effect of some floral scents on host finding by thrips (Insecta: Thysanoptera). – *J. Chem. Ecol.* **11**: 35-43.
- KIRK, W. D. J. (1997): Feeding. – In: LEWIS, T. [ed.]: Thrips as Crop Pests, pp. 119-174, CAB Intern., Wallingford.
- KNOBLOCH, I. W. (1959): A preliminary estimate of the importance of hybridization in speciation. – *Bull. Torrey Bot. Club* **86**: 296-299.
- KNOLL, F. (1922): Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren: III. Lichtsinn und Blumenbesuch des Falters von *Macroglossum stellatarum*. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* **12**: 123-377.
- KNUDSEN, J. T. (1987): Biology of Danish Pyrolaceae with Special Reference to Pollination and Breeding systems. – Dissertation, Univ. of Aarhus.
- KNUDSON, R. M. (1981): Flowers that make heat while the sun shines. – *Nat. Hist.* **90**: 75-80.



- KNUTH, P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie. Unter Zugrundelegung von Hermann MÜLLERS Werk: "Die Befruchtung der Blumen durch Insekten". II. Band, 1. Teil: Ranunculaceae bis Compositae. – Engelmann, Leipzig.
- KÖHLER, F. (1998): Zur Bestandssituation an Ackerunkräutern lebender Blatt- und Rüsselkäfer in Deutschland (Coleoptera, Chrysomelidae, Curculionidae s.l.). – Schriftenreihe der LPP **6**: 243-254.
- KÖRNER, C. (1999): Alpine Plant Life. – Springer, Berlin.
- KORNERUP, A. & WANSCHER, J. H. (1981): Taschenlexikon der Farben. 3. Aufl. – Muster-Schmidt, Zürich, Göttingen.
- KRAUSE, E. H. L. (1905): J. Sturms Flora von Deutschland in Abbildungen nach der Natur. 2. Aufl., 13. Band, Haufenblütige, Aggregatae, Erste Hälfte. – Lutz, Stuttgart.
- KUDO, G. (1995): Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramosa* (Ranunculaceae). – *Oikos* **11**: 14-20.
- KUGLER, H. (1932a): Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln III. – *Planta* **16**: 279-298.
- KUGLER, H. (1932b): Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln IV. Der Duft als chemischer Nahfaktor bei duftenden und "duftlosen" Blüten. – *Planta* **16**: 534-553.
- KUGLER, H. (1943): Hummeln als Blumenbesucher. Ein Beitrag zur experimentellen Blumenökologie. – *Ergeb. Biol.* **19**: 143-323.
- KUGLER, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlammfliege (*Eristalomyia tenax*). – *Z. Vgl. Physiol.* **32**: 328-347.
- KUGLER, H. (1960): Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. – *Naturwiss. Rundsch.* **4**: 130-133.
- KUGLER, H. (1963): UV-Musterung auf Blüten und ihr Zustandekommen. – *Planta* **59**: 296-329.
- KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. – Gustav Fischer, Stuttgart.
- LACK, H.-W. (1975): Die Gattung *Picris* L., *sensu lato*, im ostmediterran-westasiatischen Raum. – Dissertation, (no. 116), Univ. Wien.
- LADD, P. G. (1994): Pollen presenters in the flowering plants - form and function. – *Bot. J. Linn. Soc.* **115**: 165-195.
- LARCHER, W. (1980): Klimastreß im Gebirge – Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen. – Vortrag. Rhein.-Westf. Akad. d. Wiss. Vortr. Nr. **291**: 49-80.
- LARSON, B. M. H.; KEVAN, P. G. & INOUE, D. W. (2001): Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. – *Can. Entomol.* **133**: 439-465.
- LAUBNER, K. & WAGNER, G. (1996a): Flora Helvetica. – Paul Haupt, Wien.
- LAUBNER, K. & WAGNER, G. (1996b): Bestimmungsschlüssel zur Flora Helvetica. – Paul Haupt, Wien.
- LEINS, P. (1973): Pollensystematische Studien an Inuleen. I. Tarchonanthisae, Plucheinae, Inulinae, Bupthalthinae. II. Filagininae. – *Bot. Jahrb. Syst.* **93**: 603-611.
