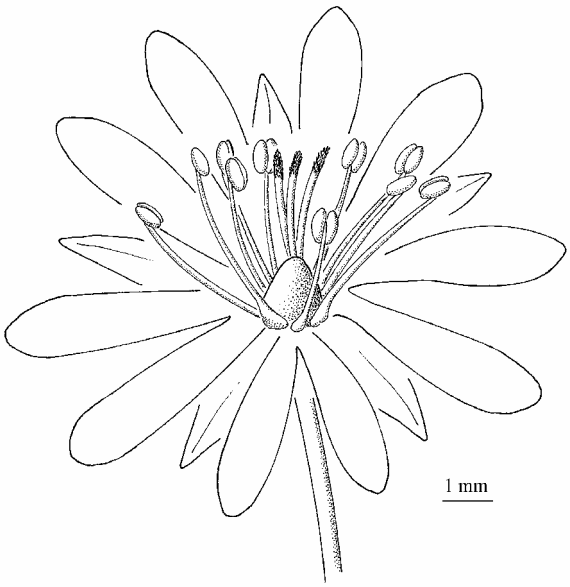
Abteilung Systematische Botanik und Ökologie (Biologie V)
Leiter: Prof. Dr. Gerhard Gottsberger

Vergleichende Untersuchungen zur Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie mitteleuropäischer Alsinoideae-Arten (Caryophyllaceae)



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

Ellen Mayer
aus Isny im Allgäu

April 2003

Amtierender Dekan: Prof. Dr. R. J. Behm

Gutachter: Prof. Dr. G. Gottsberger

Gutachter: Prof. Dr. E. Kalko

Tag der Promotion: 17. Juli 2003

1. Einleitung 1
1.1 Allgemeines 1
1.2 Taxonomie und Verbreitung der Alsinoideae 3
1.3 Biologie der Alsinoideae 4
1.4 Fragestellung 5
2. Material 7
2.1 Beschreibung der untersuchten Gattungen und Arten 7
2.2 Beschreibung der Standorte 16
Standorte in Ulm und Umgebung 17
Standorte in Isny im Allgäu 20
Standort im Silbertal (Vorarlberg) 21
Standort in Obergurgl (Ötztaler Alpen) 22
3. Methoden 23
3.1 Morphologische Charakterisierung der Blüten 23
3.2 Reproduktionsbiologische Charakterisierung der Blüten 25
3.2.1 Bestimmung der P/O-Rate nach CRUDEN (1977) 25
3.2.2 Bestäubungsexperimente 27
3.2.3 Bestimmung der Pollenvitalität 29
3.2.4 Keimungsversuche 30
3.2.5 Gesamtbestäubungseffektivität und Pollenschlauchkeimung auf den Narben 30
3.2.6 Trockengewicht der generativen und vegetativen Pflanzenteile 32
3.3 Blütenfarbe 32
3.4 Duft 33
3.5 Nektar 34
3.6 Blütenbesucher 35
3.7 Auswertung und Statistik 37
3.7.1 Allgemein 37
3.7.2 Morphologie und Reproduktionsbiologie 37
3.7.3 Blütenbesucher 39
4. Ergebnisse 41
4.1 Morphologische Charakterisierung der Blüten 41
4.2 Reproduktionsbiologische Charakterisierung der Blüten 45
4.2.1 Pollen-Ovula-Rate und Pollenvitalität 45
4.2.2 Bestäubungsexperimente 52

4.2.3 Keimungsversuche 59
4.2.4 Gesamtbestäubungseffektivität, Pollenschlauchkeimung auf den Narben und Trockengewicht der generativen und vegetativen Pflanzenteile 63
4.3 Statistische Auswertung der morphologischen und reproduktionsbiologischen Blütenparameter 65
4.4 Blütenfarbe und UV-Male 73
4.5 Duft 80
4.6 Nektar 90
4.7 Blütenbesucher 96
4.7.1 Gesamtüberblick 96
4.7.2 Standortvergleich 101
4.7.3 Artvergleich 102
4.7.4 Körpergröße der Blütenbesucher 103
5. Diskussion 105
5.1 Morphologische und reproduktionsbiologische Charakterisierung 105
5.2 Lock- und Reizmittel 119
5.3 Blütenbesucher und Bestäuber 129
5.4 Schlußfolgerung und Vergleich mit den Caryophylloideae 140
6. Zusammenfassung 144
6.1 Zusammenfassung 144
6.2 Summary 145
7. Literaturverzeichnis 147
8. Anhang 171

Abb. 1: *Cerastium fontanum* ssp. *triviale* (HARTM.) GREUT. et BURD. Zeichnung links aus Schubert et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze. 8

Abb. 2: *Holosteum umbellatum* L. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze. 9

Abb. 3: *Myosoton aquaticum* (L.) MOENCH. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze. 10

Abb. 4: *Stellaria graminea* L. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze. 11

Abb. 5: *Arenaria serpyllifolia* L. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze. 12

Abb. 6: *Minuartia hybrida* (VILL.) SCHISCH. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze. 13

Abb. 7: *Moehringia trinervia* (L.) CLAIRV. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze. 14

Abb. 8: *Silene rupestris* L. Zeichnung aus SCHUBERT et al. (1991). 15

Abb. 9: Geographische Übersichtskarte von Süddeutschland und Österreich mit den eingezeichneten Standorten. 16

Abb. 10: Karte von Ulm und Umgebung, in der die verschiedenen Standorte in und um Ulm eingezeichnet sind. 17

Abb. 11: Anzuchtfläche (a) und Freigelände (b) des Botanischen Gartens Ulm 18

Abb. 12: Güterbahnhof Ulm (a) und Radweg Neu Ulm – Wiblingen (b). 19

Abb. 13: Hintere Laushalde (a) und Wegrand in Göttingen (bei Langenau) (b). 19

Abb. 14: Karte von Isny und Umgebung, in der die Standorte Rotmoos und Rimpach eingezeichnet sind. 20

Abb. 15: Rotmoos (bei Isny) (a) und Rimpach (b). 21

Abb. 16: Obergurgl (Ötztaler Alpen). 22

Abb. 17: Schema der vermessenen morphologischen Blütenmerkmale. Zeichnung G. Hintze. 24

Abb. 18a-d: REM-Aufnahmen der Pollenkörner von *Cerastium fontanum* (a), *Stellaria nemorum* (b), *S. holostea* (c) und *Holosteum umbellatum* (d). 50

Abb. 19a-c: REM-Aufnahmen der Pollenkörner von *Arenaria serpyllifolia* (a), *Moehringia trinervia* (b) und *Silene rupestris* (c). 51

Abb. 20: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer (%) Samenansatz der Bestäubungsexperimente in der Gattung *Cerastium.* Signifikante Abweichungen vom Samenansatz unter Freilandbedingungen sind mit * gekennzeichnet. FU = frei, unbehandelt, AU = abgeschirmt, unbehandelt, AS = abgeschirmt, selbstbestäubt, AEF = abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt. *: p<0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001. 54

Abb. 21: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer (%) Samenansatz der Bestäubungsexperimente in den Gattung *Holosteum, Myosoton* und *Stellaria.* Signifikante Abweichungen vom Samenansatz unter Freilandbedingungen sind mit * gekennzeichnet. FU = frei, unbehandelt, AU = abgeschirmt, unbehandelt, AS = abgeschirmt, selbstbestäubt, AEF = abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt. *: p<0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001. 57

Abb. 22: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer (%) Samenansatz der Bestäubungsexperimente in den Gattung *Arenaria, Minuartia* und *Moehringia,* sowie von der Vergleichsart *Silene rupestris.* Signifikante Abweichungen vom Samenansatz unter Freilandbedingungen sind mit * gekennzeichnet. FU = frei, unbehandelt, AU = abgeschirmt, unbehandelt, AS = abgeschirmt, selbstbestäubt, AEF = abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt. *: p<0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001. 59

Abb. 23: Dendrogramm von 17 Arten, basierend auf der Berechnung der Abstandskoeffizienten nach der City-Block-Methode (average Manhattan distances) von morphometrischen Merkmalen und Merkmalen des Reproduktionssystems. Die Verknüpfung erfolgte nach der Unweighted Pair-Group Average Methode. 68

Abb. 24a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Cerastium tomentosum* (a), *C. arvense* (b) und *C. fontanum* (c). 75

Abb. 25a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Cerastium brachypetalum* (a), *C. glomeratum* (b) und *Holosteum umbellatum* (c). 76

Abb. 26a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Myosoton aquaticum* (a), *S. holostea* (b) und *S. graminea* (c). 77

Abb. 27a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Stellaria alsine* (a), *S. media* (b) und *Arenaria serpyllifolia* (c). 78

Abb. 28a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Minuartia hybrida* (a), *Moehringia trinervia* (b) und *Silene rupestris* (c). 79

Abb. 29: Zuckerzusammensetzung aller untersuchten Alsinoideae-Arten und der Vergleichsart *Silene rupestris.* 91

Abb. 30a-f: REM-Aufnahmen der Nektarien von *Cerastium tomentosum* (a), *C. arvense* (b), *C. fontanum* (c), *C. brachypetalum* (d), *C. glomeratum* (e) und *C. semidecandrum* (f). 92

Abb. 31a-f: REM-Aufnahmen der Nektarien von *H. umbellatum* (a), *M. aquaticum* (b), *Stellaria holostea* (c-d), *S. nemorum* (e-f). Schließzellen sind in den Übersichtsbildern mit einem weißen Pfeil markiert..... 93

Abb. 32a-f: REM-Aufnahmen der Nektarien von *S. graminea* (a-b), *S. alsine* (c), *S. media* (d), *Arenaria serpyllifolia* (e), *Moehringia trinervia* (f). Schließzellen sind in den Übersichtsbildern mit einem weißen Pfeil markiert. 94

Abb. 33a-b: REM-Aufnahmen der Nektarien von *Minuartia hybrida* (a-b). Schließzellen sind in den Übersichtsbildern mit einem weißen Pfeil markiert. 95

Abb. 34: Standardisierte Anzahl der insgesamt beobachteten Blütenbesucher im Artenvergleich. 96

Abb. 35: Anzahl der an den jeweiligen Arten beobachteten Morphospezies 97

Abb. 36a-f: Zusammensetzung des Besucherspektrums in den Gattungen *Cerastium* und *Holosteum.* 99

Abb. 37a-f: Zusammensetzung des Besucherspektrums in den Gattungen *Myosoton* und *Stellaria.*..... 100

Abb. 38a-d: Zusammensetzung des Besucherspektrums in den Gattungen *Arenaria*, *Minuartia*, *Moehringia*, und von *Silene rupestris*. 101

Abb. 39: Prozentualer Anteil der Größenklassen an der beobachteten Gesamtbesucherzahl der untersuchten Arten.. 103

Tab. 1: Morphologische Merkmale zur Charakterisierung der untersuchten Arten. 23

Tab. 2: Reproduktionsbiologische Merkmale zur Charakterisierung der untersuchten Arten.25

Tab. 3: Morphometrische Parameter der untersuchten Arten (Mittelwert ± Standardabweichung) [mm] oder [mm^2]. Zur Erläuterung der Abkürzungen s. Tab. 1. n = Anzahl der vermessenen Blüten..... 42

Tab. 4: Reproduktionsbiologische Parameter der untersuchten Arten (Mittelwert ± Standardabweichung). Zur Erläuterung der Abkürzungen s. Tab. 2. n = Anzahl der vermessenen Blüten. 47

Tab. 5: Absoluter und relativer Anteil gekeimter Samen aus freien und abgeschirmten, unbehandelten Blüten und Anzahl der Tage bis zum Erreichen der maximalen Keimungsrate. n_a = Anzahl ausgesäter Samen, n_g = Anzahl gekeimter Samen. 60

Tab. 6: Pollenvitalität (FCR), Anzahl der gebildeten Pollenkörner pro Blüte, Anzahl der auf den Narben gefundenen Pollenkörner pro Blüte, Gesamtbestäubungseffektivität, Anzahl der in den Griffeln gefundenen Pollenschläuche pro Blüte und Pollenkeimungsrate (in vivo). PKNarben = auf den Narben gefundene Pollenkörner pro Blüte, PSGriffel = im Griffelgewebe gefundene Pollenschläuche pro Blüte, % Trockengewicht = Anteil der reproduktiven Organe am Gesamttrockengewicht der überirdischen Pflanzenteile. n = Stichprobenumfang. 64

Tab. 7: Zusammenfassung der Ergebnisse einer einfaktoriellen ANOVA mit anschließendem *post-hoc* Test nach TUKEY basierend auf 14 morphologischen Blütenmerkmalen. Die Zahlen geben an, in wie vielen Merkmalen sich zwei Arten **nicht** signifikant unterscheiden. Hellgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 50% der Merkmale, dunkelgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 75% der Merkmale. 66

Tab. 8: Zusammenfassung der Ergebnisse einer einfaktoriellen ANOVA mit anschließendem *post-hoc* Test nach TUKEY basierend auf sechs reproduktionsbiologischen Blütenmerkmalen. Die Zahlen geben an, in wie vielen Merkmalen sich zwei Arten **nicht** signifikant unterscheiden. Hellgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 50% der Merkmale, dunkelgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 75% der Merkmale. 66

Tab. 9: Statistische Kenngrößen der Diskriminanzfaktoren für die Zwei-Gruppen Diskriminanzanalyse zwischen A1 und A2. 69

Tab. 10: Statistische Kenngrößen der Diskriminanzfaktoren für die Zwei-Gruppen Diskriminanzanalyse zwischen B1 und B2. 70

Tab. 11: Statistische Kenngrößen der Diskriminanzfaktoren für die Diskriminanzanalyse zwischen den Gruppen C2, D1, D2 und D3. 71

Tab. 12: Durchschnittswerte der kanonischen Variablen. 72

Tab. 13: Ergebnisse des Chi^2-Testes für die Diskriminanzfaktoren. Die erste Zeile enthält die Ergebnisse unter Berücksichtigung aller Faktoren, die zweite Zeile gilt für die verbleibenden Faktoren nach Entfernung des DF1. Die dritte Zeile enthält die Ergebnisse nach Entfernung des DF2. ADF = Anzahl der entfernten Diskriminanzfaktoren, FG = Anzahl der Freiheitsgrade, p-Werte = Signifikanzniveau, Kanon. R. = Werte der kanonischen Faktoren. 72

Tab. 14: Standardisierte Koeffizienten der Diskriminanzfaktoren (DF). Grau unterlegt wurden die Variablen, die für den jeweiligen Diskriminanzfaktor den größten Anteil an der Auftrennung der Gruppen zeigte. 72

Tab. 15: Farbeindruck und UV-Muster aller untersuchter Pflanzenpopulationen. +++ = Reproduktionsorgane UV-absorbierend, Kronblätter stark UV-reflektierend mit zusätzlichem UV-Muster an der Kronblattbasis, ++ = Reproduktionsorgane UV-absorbierend, Kronblätter stark UV-reflektierend, aber ohne UV-Muster, + = Reproduktionsorgane UV-absorbierend, Kronblätter nur mit sehr schwacher UV-Reflexion. 73

Tab. 16: Chemische Komponenten des Blütenduftes aller untersuchten Alsinoideae-Arten. Angegeben sind jeweils die relativen Peakflächen der identifizierten Substanzen zur Gesamtmenge aller in einer Probe gefundenen Substanzen in %. An unbekannten Verbindungen sind nur diejenigen aufgelistet, welche einen relativen Anteil von über 5% aller in einer Probe gefundenen Substanzen hatten. 82

Tab. 17: Sorensen-Index und Ergebnisse eines Chi^2-Tests für die Besucherspektren einiger ausgewählter Arten an unterschiedlichen Standorten. *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$. 102

Tab. 18: Sorenson-Index und Ergebnisse eines Chi^2-Tests für die Besucherspektren verschiedener Arten, die an den selben Standorten beobachtet worden waren. *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$ 104

