

Locken, täuschen, blenden – – und andere "Serviceleistungen" von Cucurbitaceenblüten

Thomas Gladis

Nun ist aber *jede* Frage berechtigt, auf die es eine vernünftige Antwort gibt, und es kann unmöglich den Wert und die Schönheit irgendeiner Naturerscheinung beeinträchtigen, wenn wir in Erfahrung bringen können, *warum* sie so und nicht anders beschaffen ist.

Konrad Lorenz

Zusammenfassung

Dieser Beitrag baut auf die im ersten Teil erfolgte allgemeinverständliche Darstellung biologischer Grundzusammenhänge der Bestäubung bei den Samenpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Cucurbitaceen auf. Außerdem werden weitere Beobachtungen an den Blüten wirtschaftlich wichtiger Kürbisgewächse mitgeteilt und interpretiert. Bisher vermutlich unbekannt sind einige Servicefunktionen der Blüten, darunter die innerhalb einer Art wohl relativ einheitlich gebauten mehrzelligen "GLADIS'schen Haare" auf den Kronblättern der *Cucurbita*-Blüten. Diese und weitere morphologische Besonderheiten werden im Hinblick auf ihre Bedeutung für die Bestäubung bzw. für die blütenbesuchenden Insekten erläutert. Auf Parallelen und Unterschiede in den Welten dieser Tiere, anderer Organismen und der des Menschen wird verwiesen.

Einführung

Die Verwendung von Anthropomorphismen ist in den exakten Naturwissenschaften zu Recht verpönt. Eine Übertragung menschlicher Empfindungen, Denk- und Verhaltensmuster auf Tiere oder Pflanzen, auf die unbelebte Natur, ja auf Götter – so etwas kann heute kaum noch ernsthaft vertreten werden. Naturwissenschaftlich und neuerdings auch theologisch scheint sich allmählich die Erkenntnis durchzusetzen, daß auch im seelischen, im Bereich des Bewußtseins wenigstens die Tiere nicht ausschließlich von Instinkthandlungen geleitet werden. Auch ihnen können weder das Denken noch der Glaube abgesprochen werden. Vielmehr unterliegen die Fähigkeiten, zu denken und zu glauben ebenso der Evolution wie die Organismen selbst (DREWERMANN 2002: 688ff.). Richtig ist mithin, statt von einer Übertragung menschlicher Eigenschaften auf andere Organismen auszugehen, ihnen eigenständige Bewußtseinsinhalte zuzugestehen. Jene Inhalte können sehr wohl Parallelen in menschlichem Denken und Handeln finden. Doch ist

deren Erforschung am lebenden Objekt ungleich schwerer als beim Menschen.

Begonnen hatte alles mit Charles Darwin. Er hat den Menschen als Höheren Primaten zurück ins Tierreich geholt. Er hat ihn damit trotz seiner sich selbst zugesprochenen Weisheit und der damit verbundenen besonderen Würde, ungeachtet dieser angemessenen Sonderstellung als Ergebnis der Evolution in ein der Natur abgeschautes Abstammungssystem integriert. Von den meisten Naturwissenschaftlern wird diese Entthronung inzwischen akzeptiert. Sie ist heute ziemlich unangefochten. Einige Natur- und viele Geisteswissenschaftler tun sich hingegen noch immer schwer, anderen beseelten Ergebnissen der Evolution auch nur annähernd vergleichbare Qualifikationen zuzuerkennen wie sich selbst – was methodische Gründe haben mag. Verhaltensforscher sind bestrebt, den Verständigungsmöglichkeiten wie auch den immensen Kommunikationsproblemen innerhalb und zwischen den Arten auf die Spur zu kommen. Zur Beschreibung der Phänomene bedienen sie sich jedoch einer schwer verständlichen Fachsprache, die animistische und anthropomorphe Anklänge peinlichst zu vermeiden sucht. Daß auch Tiere miteinander kommunizieren, Gefühle haben und diese auch zeigen können, Sym- und Antipathien empfinden, daß sie träumen, sich zu freuen vermögen und mitunter leiden, ist andererseits wohl jedem Hundehalter geläufig. Mensch und Hund sind Säugetiere. Doch je größer der verwandtschaftliche Abstand zur betrachteten Art, je weiter entfernt sie von unserer eigenen Stellung im Stammbaum bzw. im System der Natur zu finden ist, desto größer werden die Verständigungsprobleme. Gleichzeitig nimmt die Fähigkeit zu einer wie auch immer gearteten und auf Gegenseitigkeit beruhenden persönlichen Bindung ab, schlägt vielleicht sogar um in Gefühle wie Haß, Furcht oder Gleichgültigkeit, z.B. gegenüber einer Schlange bis hin zu allgemeinen Phobien beim bloßen Gedanken an Spinnen – und womöglich umgekehrt.



Ob wir es wahrhaben wollen oder nicht: wir auf- und abgeklärten egoistischen Menschen leben in unserer eigenen, in einer rein ego- bzw. anthropozentrischen Welt. Wir nutzen aus und schützen, was angenehm oder nützlich für uns ist und trachten zu beseitigen oder auszurotten, was wir für schädlich halten. Doch schon der Hund existiert in einer ganz anderen Welt, die offen ist für all jene Reize, die von den Sinnesorganen des Hundes erfaßt und von seinem Hirn verarbeitet werden können. Und so ist es auch mit den Welten, in denen all die anderen Organismen leben. Wenn sich zwei dieser Welten begegnen, die als Resultate ganz unterschiedlicher evolutionärer Wege gelten dürfen, und wenn es in diesen beiden Welten auch noch Parallelen zu der Welt gibt, in der wir Menschen leben, was sollte uns Menschen dann daran hindern, diese Parallelen zu erkennen, sie als Parallelen anzusprechen und sie mit gleich lautenden Vokabeln zu benennen?