- LEINS, P. (1991): Blumenbestäubung durch Tiere - Bemerkungen zur Fremd- und Eigenbestäubung sowie zur Pollenportionierung. – *Heidelb. Jahrb.* **35**: 133-154.
- LEINS, P. (2000): Blüte und Frucht. – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- LEINS, P. & ERBAR, C. (1990): On the mechanisms of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales complex. – *Bot. Acta* **103**: 87-90.
- LEPPIK, E. E. (1955): How bees recognize numbers and size. – Pre-Publication Print. Am. Bee J. Hamilton, Illinois.
- LEPPIK, E. E. (1970): Evolutionary differentiation of the flower head of the Compositae II. – *Ann. Bot. Fenn.* **7**: 325-352.
- LEPPIK, E. E. (1977): The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. – In: HEYWOOD, V. H.; HARBORNE, J. B. & B. L. TURNER [eds.]: *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Vol. 1, pp. 61-90, Academic Press, London.

- Linné, C. v. (1735): Systema Naturae. – Leiden, Holland.
- LUNAU, K. (1987): Zur Bedeutung optischer Signale beim Blütenbesuch von Schwebfliegen - Experimente mit *Eristalis pertinax* SCOPOLI (Diptera, Syrphidae). – Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. **5**: 31-35.
- LUNAU, K. (1988): Angeborenes und erlerntes Verhalten beim Blütenbesuch von Schwebfliegen – Attrappenversuche mit *Eristalis pertinax* (SCOPOLI) (Diptera, Syrphidae). – Zool. Jb. Physiol. **92**: 487-499.
- LUNAU, K. & WACHT, S. (1994): Optical releasers of the innate proboscis extension in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). – J. Comp. Physiol. A. **174**: 575-579.
- LUNAU, K. & MAIER, E. J. (1995): Innate colour preferences of flower visitors. – J. Comp. Physiol. A. **177**: 1-19.
- LUNAU, K. & WACHT, S. (1997): Angeborene Blütenerkennung bei der Schwebfliege *Eristalis tenax* L. – Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. **11**: 481-484.
- LUZAR, N. (1996): Erwärmung von Blüten durch Sonneneinstrahlung und Blütenbiologie hochalpiner Pflanzen. – Diplomarbeit. Bot. Inst. I, Justus-Liebig-Univ., Gießen.
- LUZAR, N. & GOTTSBERGER, G. (2001): Flower heliotropism and floral heating of five alpine plant species and the effect on flower visiting in *Ranunculus montanus*, in the Austrian Alps. – Arc. Antarct. Alp. Res. **33**: 93-99.
- MAGURRAN, A. E. (1988): Ecological Diversity and its Measurement. – Princeton Univ. Press, New Jersey.
- MALO, J. E. & BAONZA, J. (2002): Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). – Divers. Distrib. **8**: 365-371.
- MANI, M. S. (1962): Introduction to High Altitude Entomology: insect life above timberline in the northwestern Himalayas. – Methuen, London.
- MANI, M. S. & SARAVANAN, J. M. (1999): Pollination Ecology and Evolution in Compositae (Asteraceae). – Science Publishers, New Hampshire.
- MARSDEN-JONES, F. L. S. (1933): *Ranunculus ficaria* LINN.: life-history and pollination. – J. Linn. Soc. London, Bot. **50**: 39-55.
- MAYER, E. (1997): Untersuchungen von Pollenvitalität und Pollenschlauchwachstum an Caryophyllaceae. – Diplomarbeit, Univ. Ulm.
- MAYER, E. (2003): Vergleichende Untersuchungen zur Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie mitteleuropäischer *Alsinoideae*-Arten (Caryophyllaceae). – Dissertation, Univ. Ulm.
- MAYER, E. & GOTTSBERGER, G. (2002): Die Auswirkung von Ameisen auf den Reproduktionserfolg des Quendelblättrigen Sandkrautes (*Arenaria serpyllifolia*, Caryophyllaceae). – Bot. Jahrb. Syst. **124**: 31-47.