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

Pflanzenarten

A.	*Arenaria*
A. s.	*A. serpyllifolia*
C.	*Cerastium*
C. a.	*C. arvense*
C. b.	*C. brachypetalum*
C. f.	*C. fontanum*
C. g.	*C. glomeratum*
C. s.	*C. semidecandrum*
C. t.	*C. tomentosum*
H.	*Holosteum*
H. u.	*H. umbellatum*
M.	*Minuartia/ Moehringia/ Myosoton*
M. a.	*Myosoton aquaticum*
M. h.	*Minuartia hybrida*
M. t.	*Moehringia trinervia*
S.	Stellaria
S. a.	*S. alsine*
S. g.	*S. graminea*
S. h.	*S. holostea*
S. m.	*S. media*
S. n.	*S. nemorum*
Si.	*Silene*
Si. r.	*Si. rupestris*

Morphometrie

Cbb	Kronblattbreite
Cbfl	Kronblattfläche
Cbl	Kronblattlänge
Cbs	Kronblattspalte
DegSb	Degenerierte Staubblätter
Fkb	Fruchtknotenbreite
FkGrl	Fruchtknoten-Griffel-Länge
Fkl	Fruchtknotenlänge
Grl	Griffellänge
Grz	Griffelzahl
Kbb	Kelchblattbreite
Kbl	Kelchblattlänge
Sbl	Staubblattlänge
Sbz	Staubblattzahl

Reproduktion

FCR	Fluorochromatische Reaktion
FDA	Fluoreszindiacetat
PI	Propidium Iodid
PkAnth	Pollenkornzahl pro Anthere
PkBl	Pollenkornzahl pro Blüte
PkØ	Pollenkorndurchmesser
P/O-Rate	Pollen-Ovula-Rate
Povi	Pollenvitalität
SaBl	Samenanlagen pro Blüte

Bestäubungsversuche

AEF	Abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt
AS	Abgeschirmt, selbstbestäubt
AU	Abgeschirmt, unbehandelt
FU	Frei, unbehandelt

Mathematische Abkürzungen

DF	Diskriminanzfaktor
MW	Mittelwert
n	Anzahl der Proben
PWL	Partieller Wilks´ lambda
r	Maßkorrelationskoeffizient
SD	Standardabweichung

Sonstiges

GC-MS	Gaschromatographie mit Massenspektrometrie
HPLC	High Performance Liquid Chromatography
UV	Ultraviolett

1. Einleitung

1.1 Allgemeines

Die Untersuchung der Beziehungen zwischen Blüten und ihren Besuchern hat eine lange Tradition. Bereits 1793 publizierte Christian Konrad SPRENGEL sein berühmtes Buch „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“, womit er die Blütenbiologie als Wissenschaft begründete. Seine wichtigste Entdeckung war die gegenseitige Anpassung von Blüten und ihren Bestäubern, die ein halbes Jahrhundert später von Charles DARWIN (1862 a,b, 1876) aufgegriffen und weiter ausgeführt wurde. Gegen Ende des 19. Jahrhunderts versuchte eine Anzahl von Wissenschaftlern mit bewundernswerter Ausdauer und Beharrlichkeit, aber mit den beschränkten Auswertungsmöglichkeiten ihrer Zeit, diese von SPRENGEL qualitativ formulierte These quantitativ zu bestätigen. Die Untersuchungen von MÜLLER (1873, 1881), KNUTH (1898 – 1905), WILLIS & BURKILL (1895 – 1908), FRITSCH (1906 – 1933) und KNOLL (1926) um nur die Wichtigsten zu nennen, erbrachten eine Fülle von faktischen Informationen, die aber zum Teil immer noch auf eine umfassende Auswertung warten.

Erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts führten die enormen Erkenntnisse moderner Wissenschaftszweige wie der Physiologie, Cytologie, Biochemie, Genetik und Ökologie, sowie die stark verbesserten technischen Geräte und Auswertungsmethoden zu einem neuen Aufschwung innerhalb der Blütenbiologie. Die Untersuchungen beschränkten sich jedoch häufig auf sehr spezialisierte Tier-Pflanze-Interaktionen oder auf einzelne Pflanzengruppen, die sich aufgrund ihres Blütenbaues besonders dazu eigneten, gewisse Fragestellungen zu beantworten. Dies führte dazu, dass die große Mehrheit der Pflanzen mit unspezialisierten, mittelgroßen bis kleinen Blüten bisher nur wenig Aufmerksamkeit von Seiten der Blütenbiologen erfuhren (ELLIS & ELLIS-ADAM 1993). Auch die allgemein verbreitete Annahme innerhalb der Blütenbiologie, dass die Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und tierischen Bestäubern zu einer Spezialisierung tendieren, die im Konzept der „Bestäubungssyndrome“ besonders deutlich zum Ausdruck kommt (z. B. DELPINO 1868-1874, VOGEL 1954, VAN DER PIJL 1961, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979), trug dazu bei, dass Pflanzen, die sich in ihrer Blütenform nicht eindeutig dem einen oder anderen Bestäubungssyndrom zuordnen ließen, im Rahmen bestäubungsbiologischer Untersuchungen vernachlässigt, oder mangels besserer Lösungen unter dem Begriff der „Fliegenblumen“ oder „Schwebfliegenblumen“ zusammengefasst wurden. Erst in jüngster Zeit wurde erkannt, dass Bestäubungssyndrome von starker Spezialisierung bis hin zu einer extremen Generalisierung

reichen, wobei eine moderate Generalisierung der Bestäubungssyndrome weit eher die Regel als die Ausnahme darstellt (JORDANO 1987, ELLIS & ELLIS-ADAM 1993, HERRERA 1996, OLLERTON 1996, 1998, WASER et al. 1996, HINGSTON & MCQUILLAN 2000, JOHNSON & STEINER 2000, OLESEN 2000).

Häufig sind es gerade Arten mit solch einem generalistischem Bestäubungssyndrom, die bestandsbildend in Wiesen-, Wald- und Ruderalvegetationen auftreten und hier als wichtige Lebensgrundlage für eine große Anzahl verschiedenster Insektenarten fungieren (PROCTOR et al. 1996). Um die Bedeutung generalistischer Bestäubungssysteme für diese Lebensräume besser verstehen zu können, ist es daher wichtig, die bestäubungsbiologischen Untersuchungen innerhalb dieser Vegetationstypen auszuweiten. Diese Ausweitung kann zum einen von einzelnen Arten auf ganze Pflanzengesellschaften erfolgen, zum anderen aber auch von einzelnen Arten auf ganze Gattungen oder Unterfamilien innerhalb einer Pflanzengruppe.

Für bestäubungsbiologische Untersuchungen auf höherer taxonomischer Ebene ist in Mitteleuropa die Familie der Caryophyllaceae besonders gut geeignet. Die Caryophyllaceae sind mit 86 Gattungen und ca. 2200 Arten vorwiegend in den temperaten Zonen der nördlichen Hemisphäre verbreitet (BITTRICH 1993). Innerhalb der Familie lassen sich drei Unterfamilien unterscheiden: Caryophylloideae, Alsinoideae und Paronychioideae (PAX & HOFFMANN 1934). Im Hinblick auf die Bestäubungsbiologie ist innerhalb der Caryophyllaceae ein deutlicher Übergang von relativ kleinen, offenen, unscheinbaren Blüten mit leicht zugänglichem Nektar und einem sehr generalistischen Bestäubungssyndrom (Paronychioideae, Alsinoideae) hin zu großen, röhrenförmigen, auffällig gefärbten und duftenden Blüten mit tief verborgenem Nektar und einem eher spezialisierten Bestäubungssyndrom (Caryophylloideae) zu beobachten (PAX 1927, FRIEDRICH 1979). Die oben dargestellte Tendenz bei blütenbiologischen Untersuchungen innerhalb der letzten 50 Jahre lässt sich innerhalb der Caryophyllaceae sehr schön nachvollziehen. Während die Bestäubungsbiologie der großblütigen, auffälligen Arten aus der Unterfamilie der Caryophylloideae unter verschiedenen Gesichtspunkten bereits von mehreren Autoren ausführlich untersucht wurde (BAKER 1961, BRANTJES 1976, AIZEN et al. 1990, PETTERSON 1992, ERHARDT & JÄGGI 1995, DESFEUX et al. 1996, JÜRGENS et al. 1996, LASSÉRE et al. 1996, JÜRGENS 1997, MAYER 1997, GRETHER 1998, WITT et al. 1999, WOLFF et al. 1999, MAYER & GOTTSBERGER 2000, SCHMIED 2000, JÜRGENS et al. 2002a,b, BOPP, 2002), liegen zur Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie mitteleuropäischer Alsinoideae- und Paronychioidae-Arten bisher noch keine neueren, vergleichenden Untersuchungen vor, auch wenn einzelne Vertreter in verschiedener Hinsicht zum Teil recht gut untersucht sind (z. B.

MCNEILL 1962, ZANDONELLA 1967, SALISBURY 1974, UGBOROGHO 1974, 1977, LEVESQUE & BURGER 1982, CHINAPPA & MORTON 1984, WYATT 1984 a-c, 1986, CAMPBELL 1985, ANKEI 1989, SAKAI et al. 1989, STRYKSTRA 1989, LUNDQUVIST 1990, 1994, 1995, EMERY et al. 1994, CHRISTAL et al. 1997, KOBAKHIDZE & GAMTSEMLIDZE 1997, NORMAN et al. 1997, WELLER et al. 1998, GRUNDT et al. 1999, KHALAF & STACE 2000, FISHMAN 2001, MAYER & GOTTSBERGER 2002, SCHAEFER 2002). Dabei bilden gerade die unscheinbaren Vertreter aus den Gattungen *Arenaria, Cerastium* und *Stellaria* einen wichtigen Bestandteil unserer einheimischen Ruderalflora und sind in mitteleuropäischen Au- und Mischwaldgesellschaften so häufig, dass sie mehrfach als Charakterarten zur Vegetationsbeschreibung herangezogen wurden (RUNGE 1994). Um diese Lücke zu schließen stand die vergleichende bestäubungs- und reproduktionsbiologische Untersuchung von 16 mitteleuropäischen Alsinoideae-Arten im Zentrum der vorliegenden Untersuchung.

1.2 Taxonomie und Verbreitung der Alsinoideae

Traditionell wird die Familie der Caryophyllaceae in die Unterfamilien Paronychioideae, Alsinoideae und Caryophylloideae unterteilt. Aufgrund ihrer gleichartigen Embryonalentwicklung kann angenommen werden, dass Alsinoideae und Caryophylloideae monophyletischen Ursprungs sind. Die Paronychioideae weisen dagegen eine andere Embryonalentwicklung auf und sind somit gesondert zu betrachten. Die Chromosomenzahl macht eine Ableitung der Caryophylloideae von hochentwickelten Alsinoideae wahrscheinlich (BITTRICH 1993).

Innerhalb der Alsinoideae unterscheidet BITTRICH (1993) fünf Triben, zum einen die sehr viele Gattungen und Arten umfassenden Alsineae und zum anderen die jeweils sehr typenarmen Pycnophylleae, Geocarpeae, Habrosieae und Scleranthеae. Mit Ausnahme der strauchförmigen, auf Hawaii endemischen Gattungen *Schiedea* und *Alsinodendron* handelt es sich bei allen Vertretern der Alsinoideae um Kräuter mit ausgebreiteten, mehr oder weniger rispig verzweigten Stängeln. Häufig kommt auch Polster- oder Rasenbildung vor. Die Blätter sind meist gegenständig und bei einigen Arten starr und spitz stechend. Die Blüten sind wie bei allen Caryophyllaceae ursprünglich fünfzählig mit freien, bei offenen Blüten mehr oder weniger abstehenden Kelchblättern. Die fünf Kronblätter sind unscheinbar und zum Teil stark reduziert ohne auffällige Schaufunktion. An der abaxialen Basis der episepalen Staubblätter finden sich Nektarien von sehr unterschiedlicher Gestalt. Die Fruchtblätter sind zu einem Fruchtknoten verwachsen, wobei die Fruchtblattzahl nicht immer der Gliederanzahl in den äußeren Organkreisen entspricht. Die Anzahl der meist freien Griffel entspricht immer der

Fruchtblattzahl. Mit Ausnahme einiger weniger Gattungen, die Schließfrüchte besitzen, handelt es sich bei den Früchten der Alsinoideae um mehrsamige Kapseln, die mit gleich vielen oder doppelt so vielen Zähnen aufspringen wie Fruchtblätter vorhanden sind.

Die Verbreitung der Alsinoideae erstreckt sich von der gemäßigten Zone der nördlichen Halbkugel, in der sie ihre Hauptverbreitung erreichen, über die Hochgebirge der Tropen bis in die antarktischen Gebiete. Ein deutliches Verbreitungszentrum besitzen sie in den Hochgebirgen Europas und Zentralasiens. Auch im Mittelmeergebiet und im vorderasiatischen Wüsten- und Steppengebiet sind sie sehr reich entwickelt. Innerhalb der Alsinoideae findet sich eine größere Zahl kosmopolitischer Arten. Viele dieser Arten sind weit verbreitete Ruderalpflanzen und Ackerwildkräuter und verdanken ihre weltweite Verbreitung einer Verschleppung durch den Menschen (FRIEDRICH 1979).

1.3 Biologie der Alsinoideae

Die meisten Vertreter der Alsinoideae sind in ihrer Morphologie und Physiologie sehr variabel (UGBOROGHO 1974, FRIEDRICH 1979, MACDONALD et al. 1984, MACDONALD & CHINNAPPA 1989, BRIGGS et al. 1991, EMERY et al. 1994). Dies erleichtert zwar die Anpassung der Pflanzen an ein sich veränderndes Umfeld, führt aber oft zu erheblichen Problemen bei der Bestimmung und der eindeutigen Zuordnung einzelner Individuen zu Arten und Unterarten (PETERSON 1936, WHITEHEAD & SINHA 1967, FELINER 1994, BRYSTING & BORGEN 2000, BRYSTING & ELVEN 2000). Auch die Ausbildung der Blütenorgane wird von dieser Variabilität beeinflußt (KRAFT 1916, SALISBURY 1974, HILL et al. 1992).

Die Alsinoideae sind wie alle Caryophyllaceae vorwiegend entomophil. Bisher wurden vor allem kleine Käfer, kleine, unspezialisierte Bienen und Fliegen aus den Familien Muscidae, Syrphidae und Empididae als Hauptblütenbesucher beobachtet (MÜLLER 1881, KNUTH 1898-1905, FRITSCH 1906-1933). Die unscheinbaren Blüten der kleinblütigeren Arten sind jedoch auch bei günstiger Witterung nur wenige Stunden geöffnet. Sie schließen sich nachts und bei schlechter Witterung (KNUTH 1898-1905, PETERSON 1936, SALISBURY 1974). In Verbindung mit Homogamie oder nur sehr schwach ausgeprägter Proterandrie kommt es somit gerade bei kleinblütigen Alsinoideae häufig zu spontaner Autogamie und Kleistogamie (KNUTH 1898-1905, LOEW 1899, TURKINGTON et al. 1980). In einigen Arten wird spontane Autogamie durch nastische Staubblattbewegungen zusätzlich begünstigt (SCHULZ 1906a). Die vegetative Vermehrung erfolgt bei diesen, meist annuellen Arten über Ausläuferbildung und Bewurzelung der bodennahen Nodien (UGBOROGHO 1977, TURKINGTON et al. 1980).

Mehrjährige Arten bilden im zweiten Jahr aus den Nodien der überwinternden Ausläufer neue Triebe aus (ANKEI 1989).

Neben den kleinblütigen Ruderal- und Hochgebirgspflanzen kommen innerhalb der Unterfamilie auch großblütigere Arten vor, die eher an feuchte, schattige und nährstoffreiche Standorte wie Wälder, Wiesen und Wegränder angepaßt sind. Diese werden in der Literatur oft als fakultativ bis obligat xenogam beschrieben und sind damit auf eine Pollenübertragung durch Insekten angewiesen (UGBOROGHO 1977, CHINNAPPA & MORTON 1984, LUNDQVIST 1990, HILL et al. 1992, LUNDQVIST 1994, 1995, MAGNUSSEN et al. 1997). Da diese Arten häufig bestandsbildend vorkommen, stellen sie mit ihren offenen Blüten im Frühjahr eine wichtige Nahrungsquelle für unspezialisierte Insekten dar. Die vegetative Vermehrung kann bei diesen, meist mehrjährigen Arten, durch Rhizombildung erfolgen (CHINNAPPA & MORTON 1984).