Parallelen

Blühende Wiesen haben viel mit Märkten gemeinsam. Es gibt Händler mit ähnlichen und solche mit verschiedenen Warensortimenten, die Angebote sind der Jahreszeit angepaßt. Jeder Stand hat feste Öffnungs- und Schließzeiten. Die Auslagen werden den Kunden so präsentiert, daß sie das Spektrum der Produkte oder Leistungen, deren Qualität und Quantität gut überblicken können. Lohnt es zu verweilen, zu handeln, zu kaufen? Sind die Preise überall gleich? Wie ist der Kundenservice? Gibt es Garantien, Vertragsklauseln, Kleingedrucktes zu beachten? Wie ist es um die persönliche Sicherheit bestellt? Wurden Taschendiebe gesehen, ist mit Raubüberfällen zu rechnen? Kann man vielleicht gute Bekannte treffen, Freunde wiedersehen? Auch simple Fragen wie kurze Wege zwischen Markt und Wohnung können in einer kurzlebigen Zeit – für die meisten Insekten gibt es höchstens einen Sommer – Gewicht erlangen: Lohnt ein Umzug in die unmittelbare Nähe, wo gibt es dort geeigneten Wohnraum?

Doch es bestehen selbstverständlich auch gravierende Unterschiede. Märkte werden von Menschen für Menschen betrieben. Das sieht man ihnen über alle kulturellen Schranken und über die Kontinente hinweg auch an. Zoophile Blütenpflanzen sind auf bestimmte Bestäuberarten angewiesen, was sich morphologisch z.B. in einer Koevolution von Bau und Haltung der Blütenorgane und entsprechenden Anpassun-

gen an die Aktivitätsphasen, den Körperbau und das Verhalten der jeweiligen Tierarten äußert. Bevorzugte Farben und Düfte, spezielle Strukturen sind weitere Resultate dieser Anpassung. Daneben gibt es eher unspezialisierte Blüten oder Blütenstände, die ganze systematische Einheiten ansprechen, z.B. Bienen, Fledermäuse, Fliegen, Käfer oder Kolibris. Ferner gibt es noch solche, die schlicht auf "Laufkundschaft" hoffen.

Zu den interessantesten Phänomenen gehören zweifellos besondere Service-Leistungen der Pflanzen, die den Besuchern ihrer Blüten den Aufenthalt besonders attraktiv erscheinen lassen. Am bekanntesten sind wohl Farbbänderungen und eine andere Haltung der Kronblätter oder der ganzen Blüte unmittelbar nach der erfolgten Bestäubung, wie wir sie von etlichen Boraginaceen und einigen Fabaceen kennen. Sie signalisieren den Insekten, daß ein Besuch der betreffenden Blüte nicht mehr lohnt, Zeitverschwendung bedeutet. Die wärmeliebenden Bienenarten fühlen sich offensichtlich auf den Blütenköpfen der Gewöhnlichen Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.) besonders wohl, weil jene dem Stand der Sonne folgen. Ein weiteres Beispiel für höhere Innentemperaturen des Blütenstandes ist der im zeitigen Frühjahr blühende Gefleckte Aronstab (*Arum maculatum* L.), der seine Gäste auf diese Weise zu höherer Aktivität anregt, sie dabei gut bewirtet – aber auch für eine gewisse Zeit gefangen hält. Eine bisher wenig beachtete, dabei aber recht außergewöhnliche Serviceleistung ist bei Blüten neuweltlicher Kürbisarten (*Cucurbita* spp.) zu finden, über die hier mit weiteren Details berichtet wird. Die unbeholfen wirkende Bestäubung durch altweltliche Bienenarten war es, die zu diesen Beobachtungen anregte.

Tiere an Cucurbitaceenblüten

Im Laufe der Vegetationsperiode des Jahres 2002 wurden in Vorbereitung des Tages der Kulturpflanze und zur Erarbeitung der Ausstellung "Kürbis, Kiwano & Co." (HAMMER et. al. 2002) blütenbiologische Beobachtungen an Cucurbitaceen vorgenommen, die mit einer Dokumentation des Verhaltens der Blütenbesucher einhergingen. Ein Teil der Ergebnisse wurde bereits vorgestellt (vgl. GLADIS 2002). Eine Interpretation bestimmter Verhaltensweisen war jedoch erst möglich, nachdem Literaturstudien und mikroskopische Untersuchungen zur Ergänzung der Befunde herangezogen worden sind. In vielen Fällen wissen wir nicht,



welche Tiere sich zur Übertragung lebender Pollen am besten eignen, da die einzelne Blüte nacheinander von verschiedenen Insekten besucht wird. Exakte Versuche hierzu stehen aus. Es ist zur Beurteilung der Eignung als Bestäuber wenig hilfreich, wenn nur die Individuen auf Blüten gezählt werden, ohne ihr Verhalten zu analysieren. Umgekehrt sind auch Fehlschlüsse vorprogrammiert, wenn unkommentierte Listen auf Blüten einer Pflanzenart beobachteter Tierarten veröffentlicht werden. Erst das Verhalten dieser Tiere und das Entwicklungsstadium der betreffenden Blüte können Aufschluß geben. Nur die Zahl der von einem Individuum auf die Narbe einer weiblichen Blüte der gleichen Art übertragenen lebensfähigen Pollenkörner sagt etwas über dessen Eignung als Bestäuber aus.