- MCCALL, C. M. (1986): Plant reproductive ecology at community and population levels: a comparative study in three communities. – Ph. D. thesis, Boston Univ.
- MCDADE, L. A. & DAVIDAR, P. (1984): Determinants of fruit and seed set in *Pavonia dasypetala* (Malvaceae). – Oecologia **64**: 61-67.
- MENZEL, R. (1990): Color vision in flower visiting insects. – Inst. Neurobiol. FU Berlin. Broschüre des Internat. Büros der Kernforschungsanlage, Jülich. 3-16.
- MENZEL, R. & SHMIDA, A. (1989): Ecological aspects of UV flower color in relation to insect pollinators. – Manuscript.
- MIDGLEY, J. J. & JOHNSON, S. D. (1998): Some pollinators do not prefer symmetrically marked or shaped daisy (Asteraceae) flowers. – Evol. Ecol. **12**: 123-126.
- MITICH, L. W. (2000): Oxeye Daisy (*Chrysanthemum leucanthemum* L.), the White-Flowered Gold Flower. – Weed Technol. **14**: 659-662.

- MOLAU, U. (1993): Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. – *Arct. Alp. Res.* **25**:391-402.
- MÖLGAARD, P. (1989): Temperature relations of yellow and white flowered *Papaver radicum* in north Greenland. – *Arct. Alp. Res.* **21**: 83-90.
- MØLLER, A. P. & ERIKSSON, M. (1995): Pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. – *Oikos* **73**: 15-22.
- MÜLLER, A. (1973): Der Duft der Pflanzen. – *Riechstoffe, Aromen, Körperpflegemittel* **6**: 180-183.
- MÜLLER, H. (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. – Engelmann, Leipzig.
- MÜLLER, H. (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. – Engelmann, Leipzig.
- MÜLLER, J. (1979): Form and function in angiosperm pollen. – *Ann. Mo. Bot. Gard.* **66**: 593-632.
- NAMURA-OCHALSKA, A. (1988): Recession of *Tussilago farfara* L. population from the agrocenosis as a result of cultivation abandonment: I. Effect of fallowing on population dynamics. – *Acta Soc. Bot. Pol.* **57**: 371-386.
- NAMURA-OCHALSKA, A. (1993a): Expansion of *Tussilago farfara* L. in disturbed environments: I. Population renewal under conditions of plant cover destruction. – *Acta Soc. Bot. Pol.* **62**: 75-81.
- NAMURA-OCHALSKA, A. (1993b): Expansion of *Tussilago farfara* L. in disturbed environments: II. Populations reaction to simulated cultivation. – *Acta Soc. Bot. Pol.* **62**: 83-89.
- NAMURA-OCHALSKA, A. (1993c): Expansion of *Tussilago farfara* L. in disturbed environments: III. Successful colonization and the properties of individuals. – *Acta Soc. Bot. Pol.* **62**: 91-99.
- NETTACOURT, D. DE (1977): *Incompatibility in Angiosperms*. – Springer, Berlin.
- NEUNER, G.; BUCHNER, O. & BRAUN V. (2000): Short-Term changes in heat tolerance in the Alpine cushion plant *Silene acaulis* ssp. *Excapa* [All.] J. Braun at different altitudes. – *Plant. biol.* **2**: 677-683.
- NICOLSON, S. W. (1995): Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). – *Funct. Ecol.* **9**: 584-588.
- NIELSEN, L. R.; PHILIPP, M.; ANDERSEN, H. & H. R. SIEGISMUND (2000): Breeding system of *Scalesia divisa* ANDERSSON, an endemic Asteraceae from the Galápagos Islands. – *Skrifter, Det. Norske Videnskaps-Akademi, I. Mat. Naturv. Klasse, Ny Serie* **39**: 127-138.
- OBERDORFER, E. (1977): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil I., 2. Aufl. – Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- OBERDORFER, E. (1983): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil III., 2. Aufl. – Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- OBERDORFER, E. (1994): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. 7. Aufl. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- OLSON, B. O. & WALLANDER, R. T. I. (1999): Oxeye Daisy. – In: SHELEY, R. L. & PETROFF, J. K. [eds.]: *Biology and management of noxious ragland weeds*, pp. 282-289, Oregon State Univ. Press, Corvallis.