Die Befähigung zu spontaner Autogamie und zur Ausbildung kleistogamer Blüten ist auf den Ruderalstandorten und im Hochgebirge, wo ein Großteil der kleinblütigen Alsinoideae-Arten vorkommen, von besonderem Vorteil, da hier Insekten als Blütenbesucher aufgrund der ungünstigen äußeren Bedingungen häufig ausbleiben. Auch die Eignung vieler kleinblütiger Arten als Pionierpflanzen wird durch diese spontane Autogamie und Kleistogamie begünstigt (SALISBURY 1974). Schnelle Keimung und schnelles Wachstum, sowie kurze Reproduktionszeiten und eine kurze Lebensdauer sind neben der bereits erwähnten morphologischen und physiologischen Variabilität als zusätzliche Anpassungen an sich schnell verändernde Umweltbedingungen zu sehen (BAKER 1974).

Die in ihrer Biologie mit Abstand am besten untersuchte Art innerhalb der Alsinoideae ist die Vogelmiere *Stellaria media* (L.) VILL. Diese unscheinbare Art ist als bedeutendes Ackerunkraut auf der ganzen Welt verbreitet und besonders gut an ihre sich schnell verändernde Umwelt angepaßt (REINÖHL 1903, MATZKE 1932, HITZER 1935, PETERSON 1936, HASKELL 1949, LYRE 1957, SALISBURY 1964, 1974, VAN DER VEGTE 1978, TURKINGTON et al. 1980, VERKLEIJ et al. 1980, SOBEY 1981, CHRISTAL et al. 1997).

1.4 Fragestellung

Obwohl die Alsinoideae einen ganz wesentlichen Bestandteil der mitteleuropäischen Flora darstellen und sowohl im Hochgebirge und auf Ruderalstandorten als auch in Au- und Mischwaldgesellschaften in großer Individuenzahl auftreten, beschränken sich die blütenbiologischen Untersuchungen innerhalb dieser Unterfamilie, nach den ausführlichen Arbeiten von KNUTH (1898-1905), hauptsächlich auf vereinzelte Bestäuberbeobachtungen

oder auf reproduktionsbiologische Fragestellungen einzelner, relativ großblütiger Arten (z. B. WYATT 1984a-c, 1986, SAKAI et al. 1989, HILL et al. 1992, LUNDQVIST 1990, 1994, 1995, NORMAN et al. 1997, WELLER et al. 1998, GRUNDT et al. 1999, KHALAF & STACE 2000, FISHMAN 2001). Neuere vergleichende Untersuchungen zur Blütenbiologie der Alsinoideae fehlen dagegen völlig.

Im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit stand deshalb eine allgemeine, vergleichende, bestäubungs- und reproduktionsbiologische Charakterisierung verschiedener mitteleuropäischer Alsinoideae-Arten. Es sollte geklärt werden, ob sich innerhalb der Alsinoideae verschiedene blütenökologische Typen herausgebildet haben und wie sich diese morphologisch und reproduktionsbiologisch charakterisieren lassen. Ein Vergleich mit der, in dieser Hinsicht bereits recht gut untersuchten Unterfamilie der Caryophylloideae sollte helfen, die bestäubungsbiologischen Vorgänge innerhalb der Familie der Caryophyllaceae besser zu verstehen.

Insgesamt wurden 16 Arten aus sieben Gattungen der Alsinoideae an verschiedenen Standorten in der Nähe von Ulm, im Allgäu, in Vorarlberg und in den Tiroler Alpen untersucht. Die Standorte lagen entlang eines Höhenstufengradienten zwischen 460 und 2000 m ü. NN. Da einzelne Arten an mehreren Standorten beobachtet wurden, waren 33 Populationen in die Untersuchung mit einbezogen. Zur besseren Vergleichbarkeit wurden die Blüten aller Populationen zunächst morphologisch charakterisiert. Anschließend erfolgte eine ausführliche reproduktionsbiologische Charakterisierung anhand der Pollen-Ovula-Rate. Zusätzlich wurden Abschirmungsexperimente durchgeführt, die Pollenvitalität getestet und Keimungsversuche gemacht. Untersuchungen zu Blütenfarbe, UV-Malen, Nektarzusammensetzung und Duftproduktion vervollständigten das bestäubungs- und reproduktionsbiologische Gesamtbild der untersuchten Arten. Ausführliche Bestäuberbeobachtungen an verschiedenen Standorten und zu unterschiedlichen Tageszeiten und Witterungsbedingungen dienten der Verifizierung der gefundenen Ergebnisse und ergänzen die in der Literatur gefundenen Einzelbeobachtungen. Auf die Rolle unscheinbarer Blütenbesucher wie Thysanopteren und Ameisen wurde dabei besonders geachtet, da diese als potentielle Pollenüberträger bisher häufig übersehen wurden.

2. Material

2.1 Beschreibung der untersuchten Gattungen und Arten

Die in der vorliegende Arbeit untersuchten Arten zählen ohne Ausnahme zum Tribus Alsineae und hier zu den Subtriben Arenariinae und Sagininae, wie sie von RABELER & BITTRICH (1993) definiert wurden. Innerhalb dieser Subtriben existieren nach MCNEILL (1962) drei mehr oder weniger gut erkennbare Gruppen, die nicht notwendigerweise ihrem natürlichen Verwandtschaftsgrad entsprechen. Hierbei handelt es sich um die *Stellaria-Cerastium* Gruppe (zu der neben diesen Gattungen auch die Gattungen *Myosoton, Holosteum, Moenchia* und wahrscheinlich *Pseudostellaria* zählen), die *Sagina* Gruppe (inklusive der Gattung *Colobanthus*) und die *Arenaria* Gruppe (einschließlich der Gattungen *Minuartia* und *Moehringia*). Alle hier untersuchten Arten gehören entweder der *Stellaria-Cerastium* Gruppe oder aber der *Arenaria* Gruppe an. Die folgende Beschreibungen der in die Untersuchung mit einbezogenen Gattungen und Arten richten sich nach FRIEDRICH (1979), BITTRICH (1993) und LAUBER & WAGNER (1996).

Die Gattung *Cerastium*

Die Gattung *Cerastium* beinhaltet ein- und mehrjährige, meist behaarte Kräuter. Ihre Sproßachsen sind gabelartig verzweigt. Die zwittrigen Blüten stehen in endständigen, lockeren Dichasien oder seltener einzeln. Sie sind in der Regel fünfzählig mit weißen, bis zur Mitte zweispaltigen Kronblättern und einem einfächrigen, meist aus fünf Fruchtblättern verwachsenen Fruchtknoten mit fünf freien Griffeln. Die Fruchtkapseln sind zylindrisch oder kegelförmig. Sie sind meist hornartig gekrümmt, länger als der Kelch und springen mit zehn kurzen Zähnen an der Spitze auf. Die Gattung ist mit 110 Arten in der nördlichen Hemisphäre und den Hochgebirgen der Tropen verbreitet. Ihr Entwicklungszentrum liegt in Eurasien, wo der größte Teil der Sippen vorkommt. Von den in Europa beheimateten Sippen sind einzelne weit verbreitete Ruderalpflanzen oder Ackerwildkräuter, so auch die in der vorliegenden Arbeit näher untersuchten Arten *C. glomeratum* und *C. fontanum* ssp. *triviale* (Abb. 1). Eine weit verbreitete großblumige Art ist *C. arvense*, die genauso näher untersucht wurde, wie *C. tomentosum*, eine weitere sehr großblütige Art, die häufig als Zierpflanze in unseren Gärten gehalten wird. Zudem wurden die sehr kleinblütigen Arten *C. semidecandrum* und *C. brachypetalum* in die Untersuchungen mit einbezogen.

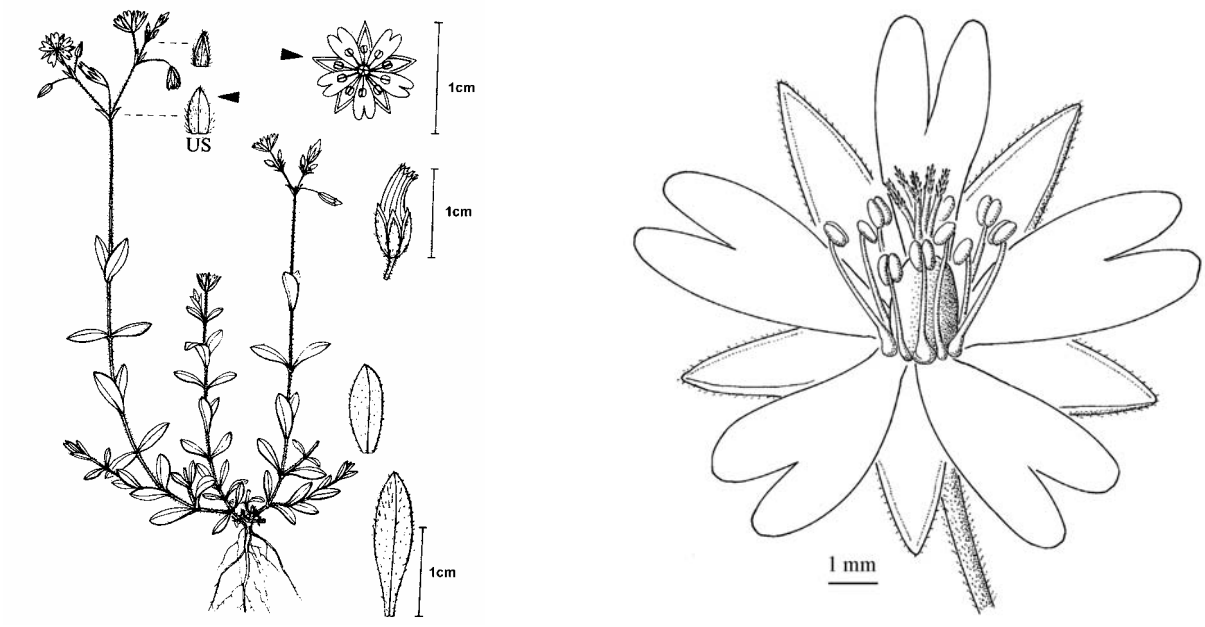


Abb. 1: *Cerastium fontanum* ssp. *triviale* (HARTM.) GREUT. et BURD. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze.

Die Gattung *Holosteum*

Die Gattung *Holosteum* beinhaltet insgesamt nur sechs Arten, von denen ausschließlich *Holosteum umbellatum* in Europa vorkommt. *Holosteum umbellatum* (Abb. 2) ist ein einjähriges oder einjährig überwinterndes, 3-25 cm hohes Kraut mit ein- bis mehrstängliger, bläulichgrün überlaufener Achse. Die Stängel sind aufsteigend bis aufrecht, stielrund, kahl und am Grunde rosettig beblättert. Die zwittrigen Blüten stehen in endständigen Trugdolden an ungleich langen Blütenstielen. Sie sind fünfzählig mit verkehrt eiförmigen, weißen, vorne unregelmäßig zerschlitzten Kronblättern die doppelte Kelchblattlänge erreichen. Auf dem eiförmigen, aus drei Fruchtblättern verwachsenen Fruchtknoten stehen drei freie Griffel. Die länglich-eiförmige Kapsel ist ebenfalls länger als der Kelch und springt meist mit sechs Zähnen auf. *Holosteum umbellatum* kommt vereinzelt in offenen Pioniergesellschaften auf trockenen, relativ kalkarmen Böden vor und ist unter anderem gemeinsam mit *Erophila*- und *Cerastium*-Arten in Mauerpfeffer-Schafschwingel-Rasen (Festuco-Sedetalia) zu finden.

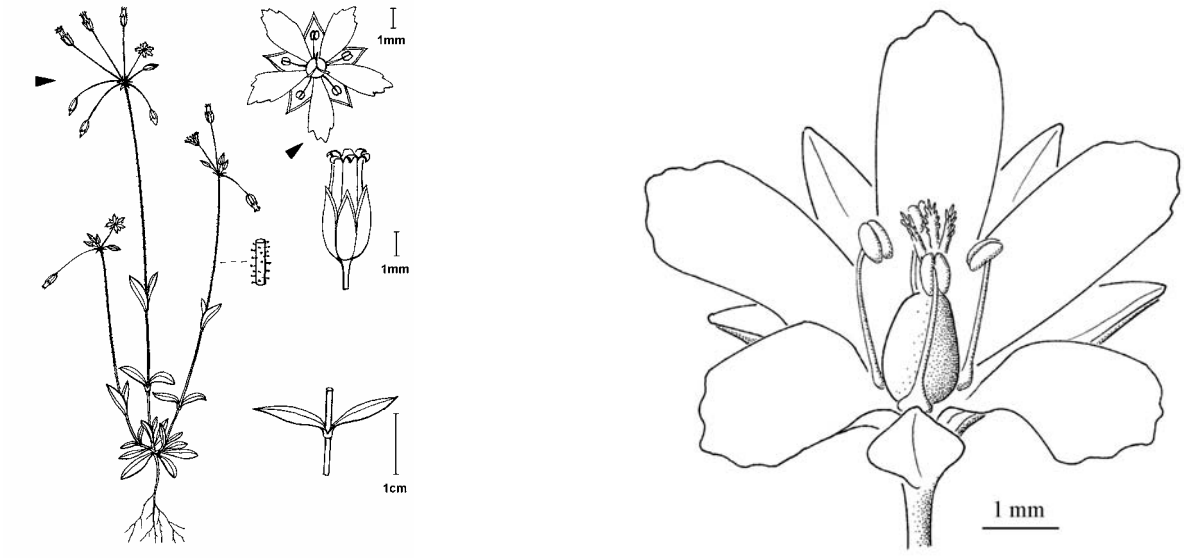


Abb. 2: *Holosteum umbellatum* L. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze.

Die Gattung *Myosoton*

Die Gattung *Myosoton* umfasst nur eine einzige Art, *Myosoton aquaticum*, die in ihrem Habitus stark an *Stellaria nemorum* erinnert. Sie unterscheidet sich von dieser aber deutlich durch den fünfzähligen Fruchtknoten und dementsprechend durch die fünf langen Griffel. *Myosoton aquaticum* (Abb. 3) ist ein 15-45 cm hohes Kraut mit ausläuferartig kriechender, ästiger, bleicher, zerbrechlicher Grundachse. Diese kann an den knotigen Gelenken zuweilen wurzeln und blühende oder nicht blühende Triebe tragen. Die Blüten sind trichterförmig bis glockig und stehen in lockeren, beblätterten Dichasien. Die zarten, aufrechten Blütenstiele sind dicht drüsig behaart und nach dem Verblühen herabgeschlagen. Die krautigen Kelchblätter sind ebenfalls drüsig behaart. Die weißen Kronblätter sind 1,5 mal so lang wie der Kelch und fast bis zum Grunde zweiteilig. Die Blüten enthalten zehn Staubblätter und fünf Griffel, die auf dem aus fünf Fruchtblättern verwachsenen Fruchtknoten stehen. Die Fruchtkapseln sind eiförmig, etwas länger als der Kelch und öffnen sich mit fünf, an der Spitze zweizähnigen, Klappen. Die Art ist in Europa und im gemäßigten Asien verbreitet und stellt eine Charakterart der Flußufer-Unkrautgesellschaften dar.