In dem dichten, großflächigen Laub vieler Kürbisgewächse – beispielsweise der Stachelgurke *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray – herrscht ein besonderes Mikroklima mit hoher relativer Feuchtigkeit und wenig Luftbewegung. Hygrophile Tiere wie Springschwänze (Collembolen), Schnecken und Weberknechte sind auf den Pflanzen daher auch in Trockenzeiten aktiv. Im Bereich der Blüten konnten sie alle bei der Nahrungsaufnahme beobachtet werden. Nicht selten verursachen sie dort auch erhebliche Fraßschäden. Ob diesen Allesfressern wenigstens gelegentlich auch eine Funktion bei der Pollenübertragung zukommt, muß offen bleiben. Die ersten, ab Juni erscheinenden Blütenstände der Stachelgurke sind zunächst rein männlich. Sie stehen einzeln an Nodien, die je ein Blatt, eine Ranke, einen Blütenstand und eine Reserveknospe tragen, aus der später ein oder mehrere weitere Blütenstände hervorgehen können. Ab Mitte Juli werden auch weibliche Blüten gebildet. Sie stehen meist einzeln an der Basis männlicher Blütenstände, nahe den Blattachsen und öffnen sich mit den ersten der äußerst zahlreichen männlichen Blüten des jeweiligen Blütenstandes. Dessen Achse ist zunächst gestaucht, streckt sich aber bald, um schließlich in eine lange, allseitwendige Traube auszuwachsen. Die Blütentrauben der Stachelgurke bilden durch ihren reichen, über eine lange Zeitspanne erscheinenden Blütenflor einen auffälligen Schauapparat. Ähnliches kann man bei den Scheibengurken (*Cyclanthera* spp.) beobachten. Doch für menschliche Augen und Nasen sind deren Blüten eher unauffällig. Nicht selten erscheinen die männlichen Blüten

eines Nodiums annähernd auf gleicher Höhe wie die weibliche Blüte des folgenden Knotens. Dessen männlicher Blütenstand ist zu dem Zeitpunkt noch kurz gestielt. Die Einzelblüten öffnen sich erst, wenn sich der männliche Blütenstand zu strecken beginnt. Für fliegende Insekten sind die Distanzen zwischen weiblichen und männlichen Blüten somit viel geringer als zwischen den einzelnen männlichen oder gar den weiblichen. Das kann man z.B. an Zäunen gut beobachten, die mit etwa gleich weit entwickelten Pflanzen berankt sind. Ameisen, die in den Vormittagsstunden an den Blüten erscheinen, suchen die reichlich Nektar absondernden weiblichen Blüten auf. Von Pillenwespen (*Eumenes pomiformis* [Fabr.]), die in den Mittagsstunden daran zu beobachten sind, werden die Blüten beider Geschlechter zielstrebig und systematisch zur Nektaraufnahme angefliegen. Die Insekten wählen jeweils die kürzeste Distanz für ihren Besuch.

Wie eingangs erläutert, sind Beobachtungen oder gar Zählungen von Insekten an Blüten relativ wertlos, wenn der Pollentransfer im Anschluß an den Besuch nicht kontrolliert wird. Während ihres Lebensabschnitts als Imago lernen Insekten "unpassende" Blüten zu meiden, Blüten, die ihnen Pollen, Nektar oder andere Service-Leistungen vorenthalten, deren Proportionen eine Nahrungsaufnahme verhindern oder deren Qualität nicht den Erwartungen entspricht.

Blüten werden nicht ausschließlich zur Nahrungsaufnahme besucht. Weißlinge beispielsweise suchen abends gelegentlich Kalebassen-Blüten auf (*Lagenaria siceraria* [Molina] Standl.). Sie tun dies nicht, um Nektar aufzunehmen sondern um gut getarnt an ihnen zu übernachten. Schwebfliegen landen äußerst selten auf den Narben und noch viel seltener auf den Synandrien von *Cucurbita*-Blüten. Die leuchtend gelbe Farbe aller Blütenorgane wird von ihnen zwar präferiert, doch der Nektar ist im Inneren der Blüte versteckt und die Pollenkörner sind so groß und derart klebrig, daß sie von den Fliegen nicht als Nahrung aufgenommen werden können. Dem unerfahrenen Tier kann man sein Unbehagen beim Blütenbesuch regelrecht ansehen: Tast- und Geschmacks-sinne der Füße liefern Fehlermeldungen, worauf der Rüssel nicht einmal ausgestreckt wird und das Insekt schnell wieder abfliegt und vielleicht Zeit seines Lebens keinen zweiten Versuch unternimmt: Es müssen ja nicht Kür-