- PANJE, R. R. & SRINIVASAN, K. (1959): Studies in *Saccharum spontaneum*. The flowering behaviour of latitudinally displaces populations. – *Bot. Gaz.* **120**: 193-202.
- PEAKALL, R.; HANDEL, S. N. & BEATTIE A. J. (1991): The evidence for, and importance of ant pollination. – In: HUXLEY C. R.; CUTLER, D. F. [eds.]: *Ant-plant Interactions*, pp. 421-428, Oxford Univ. Press, Oxford.
- PERCIVAL, M. S. (1961): Types of nectar in angiosperms. – *New Phytol.* **60**: 235-281.
- PHILIPSON, W. R. (1946): Studies in the development of the inflorescence. I. The Capitulum of *Bellis perennis* L. – *Ann. Bot. (London)* **39**: 257-270.
- PONT, A. C. (1993): Observations on anthophilous Muscidae and other Diptera (Insecta) in Abisko National Park, Sweden. – *J. Nat. Hist.* **27**: 631-643.

- PRACH, K. & WADE, P. M. (1992): Population characteristics of expansive perennial herbs. – *Preslia* **64**: 45-51.
- PRIMACK, R. B. (1983): Insect pollination in the New Zealand mountain flora. – *New Zealand J. Bot.* **21**: 317-333.
- PRIMACK, R. B. (1985): Longevity of individual flowers. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 15-37.
- PROCTOR, M. & YEO, P. (1973): *The pollination of flowers.* – Collins, London.
- PROCTOR, M.; YEO, P. & LACK, A. (1996): *The Natural History of Pollination.* – Timber Press, Portland, Oregon.
- PROKSCH, P. (1985): Vorkommen und biologische Bedeutung von Benzopyranen (Chromenen) und Benzofuranen in den Asteraceae. – *Plant Syst. Evol.* **150**: 89-100.
- PROKSCH, P. & RODRIGUEZ, E. (1983): Chromenes and benzofurans of the Asteraceae, their chemistry and biological significance. – *Phytochemistry* **22**: 2335-2348.
- PUTERBAUGH, M. N. (1998): The roles of ants as flower visitors: experimental analysis in three alpine plant species. – *Oikos* **83**: 36-46.
- REAL, L. A. (1981): Uncertainty and pollinator-plant interactions: The foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. – *Ecology* **62**: 20-26.
- REISIGL, H. & KELLER, R. (1987): *Alpenpflanzen im Lebensraum. Alpine Rasen Schutt- und Felsvegetation.* – Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- RICHARDS, A. J. (2003): Apomixis in flowering plants: an overview. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **358**: 1085-1093.
- RICO-GRAY, V. (1989): The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. – *Biol. J. Linn. Soc.* **38**: 173-181.
- ROBERTSON, C. R. (1895): The philosophy of flower seasons, and the phaenological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect fauna. – *Amer. Nat.* **29**: 97-117.
- SCHAEFFER, M. (1994): *Brohmer, Fauna von Deutschland.* 19. Aufl. – Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- SCHEMSKE, D. W.; WILLSON, M. F.; MELAMPY, M. N.; MILLER, L. J.; VERNER, L.; SCHEMSKE, K. M. & BEST, L. B. (1978): Flowering ecology of some spring woodland herbs. – *Ecology* **59**: 351-366.
- SCHMEIL, O. & FITSCHEN, J. (1993): *Flora von Deutschland.* Bearbeitet von K. SENGHAS & S. SEYBOLD. – Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- SCHMIDT, B. (1998): Saccharid- und Aminosäurekomposition floralen Nektars in Abhängigkeit endogener und exogener Einflüsse. – Logos, Berlin.
- SCHNELLE, F. (1955): *Pflanzen-Phänologie.* – Akad. Verlagsges., Leipzig.
- SCHUBERT, R. & VENT, W. (1994): *Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland, Bd. 4, Gefäßpflanzen: Kritischer Band.* – Akad. Verlag, Heidelberg, Berlin.