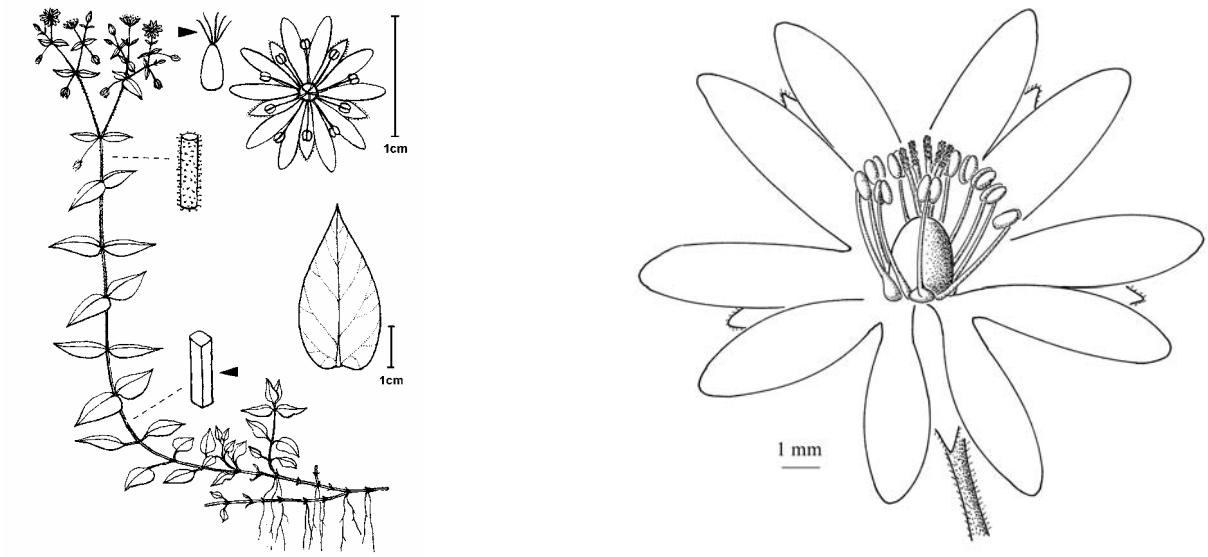


Abb. 3: *Myosoton aquaticum* (L.) MOENCH. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze.

Die Gattung *Stellaria*

Die Gattung *Stellaria* vereinigt ein- oder mehrjährige Kräuter mit locker aufsteigendem oder dicht rasigem, bisweilen klimmendem Habitus. Die Sprossachsen brechen an den unteren Knoten sehr leicht ab. Die meist zwittrigen Blüten stehen in lockeren Trugdolden. Die Blüten sind fünfzählig mit krautig bleibenden, zur Fruchtzeit der Kapsel anliegenden Kelchblättern und weißen, tief ausgerandeten, zweiteiligen oder zweispaltigen Kronblättern, die oft auch reduziert sein können. Der Fruchtknoten besteht aus drei verwachsenen Fruchtblättern auf denen drei freie Griffel sitzen. Die kugeligen bis ellipsoidischen, vielsamigen Kapseln springen mit sechs Klappen auf. Das Entwicklungszentrum der Gattung *Stellaria* liegt in den Gebirgen des östlichen Zentralasiens. Mit Ausnahme einiger weniger Arten wie der Vogelmiere (*Stellaria media*), die durch menschlichen Einfluss kosmopolitisch verbreitet sind, ist Eurasien als Hauptverbreitungsgebiet zu nennen. Neben *Stellaria media* wurden *Stellaria alsine* als weitere kleinblütige Art und die drei großblütigen Arten *Stellaria holostea*, *Stellaria nemorum* und *Stellaria graminea* (Abb. 4) bestäubungs- und reproduktionsbiologisch untersucht.

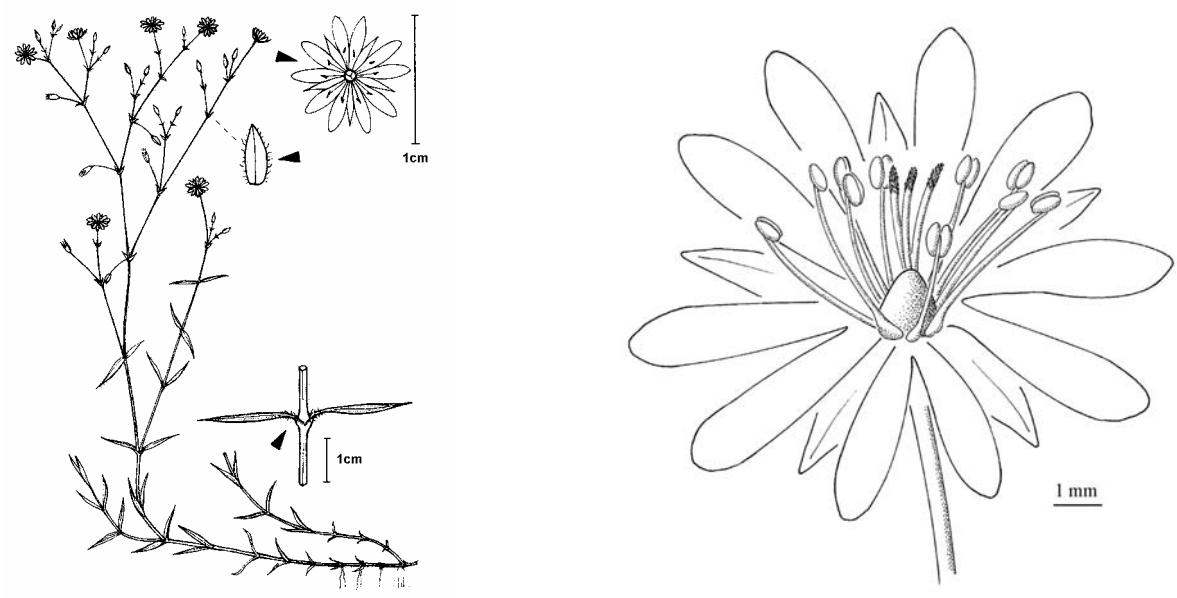


Abb. 4: *Stellaria graminea* L. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze.

Die Gattung *Arenaria*

Bei Vertretern der Gattung *Arenaria* handelt es sich meist um ein- bis zweijährige, kleine, locker verzweigte oder niederliegende Kräuter. Die fünfzähligen Blüten sind klein, mit krautigen, aufrechten Kelchblättern und weißen, nicht oder nur geringfügig ausgerandeten Kronblättern. Der einfächrige Fruchtknoten wird meist von drei Fruchtblättern gebildet denen ebenso viele kurze, freie Griffel aufsitzen. Die birnenförmigen, harten Kapseln öffnen sich immer mit der doppelten Zahl von Zähnen, wie Fruchtblätter vorhanden sind. Die Gattung ist mit 200 Arten in allen Gebieten der Erde mit Ausnahme Australiens zu finden. Ihr Verbreitungszentrum liegt im Mittelmeergebiet, ihr Verbreitungsschwerpunkt in der kalten Zone der nördlichen Hemisphäre. In die Untersuchung wurde die in Mitteleuropa überall häufige Art *Arenaria serpyllifolia* (Abb. 5) einbezogen.

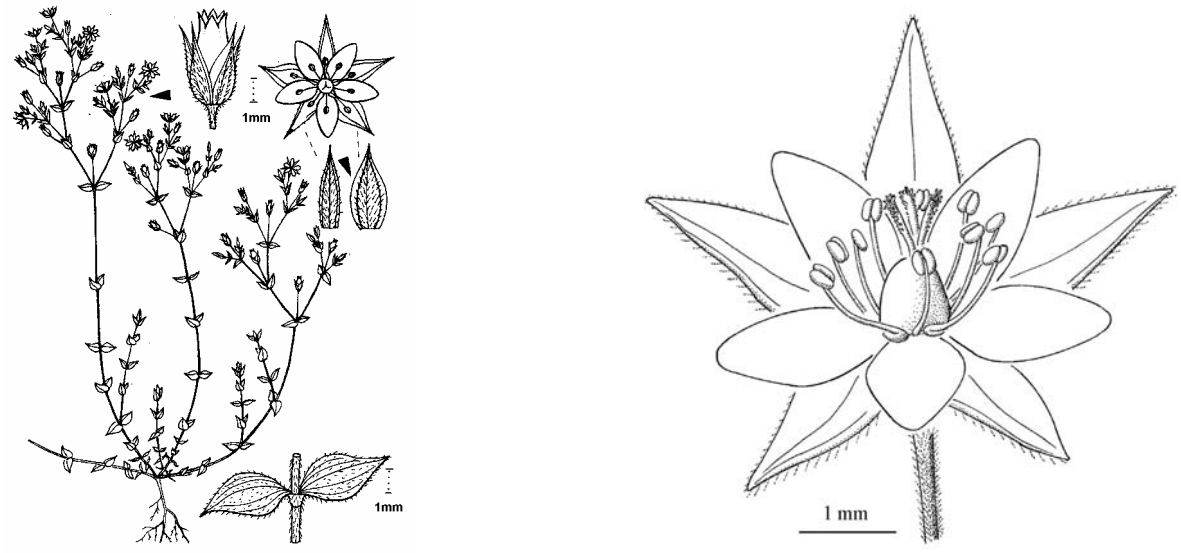


Abb. 5: *Arenaria serpyllifolia* L. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze.

Die Gattung *Minuartia*

In der Gattung *Minuartia* finden sich ein- oder mehrjährige, reich verzweigte, aufrechte oder niederliegende, oft polsterbildende Kräuter. Die fünfzähligen zwittrigen Blüten sind zu gabelig verzweigten, lockeren oder knäulig gedrängten Trugdolden vereinigt. Die freien Kelchblätter sind trockenhäutig und spitz, die Kronblätter ungeteilt oder seicht ausgerandet und weiß, grünlich oder rötlich gefärbt. Der Fruchtknoten besteht aus drei, miteinander verwachsenen Fruchtblättern auf denen drei freie Griffel sitzen. Die länglich-eiförmige Kapsel springt mit drei Klappen auf. Das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung *Minuartia* liegt im Mittelmeergebiet und den angrenzenden Gebirgen. Insgesamt ist diese Gattung mit ca. 100 Arten in der ganzen nördlichen Hemisphäre verbreitet. Davon wurde die Art *Minuartia hybrida* (Abb. 6) in der vorliegenden Arbeit näher untersucht.

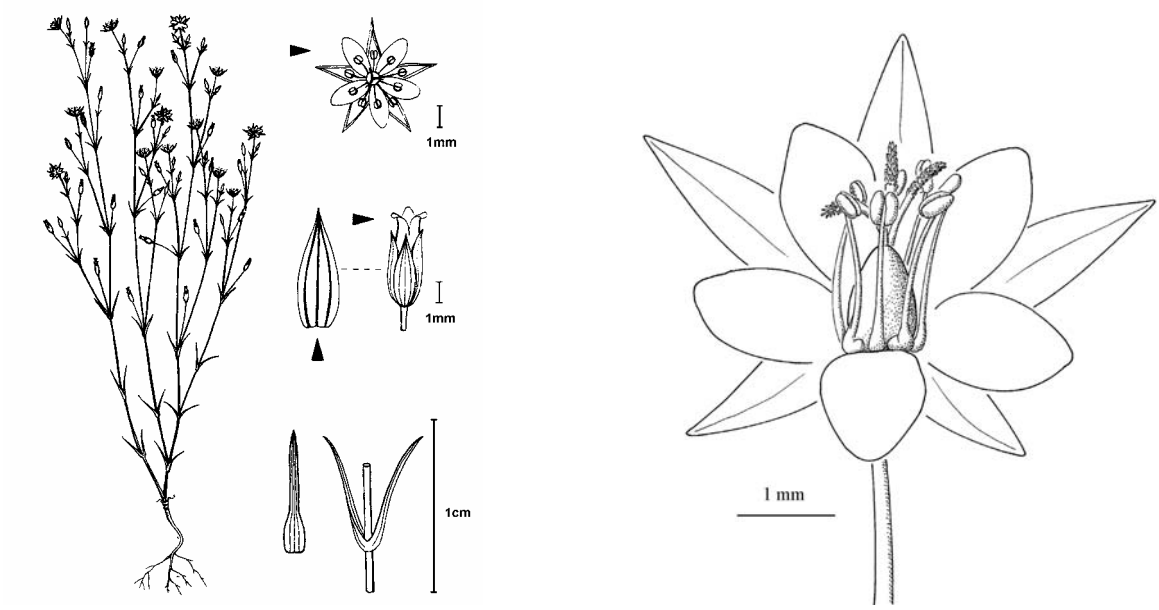


Abb. 6: *Minuartia hybrida* (VILL.) SCHISCH. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze.

Die Gattung *Moehringia*

Vertreter der Gattung *Moehringia* sind einjährige bis ausdauernde, oft rasen-, polster- oder girlandenbildende Kräuter bis Halbsträucher. Die zwittrigen, vier- oder fünfzähligen Blüten stehen einzeln oder in lockeren, endständigen Zymen. Sie besitzen vier oder fünf freie, aufrechte, krautige Kelchblätter, und vier oder fünf weiße, ganzrandige Kronblätter. Der eiförmige bis kugelige einfächrige Fruchtknoten besteht meist aus zwei bis drei verwachsenen Fruchtblättern und ist von einem Drüsenring umgeben. Die wenigen Samenanlagen stehen an einer kurzen Zentralplazenta. Auf dem Fruchtknoten sitzen zwei bis drei freie Griffel. Die Kapsel ist eiförmig bis kugelig und springt meist mit vier oder sechs nach außen gebogenen Zähnen auf. Die Gattung hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in Süd- und Mitteleuropa, wo sie insgesamt mit 20 Arten vorkommt. In der vorliegenden Arbeit wurde die in Laub- und Nadelmischwäldern verbreitet vorkommende Art *Moehringia trinervia* (Abb. 7) näher untersucht.

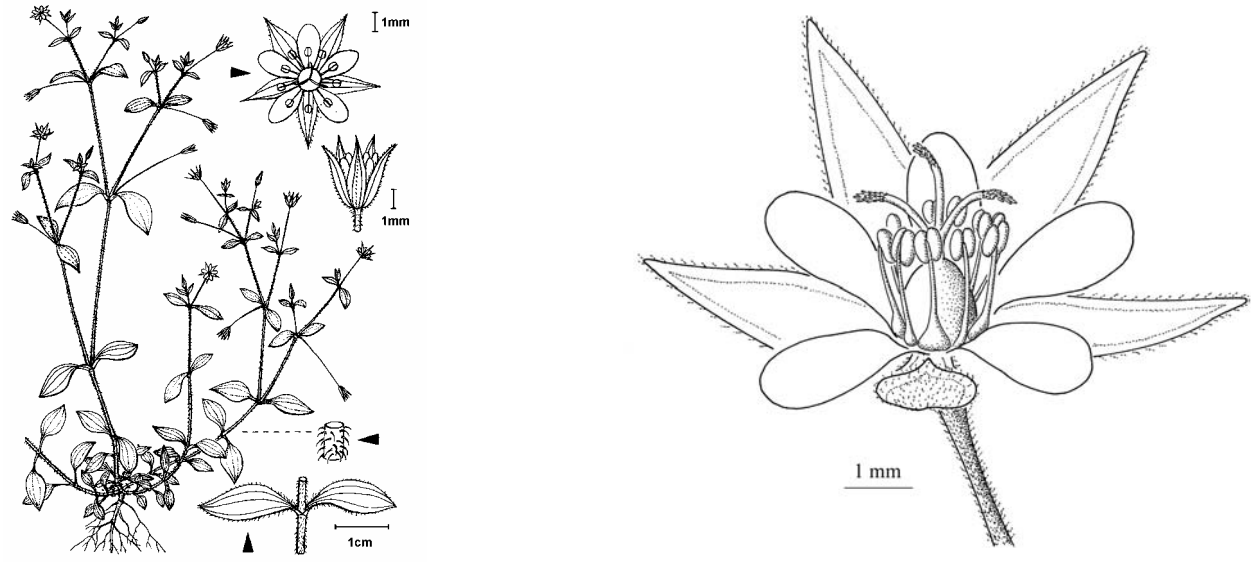


Abb. 7: *Moehringia trinervia* (L.) CLAIRV. Zeichnung links aus SCHUBERT et al. (1991), Zeichnung rechts G. Hintze.

Silene rupestris

Zum Vergleich und zur besseren Einschätzung der gefundenen Ergebnissen wurde zusätzlich zu den untersuchten Alsinoideae-Arten auch eine kleine, weißblühende Art aus der Unterfamilie der Caryophylloideae bestäubungs- und reproduktionsbiologisch untersucht. Es handelte sich dabei um *Silene rupestris* (Abb. 8), eine kleine, ein- bis zweijährige weiß blühende, alpine Staude, die zusammen mit *C. arvense* am Standort Obergurgl vorkommt und deren Blütengröße in etwa den untersuchten Alsinoideae-Arten entspricht. Die Blüten von *Si. rupestris* sind in der Regel zwittrig und protandrisch. MÜLLER (1881) beschreibt in den Zwitterblüten jedoch eine männliche, eine zwittrige und eine weibliche Blühphase, so dass die Möglichkeit zu spontaner Autogamie besteht. Die Art ist in den Hochgebirgen des westlichen Südeuropas und Mitteleuropas sowie im ganzen südlichen und mittleren Skandinavien verbreitet.