bisblüten sein (Abb. 1). Ebenfalls leuchtend gelb, doch viel kleiner sind die Blüten von Balsam-Apfel und -Birne (*Momordica balsamina* L. und *M. charantia* L.). Die Blüten beider Geschlechter sind auffällig lang gestielt und ragen weit aus dem Laub hervor. Das Tragblatt weist ebenfalls einen ungewöhnlich langen, dünnen Stiel auf. Wie immer die Pflanze auch wächst oder wie man die Wuchsrichtung des knospentragenden Triebes im Experiment auch ändert, Winkel und Haltung des Blütentellers scheinen Konstanten zu sein, die von der Pflanze mit geringen Abweichungen beibehalten oder schnellstmöglich wiederhergestellt werden. An den Blüten dieser beiden *Momordica*-Arten sind Schwebfliegen in Mitteleuropa die häufigsten Besucher, darunter die kommune Art *Episyrphus balteatus* (De Geer). Landet eine Fliege auf der Blüte, senkt sich diese wippend und die Fliege nimmt jetzt eine annähernd senkrechte Position ein. Würde hinter der Blüte eine Krabbenspinne auf anfliegende Insekten lauern, wäre der Winkel bereits im Anflug ein anderer, die Schwebfliege würde diese Blüte vermutlich meiden. Die verhältnismäßig große Entfernung zum Laub erhöht zudem die Distanz zu eventuell verborgen lauernenden Freßfeinden. Wer das Reaktionsvermögen von Schwebfliegen bei sommerlichen Temperaturen kennt und ihren tastenden, mit mehreren kurzen Probelandungen verbundenen Anflug auf Blüten mit massiveren Stielen einmal beobachtet hat begreift, daß es sich hier um eine Service-Leistung der Pflanze handeln muß, die ihre Bestäuber nicht nur anlockt und verpflegt, sondern ihnen bei Gefahr auch ideale Fluchtmöglichkeiten bietet. Die leuchtend gelben Stieltellerblüten sind klein und flach, sie nehmen den Insekten bei der Nahrungsaufnahme nicht die Sicht und gestatten ihnen zudem eine ungehinderte Beobachtung des freien Luftraumes.

Zu den Dienstleistungen sind alle Anpassungen der Blüten an eine bestimmte Bestäuberklientel zu zählen, die die Bindungen zwischen Pflanze und Tier nach dem Schlüssel-und-Schloß-Prinzip festigen. Auch die Tiere bringen morphologische Anpassungen und Verhaltensweisen hervor, die sie zum Besuch ganz bestimmter Blüten besonders qualifizieren. Wirken die Schlüsselreize jedoch bei Adressaten als Einladung, die sich besser nicht angesprochen fühlen sollten, können sie sich als Schikanen erweisen, schlimmstenfalls das Le-

ben der Bestäuber gefährden und den Samenansatz reduzieren. In Landwirtschaft und Gartenbau ist dann von Ertragseinbußen "wegen mangelnden Bienenflugs" die Rede.

Blütenbau der Kürbisse

Über den Blütenbau der *Cucurbita*-Arten schreibt KUGLER (1970): "Von den 5 Staubblättern sind je zwei verwachsen, das 5. frei. Die extrorsen Antheren bilden einen Kegel. Die Filamente überdecken den nektarabsondernden Diskus. Bei den weiblichen Blüten umgibt das nektarsezernierende Gewebe den Griffel mit den großen Narbenlappen ringförmig." Männliche und weibliche Kürbisblüten sind stets nur einen Tag lang geöffnet. Je nach der Wuchsform der Pflanze werden sie mehr oder weniger von Blättern verdeckt oder überragen diese teilweise. Wie bei vielen anderen Kürbisgewächsen, sind auch hier die männlichen Blüten deutlich länger gestielt als die weiblichen. Männliche Blüten produzieren zunächst mehr, dann aber weniger Nektar als weibliche. Auch bezüglich der Lage der Nektarien sind männliche und weibliche Blüten dimorph. Bei männlichen Blüten liegen sie verdeckt in einem Hohlraum unterhalb der verwachsenen Filamente, der nur über drei enge Saftspalten zugänglich ist. Bei weiblichen Blüten ist die Basis des Griffels ringförmig von Nektarien umgeben. Dennoch ist der Nektar für die Insekten alles andere als bequem zugänglich (Abb. 2). NEPI et al. (1996) haben beobachtet, daß Blüten, deren Nektar von Insekten gesammelt wurde, am folgenden Tag abfallen. Wurde kein Nektar entnommen, bleiben die welken Kronen mehrere Tage an der Pflanze hängen, außerdem wird der Nektar resorbiert.

Jede männliche Blüte enthält in den fünf zu einer Säule verwachsenen Filamenten (Synandrium Abb. 3a,b) rund 15.000 runde Pollenkörner von bis zu 200 μm Größe im Durchmesser. Blüten älterer Pflanzen haben stets weniger als die jüngerer. Die Pollenkörner bleiben durch den öligen Pollenkitt untereinander verbunden. Die an der Oberfläche befindlichen öligen Kittstoffe ermöglichen eine Haftung an den Insekten. Die stachelige Struktur der Pollen-Exine wird durch kegelförmige Dornen bestimmt. Jedes Pollenkorn besitzt 12 Poren, durch welche sich die Intine herauswölben kann. Obwohl sich auch die weibliche Blüte nur für einen Tag öffnet, dauert die Rezeptivität der Narbe bis zu 4 Tage lang an. Die an den Narbenpapillen haftenden Pollenkörner keimen bereits nach 3 bis