- SCHWERDTFEGGER M. (1991): *Blütenökologische Untersuchungen ausgewählter Compositae in Griechenland.* – Diplomarbeit, Univ. Göttingen.
- SEAMAN, F. C. (1982): Sesquiterpene lactones as taxonomic characters in the Asteraceae – *Bot. Rev.* **48**: 121-595.
- SEBALD, O.; SEYBOLD, S.; PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (1996): *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 6: Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Asteridae) Valerianaceae bis Asteraceae.* – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SEYBOLD, S. & MÜLLER, T. (1972): Beitrag zur Kenntnis der Schwarznessel (*Ballota nigra* agg.) und ihre Vergesellschaftung. – Veröffentl. Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg. Ludwigsburg **40**: 51-126.
- SHELDON, J. C. & BURROWS, F. M. (1973): The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection. – *New Phytol.* **72**: 665-675.

- SKVARLA, J. J.; TURNER B. L.; PATEL, V. C. & TOMB, A. S. (1977): Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. – In: HEYWOOD, V. H.; HARBORNE, J. B. & B. L. TURNER (eds.): The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. 1, pp. 141-248, Academic Press, London.
- SMITH, A. P. (1975): Insect pollination and heliotropism in *Oritrophium limnophilum* (Compositae) of the Andean Páramo. – *Biotropica* **7**: 284-286.
- SNOW, A. A. (1982): Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. – *Oecologia* **55**: 231-237.
- SPRENGEL, C. K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Vieweg, Berlin.
- STANTON, M. L. & GALEN, C. (1989): Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). – *Oecologia* **78**: 477-485.
- STANTON, M. L. & PRESTON, R. E. (1988): Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). – *Amer. J. Bot.* **75**: 528-539.
- STEVENS, A.-D. (1994): Reproduktionsbiologie einiger Bignoniaceen im Cerrado Brasiliens. – *Biosyst. Ecol.* **5**: 1-150.
- STOUT, J. C.; ALLEN, J. A. & GOULSON, D. (1998): The influence of relative plant density and floral morphological complexity on the behaviour of bumblebees. – *Oecologia* **117**: 543-550.
- STRIKA, H.-P. (1993): Beiträge zu Landwirtschaft, Ernährung und Umwelt in den römischen Provinzen Obergermanien und Rätien aufgrund botanischer Untersuchungen von Makroresten aus archäologischen Ausgrabungen in Baden-Württemberg. – Dissertation, Univ. Innsbruck.
- SUTHERLAND, J. P.; SULLIVAN, M. S. & POPPY, G. M. (1999): The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. – *Entomol. Exp. Appl.* **93**: 157-164.
- TISCHLER, W. (1990): Ökologie der Lebensräume. – UTB, Stuttgart.
- TORRES, C. (2000): Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae. – *Sex. Plant Reprod.* **12**: 365-370.
- TOTLAND, Ø. (1993): Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. – *Can. J. Bot.* **71**: 1072-1079.
- TOTLAND, Ø. (1996): Flower heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): Effects on flower temperature, insect visitation, and seed production. – *Amer. J. Bot.* **83**: 452-458.
- TOTLAND, Ø. (2003): Breeding system, insect flower visitation, and floral traits of two alpine *Cerastium* species in Norway. – *Arc. Antarct. Alp. Res.* **35**: 242-247.
- TOTLAND, Ø.; EIDE, W. & GRYNES, J. A. (2000): Is there a typical alpine flower? – *Scan. Ass. Poll. Ecol.* **39**: 139-148.
- TROLL, W. (1964): Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Band 1. – Gustav Fischer, Stuttgart.
- TUTIN, T. G.; HEYWOOD, V. H.; BURGESS, N. A.; MOORE, D. M.; VALENTINE, D. H.; WALTERS, S. M. & WEBB, D. A. (1989): Flora Europaea. Vol. 4: Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae). – Cambridge Univ. Press. New York.
- ULITZKA, M. R. (1999): Fransenflüglerzönosen deutscher Wälder (Insecta, Thysanoptera). – Dissertation, Univ. Ulm.
- VIERHAPPER, F. (1919): *Chrysanthemum alpinum* forma Tatrae. – *Magyar botanikai lapok* **13**: 2-35.