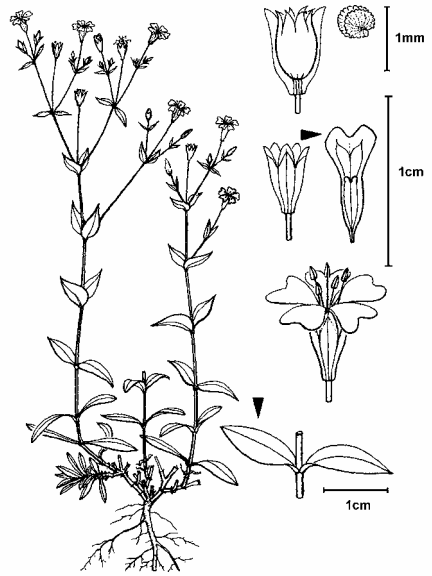


Abb. 8: *Silene rupestris* L. Zeichnung aus SCHUBERT et al. (1991).

2.2 Beschreibung der Standorte

Die untersuchten Standorte liegen auf verschiedenen Höhenstufen (von 468 bis 2000 m ü. NN) im süddeutschen Raum, in Vorarlberg und in den Ötztaler Alpen in Tirol (Abb. 9).

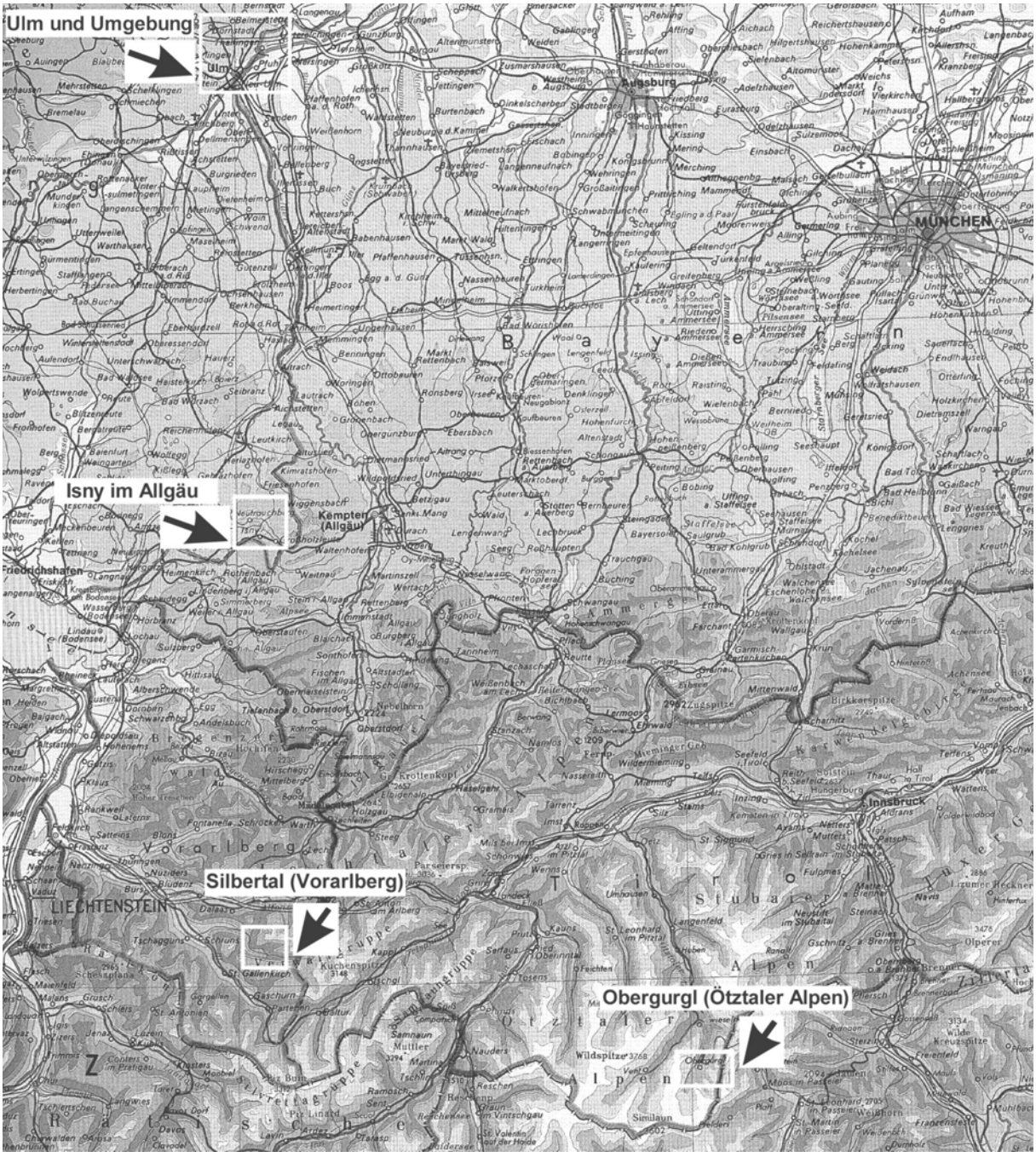


Abb. 9: Geographische Übersichtskarte von Süddeutschland und Österreich mit den eingezeichneten Standorten.

Standorte in Ulm und Umgebung

In Ulm und Umgebung wurden Untersuchungen an insgesamt sechs Standorten durchgeführt (Abb. 10): Auf der Anzuchtfläche und dem Freigelände des Botanischen Gartens Ulm, dem Güterbahnhof Ulm, am Radweg Neu-Ulm - Wiblingen, in der Hinteren Laushalde und in Göttingen bei Langenau.

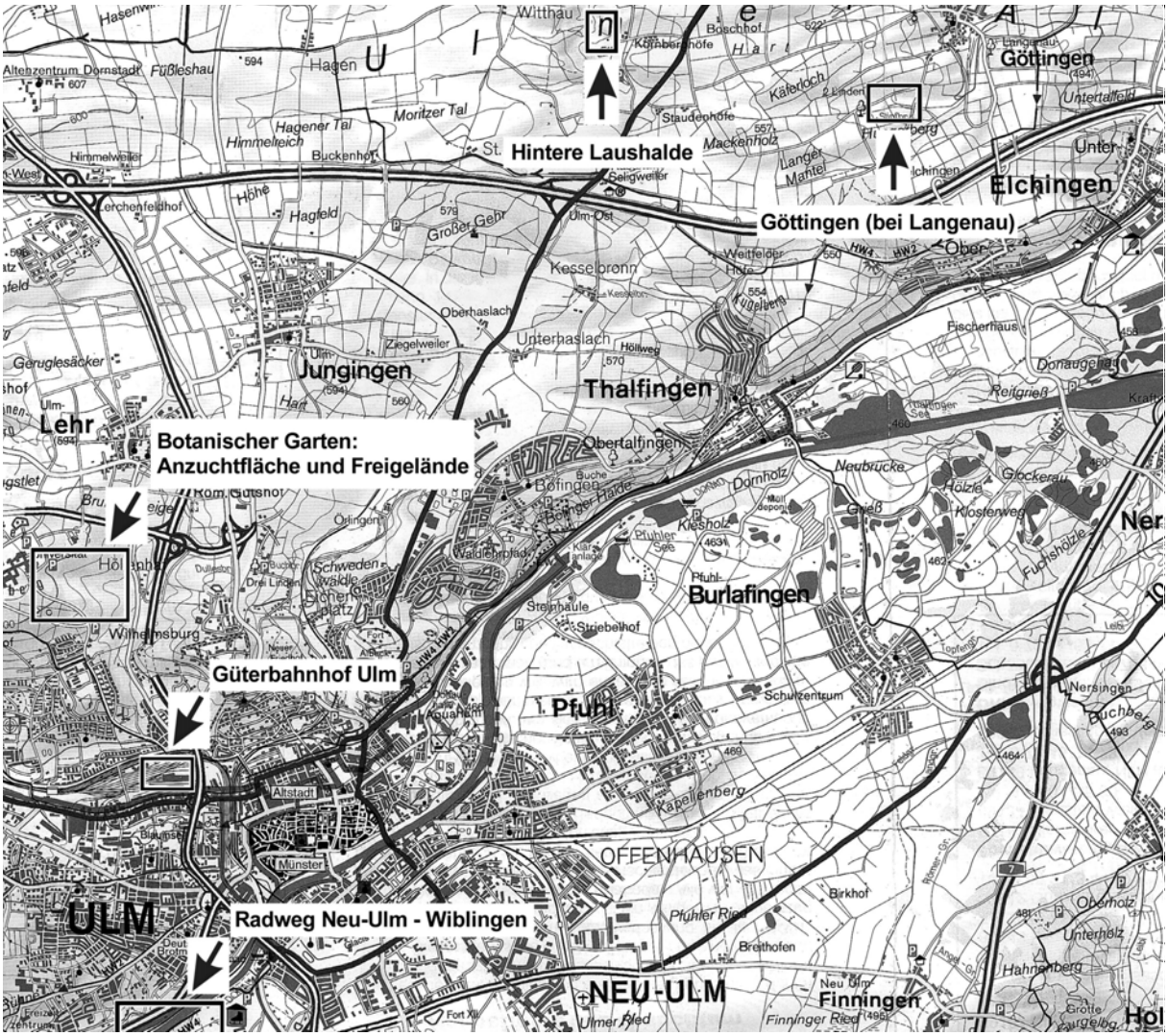


Abb. 10: Karte von Ulm und Umgebung, in der die verschiedenen Standorte in und um Ulm eingezeichnet sind.

Die Anzuchtfläche des Botanischen Gartens Ulm (48°20' n. B. / 10°00' ö. L.; 620 m ü. NN) liegt zwischen der Universität Ulm und dem Science Park I (Abb. 10). Die Anzuchtfläche grenzt an ihrer Süd-, Ost- und Nordseite an ein größeres Waldgebiet (Abb. 11a). Die Westseite wird vom Gewächshauskomplex des Botanischen Gartens begrenzt. Dieser ist wiederum durch einen schmalen Waldstreifen vom Parkplatzkomplex des

Universitätshauptgebäudes getrennt. Die Populationen, die hier untersucht wurden, standen auf Beeten inmitten vieler anderer angezogener Zier- und Wildpflanzen.

Das Freigelände des Botanischen Gartens Ulm erstreckt sich südöstlich der Universität vom Eselsberg bis ins Lehrer Tal (Abb. 10). Die Untersuchungsfläche lag im südlichen Teil des Freigeländes in unmittelbarer Nähe einer Streuobstwiese, die eine für Glatthafergesellschaften typische Artenzusammensetzung aufweist (Abb. 11b).



(**a**) (**b**)

Abb. 11: Anzuchtfläche (**a**) und Freigelände (**b**) des Botanischen Gartens Ulm.

Der Güterbahnhof Ulm (48°20' n. B. / 10°00' ö. L.; 480 m ü. NN) liegt nordwestlich des Stadtzentrums von Ulm in unmittelbarer Nähe des Blaubeurer Tors (Abb. 10). Die eigentliche Untersuchungsfläche befand sich neben einem stillgelegten Gleis am südlichen Rand des Grundstücks (Abb. 12a). Sie war nach Westen zu geöffnet und im Osten von einer verlassenen Verladehalle begrenzt. Die Vegetation an der Untersuchungsfläche wurde zu den Untersuchungszeitpunkten von den Arten *Cardamine hirsuta, Saxifraga tridactylites, Capsella bursa-pastoris, Taraxacum officinale* und *Cerastium semidecandrum* dominiert. Der Standort wurde Mitte des Jahres 2002 geräumt und durch Gebäude der Firma IKEA überbaut.

Der Radweg von Neu-Ulm nach Wiblingen führt direkt am südlichen Donauufer entlang durch ein Auwaldgebiet (Abb. 10, Abb. 12b). Der Untersuchungsstandort lag entlang der Uferböschung des Radweges zwischen Donaubad und Illerspitze (48°20' n. B. / 10°00' ö. L.; 468 m ü. NN). Die Ufervegetation setzte sich aus *Urtica dioica, Lamium maculatum, Aegopodium podagraria, Ranunculus acris, Taraxacum officinale, Galeobdolon luteum, Cerastium fontanum, Stellaria nemorum* und *Petasites albus* zusammen.



(**a**) (**b**)

Abb. 12: Güterbahnhof Ulm (**a**) und Radweg Neu Ulm – Wiblingen (**b**).

Das Untersuchungsgebiet hintere Laushalde befindet sich 10 km nordöstlich von Ulm, nahe der Autobahn A8, an der Bundesstraße 19 zwischen Ulm und Langenau hinter dem Ortsteil Albeck-Kornberghöfe (48°27' n. L. / 10°02' ö. L.; 555 m ü. NN) (Abb. 10). Die untersuchten Populationen lagen an einem westexponierten Abhang des Kornberges der von einem, für Kalkstandorte typischen, Mauerpfeffer-Schafschwingel-Rasen bedeckt ist (Abb. 13a).

Das Dorf Göttingen liegt in einer Talsenke 15 km nordöstlich von Ulm (48°28' n. B. / 10°05' ö. L.; 493 m ü. NN) (Abb. 10). Die untersuchte Pflanzenpopulation befand sich an einer Böschung rechter Hand entlang eines geteerten Feldweges der in südwestlicher Richtung aus dem Dorf herausführt (Abb. 13b). Die Vegetation war eine typische Saumgesellschaft, die von *Urtica dioica, Lamium album, Galium aparine, Galium pratense, Anthriscus sylvestris* und *Phleum pratense* dominiert wurde.



(**a**) (**b**)

Abb. 13: Hintere Laushalde (**a**) und Wegrand in Göttingen (bei Langenau) (**b**).

Standorte in Isny im Allgäu

Im Allgäu bei Isny wurden an den beiden Standorten Rotmoos und Rimpach Untersuchungen durchgeführt (Abb. 14).

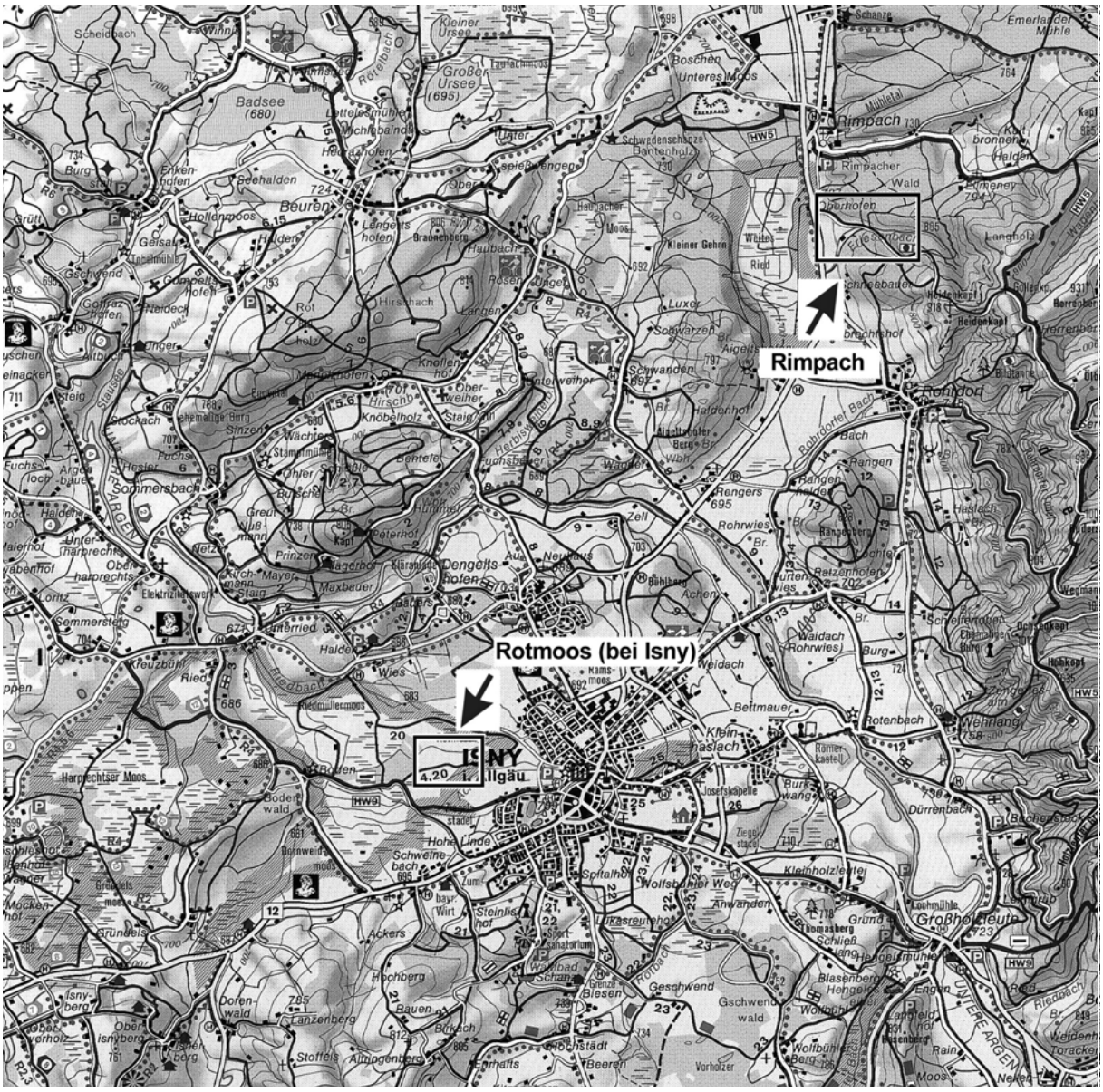


Abb. 14: Karte von Isny und Umgebung, in der die Standorte Rotmoos und Rimpach eingezeichnet sind.