5 Minuten aus. Dabei wächst aus einer Pore der meist unverzweigte Pollenschlauch aus.

Daß die männlichen sich immer deutlich vor den weiblichen Blüten öffnen, kann durch eigene Beobachtungen nicht bestätigt werden, doch ist ihre Anzahl im Bestand wesentlich höher als die der weiblichen. Die Blüten duften auch für menschliche Nasen merklich. Selbst an Tagen mit strömendem Regen, an denen kein Insekt fliegt, öffnen sie sich. Das Regenwasser sammelt sich dann in ihnen bis zum Überlauf, Bestäubung und Befruchtung können unter diesen Bedingungen jedoch nicht stattfinden. Außerdem führen hypotonische Lösungen (z.B. Regenwasser) trotz des reichlich vorhandenen Pollenkitts schnell zum Platzen der Pollen oder zum plötzlichen Austreten des Pollenschlauches (Abb. 3c-e). Andererseits sinkt die Keimfähigkeit der Pollenkörner bereits während der Anthese durch Wasserverlust, d.h. bei trockener Witterung schneller als bei hoher Luftfeuchtigkeit.

***Cucurbita pepo* L. – der Gartenkürbis**

Der Gartenkürbis ist eine heute weltweit verbreitete, hoch polymorphe Kulturpflanzenart, deren Wildsippen aus dem Süden Nordamerikas stammen. In Mitteleuropa blühen die Pflanzen von Mitte Juli bis Ende September, werden die jungen Früchte regelmäßig geerntet (Pattison oder Zucchini), sogar bis zum Frosteinbruch. Die Blüten öffnen sich knapp eine Stunde vor Sonnenaufgang. Die goldgelbe, glänzende Blütenkrone ist zunächst sternförmig mit ausgebreiteten, leicht verdrehten, spitzen Kronzipfeln.

In Europa, also außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes der Gattung *Cucurbita* sind Honigbienen und Hummeln die wohl häufigsten Besucher der Kürbisblüten. Von den langrüsseligen Hummelarten wie der im Gebiet sehr häufigen Ackerhummel konnten außer beim Feigenblattkürbis (*C. ficifolia* Bouché) keine Individuen beim Blütenbesuch an Kürbissen beobachtet werden. Nur die kurzrüsseligen Erdhummelarten und die Steinhummel ließen sich neben der Honigbiene regelmäßig nachweisen. Verhaltensbeobachtungen der bestäubenden Insekten sprechen gegen die in der Literatur häufig vertretene These einer reichlichen Nektarsekretion. Honigbienen und Hummeln landen meist nicht auf dem Synandrium sondern auf der verwachsenen Krone und kriechen dann auf der Suche nach Nektar

an den Blütengrund (Abb. 4a). Bei männlichen Blüten kommen sie dabei mit dem Synandrium in Kontakt und sind alsbald völlig mit Pollen bedeckt, den sie aber nicht sammeln können und daher auch nicht eintragen. Mit Ausnahme der Fühler und der Flügel haften die Pollen überall am Körper der Insekten und können von den sich eifrig putzenden Bienen wegen des reichlich vorhandenen Kittharzes auch nicht einfach abgestreift werden. Besonders betroffen ist die Kopfregion mit den dicht behaarten Augen (Abb. 4b,c). In den Morgenstunden fehlt den Insekten schon nach dem ersten Besuch einer männlichen Blüte jede Möglichkeit der visuellen Orientierung. Nach langem plan- und ziellosem Suchen scheinen sie die Geduld zu verlieren und versuchen schließlich abzufliegen: langsam und niedrig über dem Pflanzenbestand kreisend, um sich alsbald in eine benachbarte oder auch wieder dieselbe Blüte fallen zu lassen. Treffen sie dabei auf eine weibliche Blüte, kann ein Teil der Pollenladung mehr oder weniger zufällig auf die Narbe gelangen. Der Rest verbleibt auf dem Körper des Insekts. Doch fällt das Tier auf die Kronenblattoberfläche, wird es an der betreffenden Körperstelle teilweise von den lästigen Pollen befreit. Bei jeder Wiederholung wird die Sicht etwas besser. Vermutlich sind es etwas erfahrenere Bienen, die die noch immer trichterförmige Kürbisblüte mit dem Kopf gegen die Krone drückend fliegend verlassen – ähnlich wie sich Hummeln, Wespen und Bienen an der Fensterscheibe eines Zimmers verhalten – übrigens sehr im Unterschied zu zahlreichen Fliegenarten.