- VOGEL, S. (1963): Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. – *Akad. Wissensch. Lit. Mainz. F. Steiner, Wiesbaden.*
- VOLLMAYR, T. (1958): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000. Blatt Nr. 8426, Oberstaufen. – Bayerisches Geologisches Landesamt, München.
- VONHOF, M. J. & HARDER, L. D. (1995): Size-number trade-offs and pollen production by papilionaceous legumes. – *Amer. J. Bot.* **82**: 230-238.

- WAGENITZ, G. (1979): *Aster bellidiastrum*; *Bellis perennis*; *Erigeron annuus*. – In: CONERT, H. J., HAMANN, U., SCHULTZE-MOTEL, W. & G. WAGENITZ (eds.): HEGI, G. – Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Pteridophyta, Spermatophyta. Band VI, Angiospermae, Dicotyledones 4, Teil 3, Compositae I: Allgemeiner Teil, *Eupatorium-Achillea*. 2. Aufl., Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- WAGENITZ, G. (1987): *Chrysanthemum alpinum*; *C. atratum*; *C. leucanthemum*; *Matricaria inodora* L. – In: CONERT, H. J., HAMANN, U., SCHULTZE-MOTEL, W. & G. WAGENITZ (eds.): HEGI, G. – Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Spermatophyta. Band VI, Angiospermae, Dicotyledones 4, Teil 4, Compositae II: *Matricaria-Hieracium*. 2. Aufl., Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- WASER, N. M. (1983): The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: REAL, L. [eds]: *Pollination biology*. – Academic Press, Orlando. 241-285.
- WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M. & OLLERTON, J. (1996): Generalization in pollinator systems, and why it matters. – *Ecology* **77**: 1043-1060.
- WELLS, H.; WELLS, P. H. & SMITH, D. M. (1981): Honey bee responses to reward size and colour in an artificial flower patch. – *J. Apic. Res.* **20**: 172-179.
- WESTERKAMP, C. (1999): Blüten und ihre Besucher. – *Kleine Senckenberg-Reihe* **33**: 25-47.
- WIENS, D. (1984): Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. – *Oecologia* **64**: 47-53.
- WILD, J.-D. (1999): Reproduktions- und Bestäubungsbiologie von *Tussilago farfara* L. und *Bellis perennis* L. (Asteraceae). – Diplomarbeit, Univ. Ulm.
- WILD, J.-D.; MAYER, E. & GOTTSBERGER, G. (2003): Pollination and reproduction of *Tussilago farfara* (Asteraceae). – *Bot. Jahrb. Syst.* **124**: 273-285.
- WOO, S. L. (1989): Biosystematics and life history strategies of scentless chamomile (*Matricaria perforata* Mérat) in Canada. – M. Sc. thesis, Univ. Saskatchewan.
- WYATT, R. (1984): The evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (Caryophyllaceae). I. Morphological correlates. – *Evolution* **38**: 804-816.
- YOUNG, H. J. & STANTON, M. L. (1990): Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. – *Ecology* **71**: 536-547.
- YOUNG, T. P. (1984): Solar irradiation increases floral development rates in Afro-alpine *Lobelia telekii*. – *Biotropica* **16**: 243-245.
- ZHILYAEV, G. G. (1996): Ontogeny and renewal of populations of *Tussilago farfara* (Asteraceae) in the Carpathians. – *Bot. Zh. (St. Petersburg)* **81**: 43-50.
- ZHYLYAYEV, H. H. (1995): Ontomorphogenesis and spreading of the populations of *Tussilago farfara* L. (Asteraceae) at the Ukrainian Carpathians in the zones of anthropogenic impact. – *Ukr. Bot. Zh.* **52**: 465-472.
- ZOHARY, M. (1950): Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. – *Evolution* **4**: 103-109.

Erklärung

Ich versichere, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfen verwendet habe. Alle Stellen, die ich Veröffentlichungen wörtlich oder sinngemäß entnommen habe, sind durch Quellenangaben kenntlich gemacht.

Ulm, den 25.07.2005

\_\_\_\_\_