Das Landschaftsschutzgebiet Rotmoos liegt westlich der Stadt Isny im Allgäu (47°40' n. B. / 10°03' ö. L.; 750m) (Abb. 14). Innerhalb des Gebietes wurden mehrere Arten auf zwei Standorten näher untersucht. Beim Standort „Rotmoos-Wiese“ handelt es sich um eine Nasswiese, die zu den Untersuchungszeitpunkten von *Carex versicaria, Filipendula ulmaria, Caltha palustris, Cardamine pratensis, Silene dioica, Silene flos-cuculi, Cerastium fontanum*

und *Ranunculus acris* dominiert wurde (Abb. 15a). Sie ist nach Süden zu offen und an ihrem Nordrand durch einen Fichtenforst begrenzt. Der Standort „Rotmoos-Wald“ liegt in einem erhöht gelegenen Buchen-Tannenwald.

Der Ort Rimpach liegt an der Bundesstraße 10 von Isny nach Leutkirch zwischen Rohrdorf und Friesenhofen (47°45' n. B. / 10°04' ö. L., 700 m ü. NN) (Abb. 14). Der Standort der untersuchten Freilandpopulation liegt entlang des Waldwanderweges zwischen Rohrdorf und Rimpach (Abb. 15b). Die Vegetation entsprach einer typischen Saumgesellschaft in der zum Untersuchungszeitpunkt die Arten *Dactylus glomerata, Alopecurus pratensis, Phleum pratense, Galium mollugo, Urtica dioica, Origanum vulgare, Achillea millefolium* und *Stellaria graminea* dominierend waren.



(**a**) (**b**)

Abb. 15: Rotmoos (bei Isny) (**a**) und Rimpach (**b**).

Standort im Silbertal (Vorarlberg)

Die Ortschaft Silbertal liegt westlich von Schruns in Vorarlberg in Österreich (47°05' n. B. / 09°55' ö. L.; 1000 m ü. NN). Die untersuchten Pflanzen fanden sich entlang des Wanderweges von Silbertal zum Wirtshaus „Felimännle“. Die Vegetation am Untersuchungsstandort war eine typische arktisch-alpine Hochstaudenflur in der *Petasites albus, Cicerbita alpina, Stellaria nemorum, Saxifraga rotundifolia, Viola biflora, Aegopodium podagraria* und *Athyrium filix-femina* die am häufigsten anzutreffenden Arten waren.

Standort in Obergurgl (Ötztaler Alpen)

Die Ortschaft Obergurgel liegt am oberen Ende des Ötztals in Tirol in Österreich (46°50' n. B. / 11°03' ö. L.; 2000 m ü. NN). Die untersuchten Populationen befanden sich entlang des Rundwanderweges „Beilstein“, der durch eine hochalpine Rasen- und Zwergstrauchvegetation charakterisiert ist.



Abb. 16: Obergurgl (Ötztaler Alpen).

3. Methoden

3.1 Morphologische Charakterisierung der Blüten

Um die Blüten der untersuchten Alsinoideae-Arten vergleichen zu können, wurden sie zunächst morphologisch charakterisiert. Die morphologischen Daten halfen dabei, erste Anhaltspunkte zum Reproduktionssystem der untersuchten Arten zu erhalten und einen Überblick über deren bestäubungsbiologische Einnischung innerhalb der Unterfamilie zu gewinnen. Dabei wurden zum Einen die Blütenorgane gezählt und zum Anderen die für die Bestäubungsvorgänge wichtigen Teile vermessen (Tab. 1, Abb. 17). Dies waren z. B. die Kelchblattlänge und –breite sowie die Kronblattlänge und –breite als Maß für die Schaufunktion der Blüten und, zusammen mit dem Blütendurchmesser, für die Zugänglichkeit des Nektars. Eine wichtige funktionelle Rolle bei der Bestäubung spielen auch Staubblattlänge und Länge der Fruchtknoten-Griffel-Partie, sowie die räumliche Stellung dieser Organe zueinander. Pro Population wurden jeweils 20 Blüten vermessen. Da die Blüten in den meisten Fällen homogam oder nur leicht protandrisch waren, wurde auf eine Einteilung in unterschiedliche Altersklassen verzichtet.

Tab. 1: Morphologische Merkmale zur Charakterisierung der untersuchten Arten.

Gemessenes Merkmal	**Abkürzung**	**Gemessenes Merkmal**	**Abkürzung**
Anzahl degenerierter Staub-	DegSb	Kelchblattbreite	Kbb
blätter (Staminodien)		Kelchblattlänge	Kbl
Blütendurchmesser	Ø	Kronblattbreite	Cbb
Fruchtknotenbreite	Fkb	Kronblattfläche	Cbfl
Fruchtknoten-Griffel-Länge	FkGrl	Kronblattlänge	Cbl
Fruchtknotenlänge	Fkl	Länge der Kronblattspalte	Cbs
Griffellänge	Grl	Staubblattlänge	Sbl
Griffelzahl	Grz	Staubblattzahl	Sbz

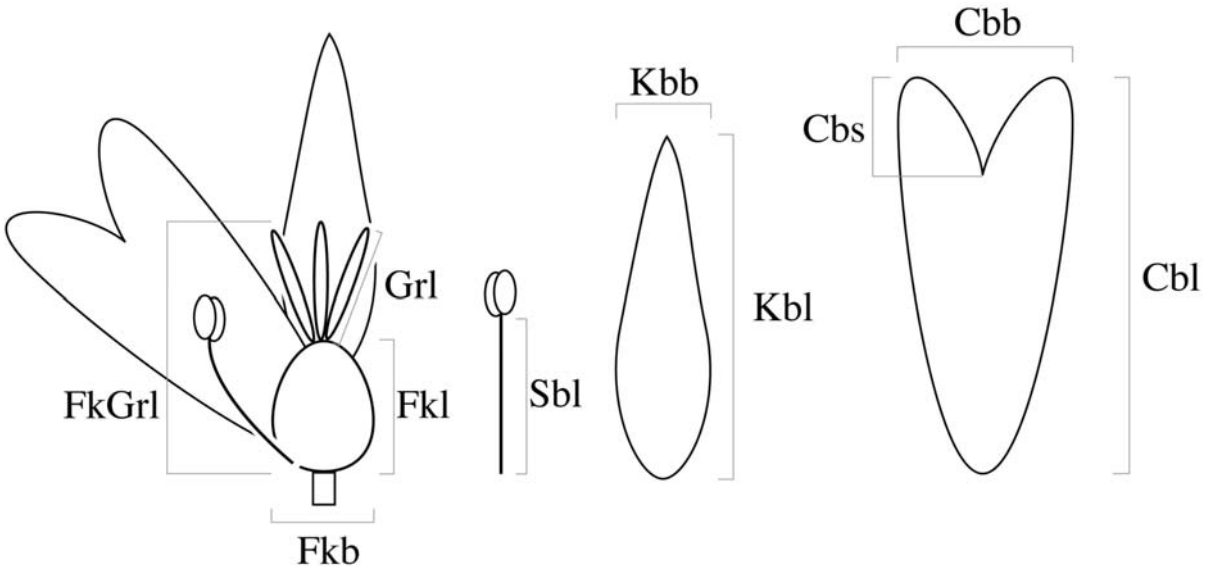


Abb. 17: Schema der vermessenen morphologischen Blütenmerkmale. Zeichnung G. Hintze.

Der Blütendurchmesser der untersuchten Arten wurde direkt im Freiland mit Hilfe eines Lineals bestimmt. Anschließend wurden Knospen, geöffnete Blüten und reife, noch geschlossene Samenkapseln in 70%igen Ethanol fixiert und aufbewahrt. Die weitere Vermessung der Blütenmerkmale erfolgte im Labor unter einer Stereolupe (Leica Wild M10) mit Hilfe von Millimeterpapier. Hierbei wurde in den intakten Blüten zunächst die Staubblattzahl, die Anzahl degenerierter Staubblätter und die Griffelzahl bestimmt. Anschließend wurden die einzelnen Blütenorgane isoliert und getrennt vermessen. Die auf Austrocknung sehr empfindlich reagierenden Kelch-, Kron- und Staubblätter, sowie die vom Fruchtknoten abgetrennten Griffel wurden zur besseren Handhabung auf einem Objektträger in einem Tropfen Glycerin ausgebreitet und eingebettet. Von den in Mehrzahl vorhandenen Blütenorganen (Kelchblätter, Kronblätter, Staubblätter und Griffel) wurde pro Blüte jeweils nur ein zufällig ausgewähltes Organ vermessen. Die Messungen erfolgten immer an der breitesten bzw. längsten Stelle des vermessenen Organs. Eingerollte Griffel wurden entrollt und in ihrer ganzen Länge vermessen. An den Staubblättern wurde die gesamte Filamentlänge von der Staubblattbasis bis zur Ansatzstelle der Antheren vermessen. Die Fruchtknotenlänge und Griffellänge jeder einzelnen Blüte wurde addiert, um ein Maß für den Abstand zwischen den äußersten weiblichen Empfängnisorganen und dem Blütengrund zu erhalten.

3.2 Reproduktionsbiologische Charakterisierung der Blüten

Die morphologische Charakterisierung kann nur erste Hinweise zum Reproduktionssystem der untersuchten Arten geben. Um Gewissheit zu bekommen und um die Arten auch im Hinblick auf ihre generative Fortpflanzung richtig einordnen zu können, muss auf die morphologische eine reproduktionsbiologische Charakterisierung der Blüten folgen (Tab. 2). Dazu wurde unter anderem die Pollen-Ovula-Rate bestimmt, die oft in direktem Zusammenhang mit der generativen Fortpflanzung steht. Das so festgestellte, „theoretische" Reproduktionssystem der untersuchten Arten wurde durch Bestäubungsexperimente verifiziert. Untersuchungen zur Pollenvitalität und zur Keimfähigkeit der Samen sowie zum relativen Anteil der in die Reproduktion investierten oberirdischen Pflanzenteile und der Gesamtbestäubungseffektivität lieferten zusätzliche Informationen zur besseren Interpretation der Ergebnisse.

Tab. 2: Reproduktionsbiologische Merkmale zur Charakterisierung der untersuchten Arten.

Gemessenes Merkmal	**Abkürzung**
Pollenkorndurchmesser	PkØ
Pollenkornzahl pro Anthere	PkAnth
Pollenkornzahl pro Blüte	PkBl
Anzahl der Samenanlagen pro Blüte	SaBl
Pollen-Ovula-Rate	P/O-Rate
Reproduktionssystem nach CRUDEN (1977)	Reproduktionssystem
Pollenvitalität (FCR)	Povi

3.2.1 Bestimmung der P/O-Rate nach CRUDEN (1977)

Im Mittelpunkt der reproduktionsbiologischen Charakterisierung stand die Bestimmung der Pollen-Ovula Rate, die nach CRUDEN (1977) das Reproduktionssystem der Blütenpflanzen widerspiegelt. Unter Pollen-Ovula-Rate versteht CRUDEN (1977) das Verhältnis der Pollenkornzahl zur Anzahl der Samenanlagen in einer zwittrigen Blüte. Um die Reproduktionssysteme der untersuchten Arten zu charakterisieren, wurde daher die jeweilige Anzahl der Pollenkörner pro Blüte und die Anzahl der Samenanlagen bestimmt. Da sowohl die Pollenkorngröße als auch die Größe der Narbenfläche im Verhältnis zur effektiven Bestäuberoberfläche die Pollen-Ovula-Rate beeinflussen (CRUDEN & MILLER-WARD 1981) wurden diese Merkmale ebenfalls in die reproduktionsbiologische Charakterisierung mit

aufgenommen, wobei die Pollenkorngröße quantitativ bestimmt wurde, während die Beschaffenheit der Narbenoberfläche und die Anzahl der Narbenpapillen nur qualitativ in die Diskussion der Ergebnisse mit einbezogen wurde. Insgesamt wurden 20 Blüten pro Population untersucht.

Um sicher zu gehen, dass die vollständige Pollenkornzahl noch in den Antheren vorhanden war, erfolgte die Bestimmung der Pollenkornzahl nur an geschlossenen Antheren aus Knospen, die kurz vor der Anthese standen. Pro Knospe wurden die Pollenkörner von einer Anthere aus dem inneren Staubblattkreis und einer Anthere aus dem äußeren Staubblattkreis vollständig herauspräpariert. Anschließend wurden die Pollenkörner in filtrierte, 0,9%ige isotone Salzlösung überführt. Mit Hilfe eines Zellzähl- und Analysesystems (CASY®1, Model TT, Schärfe System GmbH Reutlingen) konnten die Pollenkörner dann sehr einfach gezählt und die Pollenkorngröße bestimmt werden. Zur Berechnung der Pollenkornzahl pro Blüte wurden die Werte gemittelt und mit der Antherenzahl der jeweiligen Blüte multipliziert. Waren die Pollenkornmengen zu gering, um mit dem Zellzähl- und Analysesystem bestimmt zu werden, so wurde der Pollenkorninhalt jeder Anthere unter dem Mikroskop (Zeiss ICS Standard 25) oder unter der Stereolupe (Leica MZ 6) von Hand ausgezählt. Die Pollenkorndurchmesser der entsprechenden Populationen wurden dann im Rasterelektronenmikroskop (Zeiss DSM 942) ermittelt.

Zur Bestimmung der Ovulazahl wurden stets die selben Knospen verwendet, deren Antheren auch zur Bestimmung der Pollenkornzahl entfernt worden waren. Die Samenanlagen der jeweiligen Knospen wurden unter der Stereolupe aus dem Fruchtknoten herauspräpariert und gezählt. Die Berechnung der Pollen-Ovula-Rate erfolgte für jede Blüte nach folgender Formel:

P/O = Pollenkornzahl pro Blüte/Anzahl der Samenanlagen pro Blüte

Die qualitative Bestimmung der Narbenflächen und der Papillenanzahl pro Griffel erfolgte im Rasterelektronenmikroskop (Zeiss DSM 942). Hierzu wurden pro Population 20 Blüten zum Entwässern in FDA (Formaldehyddimethylacetat) gegeben. Nach einigen Tagen wurden die Blüten nach dem „Critical-Point-Verfahren“ getrocknet, auf Präparattischchen montiert und mit Gold besputtert. Während der Präparation wurde darauf geachtet, dass die papillösen Narbenflächen gut sichtbar waren. Eventuell störende Blütenorgane wurden vor dem Besputtern vorsichtig mit einer feinen Pinzette entfernt. Pro Blüte wurde mindestens ein Griffel gerastert, digital fotografiert, abgespeichert und später ausgewertet.