Gelangen Hummeln oder Bienen in einen der sich im Tagesverlauf bald seitlich etwas einrollenden Kronzipfel von *C. pepo*, kann dieser Reinigungseffekt bei den restlichen im Pelz hängenden Pollenkörnern gut beobachtet werden. Er ist dann aber nicht mehr so ausgeprägt wie in den Morgenstunden. Ausgehend von dieser Beobachtung wurde die Oberfläche der Blütenkrone des Gartenkürbisses unter dem Mikroskop betrachtet. Schon mit bloßem Auge ist eine samtartige Beschaffenheit erkennbar, die sich bei entsprechender Vergrößerung als dichter und gleichmäßiger Bewuchs mit überwiegend einfachen Haaren erweist. Diese unverzweigten Haare bestehen jeweils aus mehreren linear aneinandergereihten Zellen, die überraschenderweise Chromoplasten enthalten. Da die Epidermis höherer Pflanzen mit



Ausnahme der Stomata frei von Plastiden ist, muß dieser Umstand als Indiz dafür gewertet werden, daß die Kronblatthaare dem sub-epidermalen Gewebe entstammen. Über den Bau und die Funktion wurden in der Literatur keine Angaben gefunden. In den Abbildungen 5 und 6 werden mehrere Ansichten dieser "GLADIS'schen Haare" wiedergegeben, teils mit anhaftenden Pollenkörnern. An Fliegen, die ja nicht zum Bestäuberspektrum der *Cucurbita*-Arten gehören (im Versuch ein totes Exemplar aus der Fam. Sarcophagidae) haftet der Pollen schlechter als an Bienen und an den Augen dieser Tiere gar nicht (Abb. 6). Ein Versuch mit einer toten Honigbiene bestätigte die Beobachtung, daß Pollenkörner durch die Kronblatthaare regelrecht aus der Körperbehaarung des Insekts herausgebürstet werden.

***Cucurbita maxima* Duch. – der Riesen Kürbis**

Die Blüten des Riesen Kürbisses sind im Umriss rundlicher, desgleichen die Kronzipfel, von denen nur die Mittelader in eine kurze, deutlich abgesetzte grüne Spitze ausläuft. Die Seitenlappen bleiben faltig, der Rand ist gewellt bis gefranst. Den sattgelben Blüten fehlt der Glanz, die samtartige Innenbehaarung der Krone ist äußerst dicht, und die Haare weisen eine etwas andere Struktur auf als die von *C. pepo*: es handelt sich zwar ebenfalls um annähernd gleich lange, einfache, unverzweigte Haare, die Chromoplasten enthalten, doch enden sie in einem aus mehreren Zellen bestehenden kompakten Köpfchen (Abb. 5).

Nach den durchgeführten Verhaltensbeobachtungen und der sehr gleichmäßigen Auskleidung der Krone erscheint es unwahrscheinlich, daß die Behaarung den Blütenbesuchern zur Orientierung dient, was bei den Blüten anderer Pflanzen durchaus der Fall sein kann (KEVAN & LANE 1985). Interessant ist nun, daß sich die Funktion der Kronblattbehaarung auch nicht in einer Dienstleistung für die bestäubenden Insekten erschöpft. Diese werden zwar von den anhaftenden Pollen befreit, doch die Affinität des kittharzureichen Pollens zur klebrigen Oberfläche der Narbe ist größer als zu dem Insekt und zu den "GLADIS'schen Haaren". Die eingangs genannte 4-tägige Rezeptivität der Narbe würde sich auch nach dem Abwelken und Schrumpfen der Krone als sinnvoll erweisen, wenn die im mittleren Bereich an den Kronblatthaaren haftenden Pollen von dort direkt auf die Narbe übertragen werden. Allerdings verhindert die ausgeprägte, der welken-

den Blüte basal eine stabile, bauchige Form verleihende Kronblattaderung zunächst gerade in diesem Bereich den Kontakt zwischen Krone und Narbe. Exakte Untersuchungen zum Transfer und zur Vitalität des auf diese Weise übertragenen Pollens stehen aus.

Kürbisbienen

Der merkwürdige, offenbar unergiebig und unfreiwillige Langzeitbesuch **kurzrüßeliger** Hummeln und Honigbienen zur Nektaraufnahme wurde bereits an anderer Stelle ausführlich beschrieben (GLADIS 2002, Abb. 7a). Langrüßelige Solitärbiene- und Hummelarten konnten nicht beim Besuch von Kürbisblüten der wichtigsten Kulturarten beobachtet werden. In dem Zusammenhang bietet sich ein Exkurs in die Heimat der Kürbisbienen an. In Amerika gibt es zwei Gattungen **langrüßeliger** Solitärbiene aus der Familie Anthophoridae, die sich auf die Bestäubung von *Cucurbita*-Arten spezialisiert haben und die im wesentlichen von Nektar und Pollen der Kürbisblüten leben: *Peponapis* spp. und *Xenoglossa* spp. (KROMBEIN et al. 1979). Nur die Kürbisbienen dieser beiden Gattungen scheinen in der Lage zu sein, *Cucurbita*-Pollen sammeln und als Nahrung zu verwerten zu können. Die Männchen verbringen die Nacht und etliche Stunden des Tages in geschlossenen, welken Kürbisblüten. Zu Beginn der Saison, also vor der Nestgründung, sind auch Weibchen darin zu finden. Nach der Nestgründung beginnen die Weibchen damit, Pollen zu sammeln. Wie von WESTERKAMP (1997) beschrieben, konkurrieren die weiblichen Blüten ab diesem Zeitpunkt mit den bestäubenden Insekten um den Pollen. Die Gründe für eine Spezialisierung der Weibchen auf den Pollen bestimmter *Cucurbita*-Arten sind bisher nicht geklärt.