3.2.2 Bestäubungsexperimente

Das anhand der morphologischen und reproduktionsbiologischen Charakterisierung festgestellte, theoretische Reproduktionssystem der untersuchten Arten wurde durch Abschirmungs- und Handbestäubungsversuche verifiziert. Als Maßstab diente der relative Frucht- und Samenansatz der zwischen den verschiedenen Versuchsansätzen vergleichend ausgewertet wurde. Der relative Fruchtansatz berechnete sich aus dem Anteil der gereiften Früchte in Bezug auf die Gesamtzahl aller im Rahmen des jeweiligen Versuchsansatzes behandelten Blüten einer Art. Der relative Samenansatz der jeweiligen Versuchsansätze ergab sich aus der mittleren Anzahl der reifen Samen pro Blüte in bezug auf die mittlere Anzahl der Samenanlagen einer Blüte der gleichen Art. Insgesamt wurden folgende Versuchsansätze durchgeführt: Test auf spontane Autogamie (AU = abgeschirmt, unbehandelt), Test auf Selbstkompatibilität (AS = abgeschirmt, selbstbestäubt), Test auf Fremdbestäubung (AEF = abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt). Der mittlere Frucht- und Samenansatz von unbehandelten Freilandpopulationen (FU = frei, unbehandelt) wurde als Referenzwert herangezogen.

Es wurde versucht in jeden Versuchsansatz (FU, AU, AS und AEF) mindestens 20 Blüten von unterschiedlichen Pflanzenindividuen mit einzubeziehen. Dies konnte aus methodischen Gründen (Anzahl der zur Verfügung stehenden Blüten) jedoch meist nur für die Ansätze FU und AU konsequent durchgeführt werden.

Test auf spontane Autogamie

Um die Arten auf spontane Autogamie zu testen, wurden pro Art mehrere Triebe durch ein mit einem Nylonstrumpf überzogenes Drahtgestell vor Besuchern abgeschirmt. Die Drahtgestelle wurden regelmäßig kontrolliert, um das Eindringen von Kleininsekten, wie z. B. Ameisen, zu verhindern. Vor der Abschirmung wurden alle geöffneten Blüten an den Trieben entfernt. Die an den abgeschirmten Trieben belassenen Knospen durchliefen ihre gesamte Anthese ohne Bestäuberkontakt. Nach mehreren Wochen wurde der Samenansatz der abgeschirmten Blüten (AU) ausgewertet. War eine Abschirmung durch Drahtgestelle aufgrund des kriechenden Wachstums der Arten und der geringen Blütengröße nicht möglich, so wurden in Töpfen herangezogene Individuen in ein insektenfreies Glashaus überführt und dort bis zur Samenreife kultiviert.

Test auf Selbstkompatibilität

Zeigten die Arten im Test auf spontane Autogamie keinen oder nur sehr stark verringerten Fruchtansatz, so wurde im nächsten Schritt getestet, ob die Pflanzen zu einem gesteigerten Samenansatz fähig waren, wenn Eigenpollen durch einen Vektor auf die empfängnisbereiten Narben übertragen wurde. Der Versuchsansatz glich dem Versuchsansatz im Test auf spontane Autogamie. Allerdings wurden die abgeschirmten, offenen Blüten jetzt aktiv selbstbestäubt, indem Eigenpollen aus den Antheren mit Hilfe eines Zahnstochers auf die Narben der gleichen Blüte übertragen wurde. Im Anschluss an diese Behandlung wurden die Blüten wieder abgeschirmt und bis zur Samenreife unter Verschluss gehalten. Kurz bevor die Kapseln von selbst aufsprangen, wurden sie eingesammelt und der Samenansatz (AS) ausgewertet.

Test auf Fremdbestäubung

Arten die in den Test auf Selbstkompatibilität mit einbezogen waren, wurden nach Möglichkeit zusätzlich auch auf Fremdbestäubung getestet, um den maximal möglichen Samenansatz zu ermitteln. Hierzu wurden abgeschirmte Blüten zu Beginn der Anthese emaskuliert, um Eigenpollen von den Blüten fern zu halten. Zum Zeitpunkt der Narbenreife wurden die emaskulierten Blüten mit Fremdpollen bestäubt. Der Fremdpollen wurde Individuen der gleichen Art entnommen, die jedoch einer anderen Population entstammten als das getestete Individuum. Auch die so behandelten Blüten wurden wieder abgeschirmt und bis zur Auswertung des Samenansatzes (AEF) unter Verschluss gehalten.

Um die Ergebnisse der Bestäubungsexperimente besser einordnen und diskutieren zu können, wurde zusätzlich die Pollenvitalität der untersuchten Arten bestimmt, die Gesamtbestäubereffektivität nach KEARNS & INOUYE (1993) berechnet und die Pollenschlauchkeimung auf den Griffeln ermittelt. Keimungsversuche sollten helfen, Informationen über die Fitness (Keimfähigkeit) der in den jeweiligen Versuchsansätzen entstandenen Samen zu gewinnen.

3.2.3 Bestimmung der Pollenvitalität

Da nur vitale Pollenkörner zu einer erfolgreichen Befruchtung der Samenanlagen beitragen, können das Reproduktionssystem einer Art und auch die durchgeführten Bestäubungsexperimente nur dann richtig beurteilt werden, wenn der Anteil an nicht vitalen Pollenkörnern innerhalb einer Pflanzenpopulation bekannt ist. Die Bestimmung der Pollenvitalität erfolgte mit der Fluorochromatischen Methode nach HESLOP-HARRISON & HESLOP-HARRISON (1970) und GREISSEL (1989). Diese Methode ist nach MAYER & GOTTSBERGER (2000) am besten dazu geeignet, die Vitalität des dreizelligen Pollens der Caryophyllaceae realistisch widerzuspiegeln.

Die Fluorochromatische Reaktion (FCR) macht vitale Pollenkörner mit intakter Zellmembran durch eine enzymatische Reaktion sichtbar. Lebensfähige Pollenkörner besitzen eine normal funktionierende, permeable Membran. Unpolares Fluoreszindiacetat (FDA) kann ungehindert in die Zelle eindringen und wird dort durch Esterase zu polarem Fluoreszin hydrolysiert. Da das polare Fluoreszin die Zellmembran nicht mehr durchdringen kann, wird es in der Zelle angereichert und erscheint bei Blaulichtanregung unter dem Fluoreszenzmikroskop leuchtend grün. Letale Pollenkörner sind unter dem Fluoreszenzmikroskop nur schwer zu erkennen. Sie werden daher zur Kontrastverstärkung mit Propidiumiodid (PI) angefärbt. Dieser Farbstoff durchdringt die Membran toter Zellen und läßt die letalen Pollenkörner rot erscheinen.

Für die Stammlösung von Fluoreszindiacetat (Fluka Chemie-AG, Buchs CH) wurden 5 g/l in Aceton vollständig gelöst. Die für jeden Versuch frisch angesetzte Gebrauchslösung bestand aus 0,2 ml Stammlösung ad 10,0 ml Aqua bidest. Die Stammlösung von Propidiumiodid (Fluka Chemie-AG, Buchs CH) setzt sich aus 20 mg/l Aqua bidest. zusammen. Sie diente gleichzeitig als Gebrauchslösung. Die Stammlösungen von FDA und PI sind bei 4 °C mehrere Monate lang haltbar. Der Pollen wurde auf einen sauberen Objektträger gebracht und mit einer 10%igen Saccharoselösung versetzt. Eine Ruhepause von 15 Minuten ermöglicht bei dehydriertem Pollen die Quellung und Wiederherstellung der Membranfunktion. Dann erfolgt die Zugabe von je 2 Tropfen der FDA-Gebrauchslösung und der PI-Lösung. Nach 10 Minuten Färbezeit wird ein Deckglas auf den Objektträger aufgebracht und mit der 10%igen Saccharoselösung zwei bis drei Mal gespült. Die Auswertung erfolgte fluoreszenzmikroskopisch mit dem Leitz DMRB/E, ausgerüstet zur Durchlicht-Hellfeldmikroskopie sowie zur Auflicht Fluoreszenzmikroskopie. Es wurde eine Hg 50 W Höchstdrucklampe in Kombination mit dem Filtersystem I3 zur Blauanregung (BP

450-490, RKP 510, LP 520) verwendet. Ausgezählt wurde mit dem Objektiv PL FLUOTAR 20x/0,50.

Für den Vitalitätstest wurden nur Pollenkörner aus frisch geöffneten Blüten verwendet, die schnellstmöglich ins Labor gebracht wurden. Pro Population wurden jeweils 10 Proben ausgezählt. Eine Probe bestand aus dem gesamten Polleninhalt einer Anthere. Die Antheren wurden zehn verschiedenen Blüten von zehn verschiedenen Pflanzenindividuen einer Population entnommen. Der Pollen wurde auf einen Objektträger gebracht und wie oben beschrieben weiter behandelt. Zur Auswertung wurden pro Probe 20 Bildausschnitte unter dem Mikroskop gezählt und notiert, ob die Pollenkörner als vital oder letal zu werten waren. Um vergleichbare Ergebnisse zu erzielen, wurde für jede Probe die relative Anzahl der vitalen Pollenkörner bezogen auf die Gesamtmenge aller gezählten Pollenkörner berechnet.

3.2.4 Keimungsversuche

Samen die aufgrund von Selbstbestäubung entstanden sind, können wegen des fehlenden Genaustausches verringerte Keimungsraten und verlangsamte Keimung aufweisen. Dabei spielt es keine Rolle, ob die Samen aufgrund von spontaner Autogamie oder aufgrund von vektorenvermittelter Selbstbestäubung entstanden sind. Dieser „Fitnessverlust“ kann sich, tritt er über längere Zeiträume auf, negativ auf eine Pflanzenpopulation auswirken. Eine verringerte „Fitness“ kann durch Keimungsversuche nachgewiesen werden. Um dies für die untersuchten Pflanzenarten zu testen, wurden Samen aus allen unter 3.2.2 beschriebenen Versuchsansätzen nach entsprechender Vorbehandlung (kurzzeitiges Einfrieren) auf Agarplatten ausgesät. Diese wurden in einer Brutkammer unter mitteleuropäischen Tag/Nacht Bedingungen für das späte Frühjahr (Tag: 14h Licht, 18°C; Nacht: 10h Dunkel, 5°C) inkubiert. Sobald zwei grüne Kotyledonen ausgebildet waren galten die Samen als gekeimt. Die Tage von der Aussaat bis zur erfolgreichen Keimung wurden notiert und für die unterschiedlichen Versuchsansätze verglichen. Pro Art und Versuchsansatz wurden mindestens 20 Samen von verschiedenen Individuen in die Untersuchung mit einbezogen.

3.2.5 Gesamtbestäubungseffektivität und Pollenschlauchkeimung auf den Narben

Unter der Gesamtbestäubungseffektivität verstehen KEARNS & INOUYE (1993) das Verhältnis der Pollenkornanzahl auf der Narbe einer bestäubten Blüte zu der Gesamtpollenkornzahl einer Ursprungsblüte. Die so ermittelte Zahl liefert einen Hinweis darauf wie effektiv die Pollenübertragung innerhalb einer Population von statten geht. In welchem Maß die auf die

Narben gelangten Pollenkörner zu einer erfolgreichen Befruchtung der Samenanlagen beitragen, hängt von anderen Faktoren ab unter denen die Pollenvitalität sicherlich ein Schlüsselfaktor ist. Neben einer indirekten Bestimmung der Pollenvitalität wie in Kapitel 3.2.3 beschrieben, kann diese auch direkt bestimmt werden indem der Anteil der gekeimten Pollenkörner an der Gesamtzahl der auf die Narbe einer Blüte übertragenen Pollenkörner bestimmt wird.

Die Berechnung der Gesamtbestäubungseffektivität und die direkte Bestimmung der Pollenkeimungsraten auf den Narben wurden nur in Freilandpopulationen durchgeführt. Pro untersuchter Freilandpopulation wurden 20 offene, empfängnisbereite Blüten abgenommen und in 70%igem Alkohol konserviert. Im Labor wurden die Fruchtknoten mit den Griffel-Narben-Partien aus den Blüten herauspräpariert und über Nacht in 8 M NaOH (Fa. Merck, Darmstadt) eingelegt. Anschließend wurden sie mit 0,1% Anilinblau (Schmid GmbH & Co.) in 0,1 M K_3PO_4 (Fa. Merck, Darmstadt) mehrere Stunden angefärbt. Die Auswertung erfolgte mit einem Leitz DMRB/E Fluoreszenzmikroskop, ausgerüstet zur Durchlicht-Hellfeldmikroskopie sowie zur Auflicht-Fluoreszenzmikroskopie. Es wurde eine Hg 50 W Höchstdrucklampe in Kombination mit dem Filtersystem A2 zur UV-Anregung (BP 270-380, RKP 400, LP 430) verwendet. Zunächst wurden alle Pollenkörner auf der Griffel-Narben-Partie unter dem Durchlicht gezählt. Anschließend wurden die Pollenschläuche in den Griffel-Narben-Partien mittels Fluoreszenzmikroskopie sichtbar gemacht und gezählt. Anilinblau färbt die Kallose in den Pollenschläuchen. Vor allem die Kallosepfropfen, welche die Pollenschläuche von Zeit zu Zeit kurz hinter der Pollenschlauchspitze verschließen, um das Protoplasma am Zurückfließen zu hindern, leuchten bei UV-Anregung unter dem Fluoreszenzmikroskop bläulich-weiß und ermöglichen die Sichtbarmachung der Pollenschläuche im Griffelgewebe.

Für die Berechnung der Gesamtbestäubungseffektivität innerhalb einer Population wurden für jede Freilandpopulation die mittlere Anzahl der auf die Narben einer Einzelblüte übertragenen Pollenkörner berechnet und durch die mittlere Anzahl der pro Blüte gebildeten Pollenkörner dieser Population geteilt. Die direkte Pollenvitalität für jede Freilandpopulation ergab sich aus dem Anteil der gekeimten Pollenkörner an der mittleren Gesamtpollenkornzahl auf den Narbenlappen einer Einzelblüte der jeweiligen Population.

3.2.6 Trockengewicht der generativen und vegetativen Pflanzenteile

Um festzustellen wie viel „Energie“ die Pflanzen anteilmäßig in die Produktion ihrer photosynthetisch aktiven, vegetativen und generativen Organe steckt, wurde das Trockengewicht der jeweiligen Pflanzenteile ermittelt. Hierzu wurden pro Art jeweils zehn Individuen einer Population entnommen. Waren die Individuen aufgrund starker Ausläuferbildung zu groß, um als Ganzes entnommen zu werden, wurde stellvertretend je ein blühender Trieb pro Individuum entnommen. Im Labor wurden die Einzelindividuen bzw. die Einzeltriebe in ihre generativen und vegetativen Bestandteile getrennt und das Frischgewicht bestimmt. Nach mehrtägiger Trocknung der Pflanzenteile bei 60 °C in einem durchlüfteten Trockenschrank wurde das Untersuchungsmaterial nochmals gewogen, das Trockengewicht der generativen und vegetativen Pflanzenteile bestimmt und ihr jeweiliger relativer Anteil an der Gesamttrockenmasse der untersuchten Art berechnet.

3.3 Blütenfarbe

Die Blütenfarben spielen bei der geschlechtlichen Reproduktion von Pflanzen eine wichtige Rolle, da sie als Reizmittel zur Anlockung von Insekten dienen. Bestimmte Bestäubergruppen reagieren dabei spezifisch auf ganz bestimmte Blütenfarben (KEVAN 1983). Insekten können reflektiertes Licht verschiedener Wellenlängenbereiche als unterschiedliche Blütenfarben wahrnehmen. Dieses kann sowohl Wellenlängenbereiche umfassen, die von uns Menschen wahrgenommen werden, als auch kurzwelligere Bereiche, die für uns Menschen nicht mehr sichtbar sind. Insekten können dieses kurzwellige UV-Licht jedoch sehr wohl noch als Blütenfarbe erkennen und unterscheiden.