Da die Kürbisbienen-Weibchen während der Brutzeit erst Pollen und dann Nektar sammeln, erfolgt zu Beginn der Anthese noch keine Bestäubung sondern erst dann, wenn die Weibchen zur Nektarsuche übergegangen sind. Anderen Bienenarten sind die Kürbisbienen wegen ihrer Spezialisierung und der vor Sonnenaufgang beginnenden Flugaktivität als Bestäuber überlegen, obwohl beispielsweise auch Hummeln, Honig- und Pelzbienen sehr früh am Tag mit den Blütenbesuchen beginnen. Bei Honigbienen völkern konnte nach längerem Aufenthalt in Kürbisfeldern ein deutlicher Gewichtsverlust nachgewiesen werden. Wegen ihrer geringen Rüssellänge und des Blütenbaus



der Kürbisblüten ist der Nektar für sie außerordentlich schwer oder gar nicht zu erreichen. Im Experiment konnte gezeigt werden, daß auch die Honigbiene in 1 bis 2 Minuten den gesamten Nektar einer männlichen bzw. weiblichen Blüten aufnehmen kann und daß sie anschließend sogleich abfliegt, wenn der Zugang zum Nektar zuvor künstlich freigelegt wurde (Abb. 7b). Die Kürbisbienen gelten daher als außerordentlich nützliche Bestäuber von Kürbisfeldbeständen und konnten teilweise ihre natürlichen Verbreitungsareale in Abhängigkeit vom Kürbisanbau wesentlich erweitern. Es hat auch nicht an Versuchen gefehlt, sie in Regionen außerhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete anzusiedeln. Derartige Vorhaben wären heute trotz des wohl äußerst geringen Risikos aus rechtlichen Gründen und wegen der öffentlichen Debatten über die Einführung weiterer Neobiota wahrscheinlich sehr schwer zu realisieren.

Beim Besuch der Kürbisblüten gehen die neuweltlichen Kürbisbienen offenbar ganz anders vor als die altweltlichen Arten (vgl. SCHMITT 2001): Die Bienen fliegen morgens bereits im Dunkeln an. Dabei orientieren sie sich vermutlich nicht nur optisch sondern auch olfaktorisch. Die Kürbisblüten werden nur kurz, dafür aber sehr zielgerichtet besucht. Die Tiere landen auf dem Synandrium bzw. auf der Narbe, nicht auf der Krone und nehmen bei der Nektaraufnahme eine vertikale Stellung ein (TEPEDINO 1981). Somit kommen nur die Gliedmaßen und die Bauchseite mit Pollen in Berührung. Rücken und Augen bleiben frei (vgl. auch Abb. bei HURD et al. 1971 und [1]). Bei den nicht spezialisierten Arten und auch bei allen altweltlichen Bienen verhalten sich die Blütenbesucher genau umgekehrt, landen auf den Kronblättern statt auf der Narbe und kommen mit der Rücken- statt mit der Bauchseite mit Synandrium und Narbe in Berührung (vgl. nochmals Abb. 4a). Unabhängig von der Position des Insekts sind die Adhäsionskräfte zwischen Pollen und Narbe größer als zwischen Pollen und Bienenhaar, wodurch die Übertragung auf die Narbe gewährleistet wird, wenn es zu einer Berührung kommt.

Auch in Amerika wird eine Vielzahl anderer Insekten durch die auffallend großen, duftenden, leuchtend gelben und dabei ultraviolette Licht reflektierenden Blüten angelockt, doch nur die beiden oligolektischen Bienengattungen haben sich auf den Besuch von *Cucurbita*-Blü-

ten spezialisiert. Insbesondere Struktur und Größe der Pollen führten zu Anpassungen des Sammelapparates bei den einzelnen Bienenarten, bei monolektischen Arten außerdem zu einer sehr engen Bindung an das Verbreitungsgebiet der jeweiligen Nahrungspflanze. HURD et al. (1971) sprechen folglich von einem regelrechten botanisch-systematischen "Scharfsinn" der einzelnen Bienenarten, die im Ergebnis der Evolution dieser Bienen wie der Kürbisse 1:1-Beziehungen zwischen Pflanzen- und Bestäuberarten präsentieren.

Die Gattung *Xenoglossa* kommt mit acht Arten in Nord- und Mittelamerika vor, während die dreizehn *Peponapis*-Arten heute in weiten Teilen beider Kontinente auftreten, da sie als Hemerozoen den kultivierten Kürbissen gefolgt sind. Zehn Arten der Gattung *Peponapis* sind allein in Mexiko beheimatet. Die Ansprüche beider Gattungen an ihre Lebensräume sind verschieden, *Xenoglossa* bevorzugt trockenere Habitats als *Peponapis*.

Unzureichende Bestäubung führt zu mißgebildeten Früchten und häufig auch zu abnormalen Samen: Samenlose Fruchtabschnitte sind schmaler als samentragende. Dennoch ist auch bei Kürbissen die Bildung parthenokarper, d.h. ohne Befruchtung entstandener Früchte möglich, wenn auch mindestens unter Freilandbedingungen durchaus nicht die Regel. Hier kann im Extremfall die Ausbildung eines einzigen Samens reichen, um die Fruchtbildung und -reifung zu bewirken. An Mißbildungen der Samen infolge mangelnder Bestäubung wurden stark abweichende Samengewichte beobachtet, verformte oder nicht schließende Samenschalen sowie fehlende oder mißgestaltete Embryonen. Die Keimfähigkeit der aus solchen Früchten gewonnen Samen ist deutlich schlechter als aus normal gestalteten Früchten (Abb. 8a,b).

Fazit

Verhaltensbeobachtungen heimischer Insekten während der Bestäubung neophytischer Kulturpflanzen haben schon bei den Tomaten (*Lycopersicon esculentum* Mill.) zu überraschenden Ergebnissen geführt (GLADIS et al. 1996). Auch hier traten im wesentlichen polylektische Arten als Blütenbesucher in Erscheinung. Im Unterschied zu den Kürbissen gelang es den an Tomatenblüten sammelnden Insekten jedoch, den Pollen aufzufangen und einzutragen. Auffällig war bei der Tomate die bereits



mit bloßem Auge wahrnehmbare große morphologische Variabilität der Blüten einer Pflanze. Demgegenüber erfahren die männlichen und die weiblichen Einzelblüten der Kürbisse offenbar deutlich weniger Abwandlungen. Am häufigsten waren noch Unregelmäßigkeiten in der Zahl der Kronblattzipfel (3-7) festzustellen. Auch Verbänderungen und Doppelblüten mit zweigeteiltem Fruchtknoten traten auf. Bei männlichen Blüten ist die Verwachsung des Synandriums gelegentlich unvollständig, und somit ist der Zugang zum Nektar mitunter weniger stark eingeschränkt. Die Unterschiede zwischen den normal ausgebildeten Blüten der *Cucurbita*-Arten sind für das bloße menschliche Auge schwer zu erfassen. Wegen der Überlappung der Blütezeiten und der großen Ähnlichkeit scheinen auch sonst eher als blütenstet bekannte Insekten wie Honigbiene und Erdhummel nicht zwischen den Kürbisarten zu differenzieren. Um so erstaunlicher ist die Tatsache, daß einige der amerikanischen Kürbisbienen oligo- bzw. sogar monolektisch sind. Ob und inwiefern die mikroskopisch beobachteten Strukturen des Kroneninnenbereichs mit morphologischen Strukturen und den Körpermaßen der bestäubenden Spezialisten korrelieren, ist bisher nicht erforscht. Hierfür müssen vergleichende morphologische Studien an den autochthonen Bienen- und Kürbispopulationen durchgeführt werden, in denen auch der Frage nach weiteren, wenig spezialisierten Bestäubern amerikanischen Ursprungs genauer nachzugehen ist.

Literatur

DREWERMANN, E. (2002): Im Anfang... Die moderne Kosmologie und die Frage nach Gott. Walter-Verlag Düsseldorf und Zürich, 1287 S.

GLADIS, TH. (2002): Farbe, Duft und Flugverkehr – Bestäubungsökologische Beobachtungen an Cucurbitaceen. -- In: K. HAMMER, TH. GLADIS und M. HETHKE (Hrsg.): Kürbis, Kiwano & Co. – Vom Nutzen der Vielfalt. Der Katalog zur Ausstellung. Kassel, Band 1: 57-64.

GLADIS, TH., K. HAMMER, H.H. DATHE and H. PELLMANN (1996): Insect pollination and isolation requirements in tomato collections (*Lycopersicon esculentum* Mill.). -- FAO/IPGRI PGR Newsl. **106**: 16-19; erratum FAO/IPGRI PGR Newsl. **107**: 68.

HAMMER, K., TH. GLADIS und M. HETHKE (2002, Hrsg.): Kürbis, Kiwano & Co. – Vom Nutzen der Vielfalt. Der Katalog zur Ausstellung, 3 Bände. Kassel

HURD, P.D., E.G. LINSLEY and TH.W. WHITAKER (1971): Squash and gourd bees (*Peponapis, Xenoglossa*) and the origin of the cultivated *Cucurbita*. -- Evolution 25, 218-234.

KEVAN, P.G. and M.A. LANE (1985): Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. -- Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82, 4750-4752.

KROMBEIN, K.V., P.D. HURD, D.R. SMITH and B.D. BURKS (1979): Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Smithsonian Inst. Press, Washington D.C.

KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. 2. Aufl., Fischer Verlag Jena, 345 S.

LORENZ, K. (2002): Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. dtv, 23. Aufl., 262 S.

NEPI, M., E. PACINI AND M.T.M WILLEMSE (1996): Nectar biology of *Cucurbita pepo*: Ecophysiological aspects. -- Acta Bot. Neerlandica **45**, 1, 41-54.

SCHMITT, K. (2001): Die Blütenbesucherfauna von *Cucurbita pepo*: Biogeographische und ethologische Argumente für die effektivsten Bestäuber. Schr. Hausarb. Univ. Bonn, erste Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe II, 60 S.

TEPEDINO, V.J. (1981): The pollination efficiency of the summer squash bee (*Peponapis pruinosa*) and the honey bee (*Apis mellifera*) on summer squash (*Cucurbita pepo*). -- J. Kansas Ent. Soc. **54**, 2, 259-377.

WESTERKAMP, CHR. (1997): Flowers and bees are competitors – not partners. Towards a new understanding of complexity in specialized bee flowers. -- Acta Horticult. **437**, 71-74.

Link

[1]

<http://www.photoutah.com/images/peponapis.jpeg>

Dr. Thomas Gladis

Universität Kassel,
 Fachbereich 11 und
 Fachgebiet Agrarbiologie ZADI, Abt. IBV
 Steinstr. 19 Villichgase 17
 37213 Witzenhausen 53177 Bonn