Die Blütenfarbe der in die Untersuchung mit einbezogenen Alsinoideae-Arten wurde mit Hilfe eines Farblexikons nach KORNERUP & WANSCHER (1981) bestimmt. Hierbei wurde bei diffusem Licht jeweils die Oberseite der Kronblätter mit den Farbfeldern des Farblexikons verglichen und einer Farbbezeichnung zugeordnet. Zur Bestimmung der UV-Male wurden die untersuchten Arten zunächst mit einem Schwarz-Weiß-Film fotografiert. Anschließend wurden die Pflanzen mit den gleichen Einstellungen durch einen UV-Durchlass-Filter (Schott UG 1, 300-400 nm) aufgenommen. Auf den mit dem Filter aufgenommenen Schwarz-Weiß-Fotos erscheint reflektiertes UV-Licht hell, während der restliche Wellenlängenbereich dunkel dargestellt wird.

3.4 Duft

Blütenduft dient, ebenso wie die Blütenfarbe, als Reizmittel zur Anlockung von Bestäubern (WILLIAMS 1983). Deshalb wurden auch Duftanalysen in die bestäubungs- und reproduktionsbiologische Charakterisierung der Arten mit einbezogen.

Die Blüten aller in der vorliegenden Arbeit untersuchten Alsinoideae-Arten waren nach menschlichem Ermessen duftlos. Um zu testen, ob die Blüten dennoch einen für Menschen eventuell nicht wahrnehmbaren Duft absondern, wurde eine Duftentnahme mittels Headspace-Technik durchgeführt. Unter dieser Technik versteht man den Einschluss von Blüten oder Infloreszenzen, um eine Konzentrierung des Blütenduftes zu erreichen. In der vorliegenden Arbeit wurden Polyacetat-Tüten zur Duftanreicherung verwendet. Vor der Anwendung wurde durch Entnahme einer Leerprobe sichergestellt, dass die verwendeten Tüten keine materialeigenen Duftstoffe (insbesondere Weichmacher) absondern. Die möglicherweise mit Duftkomponenten angereicherte Luft im Innern der Plastiktüte wurde etwa vier Stunden lang mit einer batteriebetriebenen Membranpumpe durch ein Glasröhrchen gepumpt (150 ml/min), welches zu gleichen Teilen mit Tenax TA (Maschengröße 40) und Carbotrap (Maschengröße 40) gefüllt war. Der Innendurchmesser des Glasröhrchens betrug 0,4 cm, die Länge 20 cm. Die Duftsubstanzen wurden mit 1 ml hochreinem Aceton aus dem Röhrchen eluiert und in speziell silanisierte Glasgefäße überführt, die im Kühlschrank gelagert wurden. Die Duftstoffanalyse erfolgte an der Universität Bayreuth mittels Gaschromatographie und anschließender Massenspektrometrie (GC-MS, Saturn 2000). Die Laufzeit der Proben betrug 30 min plus 3 min Vorlaufzeit. Die Ofentemperatur lag bei 60 °C, die Ionisierungstemperatur bei 200 °C. Bei der Säule handelte es sich um eine schwach polare, 30 m lange Säule der Fa. Compac.

Die Massenspektren der Substanzpeaks wurden mit einer Computerdatenbank (NIST-Bibliothek) verglichen und die so identifizierten Substanzen anhand einer Eichgerade auf Grundlage ihrer jeweiligen Retentionszeit und ihres Kovats Index (JENNINGS & SHIBAMOTO 1980) gegengeprüft. Zusätzlich wurden für alle von der Computerdatenbank identifizierte Substanzen Informationen in der Literatur und im Internet gesucht, um herauszubekommen, ob die jeweilige Substanz als Bestandteil von Blütendüften in Frage kommt oder ob sie als Verunreinigung gelten kann.

Eindeutig als Verunreinigung identifizierbare Substanzen wie Silanverbindungen, Fluor- und Chlorverbindungen, Oxirane und Hydroxylamin wurden nicht in die Liste der im Blütenduft gefundenen Substanzen aufgenommen. Substanzen die nicht anhand der Eichgerade gegengeprüft werden konnten, da ihr Kovats Index weder in der Liste von

JENNINGS & SHIBAMOTO (1980) noch im Internet (http://www.nysaes.cornell.edu/flavornet) genannt wurde, wurden aufgelistet, sofern sie nicht eindeutig als Verunreinigungen erkennbar waren. Ein Großteil der in den Proben gefundenen Substanzpeaks wurde zwar von der Computerdatenbank identifiziert, musste dann aber bei der Gegenprobe wieder verworfen werden, da der Kovats Index dieser vom Computer identifizierten Substanzen nicht zu der Retentionszeit des entsprechenden Substanzpeaks passte. Diese Verbindungen wurden als unbekannte Verbindung der jeweiligen Substanzklasse zu den entsprechenden Retentionszeiten aufgelistet.

3.5 Nektar

Im Gegensatz zu Blütenfarbe und Blütenduft hat Nektar nicht nur Signalfunktion, sondern dient auch als Nahrung und damit als Energielieferant für potentielle Bestäuber. Die Menge des produzierten Nektars, seine Konzentration und seine Zuckerzusammensetzung können Hinweise darauf geben, welche Tiergruppen den jeweiligen Nektar als Nahrungsquelle nutzen und als Bestäuber der entsprechenden Pflanzenart in Frage kommen.

Nektarabsonderung wurde bei verschiedenen Arten der Alsinoideae beobachtet. Aufgrund der geringen Blütengröße und der geringen Nektarmengen konnte dieser jedoch nicht mit Hilfe von Glaskapillaren aus den Blüten entnommen werden. Der Nektar wurde stattdessen mit Hilfe von Chromatografiepapier (Whatman No. 1) aufgesaugt. Dazu wurde das Papier in kleine dreieckige Stücke geschnitten und mit der Spitze vorsichtig in die Blüte eingeführt. Die Papierstückchen wurden anschließend in mit 70%igem, hochreinem Alkohol gefüllte Eppendorfgefäße überführt und bei –40 °C im Gefrierschrank gelagert. Jede Nektarprobe enthielt den Nektar von 50 Blüten einer Population der an einem bestimmten Tag und zu einer bestimmten Uhrzeit abgenommen wurde. Pro Population wurden mindestens zehn Nektarproben analysiert, die zu unterschiedlichen Tageszeiten und Witterungsbedingungen aus den Blüten entnommen wurden. Die Zuckeranalyse erfolgte mit einer HPLC-Anlage (High Performance Liquid Chromatography) der Fa. Waters. Diese umfasste eine isokratische Pumpe (Waters 510), einen automatischen Probengeber (Waters 717plus), einen Säulenofen (Waters CHM) und einen Brechungsindex-Detektor (Waters 410).

Zur Vorbereitung der Proben wurde zunächst das Chromatografiepapier aus den Eppendorfgefäßen entfernt. Anschließend wurden die Proben abzentrifugiert. Der Alkohol wurde dann in einer Vakuumzentrifuge abgezogen. Die Trockensubstanz wurde in einer definierten Menge Reinstwasser (Fa. Roth) aufgenommen und gelöst. Die Endreinigung der

Proben erfolgte mittels Filtration durch einen totvolumenarmen Spritzenaufsatzfilter (0,45 µm Porenweite, Schleicher & Schuell, Spartan 3/20).

Die Proben wurden hinsichtlich der drei normalerweise im Nektar vorkommenden Hauptzucker Glucose, Fructose und Saccharose (HEß 1990) analysiert. Die Analyse erfolgte isokratisch mit einem Acetonitril-Wasser-Gemisch (72 : 28 %) als Laufmittel und einer Flußrate von 1,4 ml x min^{-1}. Die verwendete Säule war eine trifunktionelle Propylamin-Phase auf Kieselgelbasis mit sphärischem Material der Größe 4,6 x 250 mm und einer Partikelgröße von 4 µm. Die Porengröße betrug 60 Å. Zur besseren Auftrennung und zum Schutz war der Haupttrennsäule eine packungsmaterialgleiche Sentry Guard Vorsäule 3,9 x 20 mm vorgeschaltet. Die Säulen wurden bei 35 °C thermostatisiert.

Die Steuerung der HPLC sowie die Probenauswertung erfolgte mittels eines PC und der Software Millenium[32] Vers. 3.0.

3.6 Blütenbesucher

Die Beobachtungen der Blütenbesucher erfolgten direkt an den Freilandstandorten in Form von meist 15-minütigen Beobachtungseinheiten zu unterschiedlichen Tageszeiten und Witterungsbedingungen. In einzelnen Fällen wurden jedoch auch wesentlich länger beobachtet. Bei Regen oder sehr niedrigen Temperaturen wurde auf die Durchführung von Beobachtungseinheiten verzichtet, da unter diesen Bedingungen die Blüten meist geschlossen und keine Insekten unterwegs waren.

Pro Einheit wurde eine definierte Anzahl von Blüten beobachtet. Alle Blütenbesucher die mit den Reproduktionsorganen in Kontakt kamen oder nachweislich Pollenkörner der untersuchten Arten auf ihrer Körperoberfläche aufwiesen, wurden als Bestäuber registriert und notiert. Probleme traten insofern auf, als häufig sehr viele Individuen gleichzeitig die beobachteten Blüten besuchten. Da es sich bei den Blütenbesuchern oft um schwer zu fangende und zu bestimmende Vertreter aus der Ordnung Diptera handelte, konnten diese nicht immer bereits während der Beobachtung eindeutig angesprochen werden. Um trotzdem eine vernünftige Auswertung der Daten zu ermöglichen, wurden die Tiere während der Beobachtungszeiten subjektiv bestimmten Morphospezies zugeordnet und so gezählt. Es wurde darauf geachtet während jeder Beobachtungseinheit von jeder beobachteten Morphospezies mindestens einen Vertreter abzufangen. Die Tiere wurden dann in Alkohol getötet und anschließend montiert und bestimmt. Die allgemeine Bestimmung der präparierten Insekten erfolgte nach SENGLAUB & HANNEMANN (1981) und SCHAEFER (1988). Die Bestimmung der Schwebfliegen richtete sich nach BOTHE (1994). Käfer wurden nach

NÖTZOLD (1993) bestimmt. Unterstützend und vertiefend wurden folgende Literatur zu Rate gezogen: HARDE & SEVERA (1981), BELLMANN (1995), SEIFERT (1996), MÜLLER et al. (1997), und HAUPT (1998).

Die Bestimmungen wurden zusammen mit der Anzahl der pro Einheit beobachteten Insektenindiviuduen, Datum, Uhrzeit, Standort, Pflanzenart, Anzahl der pro Einheit beobachteten Blüten und den jeweiligen Witterungsdaten der Beobachtungstage in eine Excel-Datenbank überführt. Da an den einzelnen Arten und Standorten aus logistischen, aber auch aus witterungsbedingten Gründen eine unterschiedliche Anzahl von Beobachtungseinheiten durchgeführt wurden und je nach Art und Standort auch unterschiedlich viele Blüten pro Einheit beobachtet wurden, waren die erhobenen Daten nicht unmittelbar miteinander vergleichbar. Für eine statistische Auswertung wurde die Anzahl der beobachteten Blütenbesucher pro Art und Standort deshalb auf eine standardisierte Zahl pro 10.000 Blüten pro Stunde hochgerechnet.

Schon während den Beobachtungen wurde deutlich, dass die Zusammensetzung des Besucherspektrums einer Art an verschiedenen Standorten ganz erheblichen Schwankungen unterworfen sein kann. Gleiches gilt auch für die Beobachtung mehrerer Arten am selben Standort. Um dies zu verdeutlichen, wurde am Beispiel einiger Arten, die an verschiedenen Standorten ausführlich beobachtet worden waren, sowie an einigen Standorten an denen mehrere Arten parallel beobachtet worden waren ein quantitativer SORENSON-Index nach BRAY & CURTIS (1957) berechnet (MAGURRAN 1988). Ein Chi^2-Test sollte klären ob die beobachteten Standort- bzw. Artunterschiede in der Zusammensetzung der jeweiligen Besucherspektren signifikant waren.

Der Standortvergleich wurden an den Arten *Cerastium arvense* (Standorte: BG Ulm Anzucht, Laushalde, Göttingen und Obergurgl), *C. fontanum* (Standorte: BG Ulm Anzucht, BG Ulm Freiland und Rotmoos), *Stellaria nemorum* (Standorte: Radweg Neu-Ulm – Wiblingen, Silbertal und Obergurgl), *S. graminea* (Standorte: BG Ulm Anzucht, BG Ulm Freiland und Rimpach) und *Arenaria serpyllifolia* (Standorte: BG Ulm Anzucht und Laushalde) durchgeführt. Der Artvergleich erfolgte an den Standorten BG Ulm Anzucht (Arten: *C. tomentosum, C. arvense, C. fontanum, C. glomeratum, C. brachypetalum, M. aquaticum, S. holostea, S. graminea, S. media, A. serpyllifolia* und *M. trinervia*), BG Ulm Freiland (Arten: *C. fontanum* und *S. graminea*), Laushalde (Arten: *C. arvense, H. umbellatum, S. holostea, A. serpyllifolia* und *M. hybrida*) und Obergurgl (Arten: *C. arvense, S. nemorum* und *Si. rupestris*).

3.7 Auswertung und Statistik

3.7.1 Allgemein

Die statistische Auswertung der erhobenen Daten erfolgte im wesentlichen mit der Statistiksoftware STATISTICA 6.0 der Firma StatSoft Inc. Zur Organisation der Daten und zur Erstellung einiger Diagramme wurde zusätzlich das Tabellenkalkulationsprogramm EXCEL 8.0 verwendet.

Für alle ermittelten Variablen wurden, nach vorangehender Prüfung auf Normalverteilung mittels eines SHAPIRO-WILKS W-Test, die jeweiligen Mittelwerte und Standardabweichungen angegeben. Der direkte Vergleich zweier normalverteilter Variablen erfolgte durch einen *t*-Test nach STUDENT für abhängige oder unabhängige Stichproben. Zusammenhänge wurden durch die Berechnung einer einfachen linearen Korrelation nach PEARSON verdeutlicht. Allgemein gelten folgende Vorgaben: $p > 0,05$: nicht signifikant, $p \leq 0,05$: signifikant (*), $p \leq 0,01$: hochsignifkant (**), $p \leq 0,001$: höchst signifikant (***)

3.7.2 Morphologie und Reproduktionsbiologie

Um Ähnlichkeiten und Unterschiede in den morphologischen und reproduktionsbiologischen Blütenmerkmalen zwischen den einzelnen Arten herauszuarbeiten und statistisch zu untermauern, wurde eine einfaktorielle ANOVA mit anschließendem *post-hoc* Test nach TUKEY angewandt. In die Analyse wurden die aufgenommenen Rohdaten aller 17 untersuchten Arten und aller 14 morphologischen sowie aller sechs reproduktionsbiologischen Blütenmerkmale mit einbezogen. Abschließend wurden alle Arten in Hinblick auf die einzelnen Merkmale untereinander verglichen und für jedes Artenpaar die Anzahl der signifikant unterschiedlichen und nicht signifikant unterschiedlichen morphologischen Merkmale aufgetragen. Je höher die Anzahl der nicht signifikant unterschiedlichen Merkmale zwischen zwei Arten war, desto ähnlicher wurden die Arten in Hinblick auf ihre blütenmorphologischen bzw. reproduktionsbiologischen Merkmale eingeschätzt.

Eine Clusteranalyse sollte helfen, die untersuchten Arten anhand dieser Merkmale in Gruppen einzuteilen. Um die für die Analyse benötigte Merkmalszahl zu reduzieren und Redundanzen zu vermeiden, wurde zunächst für alle Merkmale eine Korrelationsmatrix erstellt. Hingen zwei Merkmale mit einem Maßkorrelationskoeffizient größer als $r \geq 0,90$ bzw. kleiner als $r \leq -0,90$ zusammen, so wurde nur eines der beiden Merkmale in die Analyse eingesetzt. Da die Merkmale Kronblattlänge und Kronblattbreite untereinander und auch mit

dem Merkmal der Kronblattfläche stark korreliert waren, wurde nur die Kronblattfläche in die Analyse eingesetzt, da sowohl die Kronblattbreite als auch die Kronblattlänge in die Berechnung dieses Merkmales mit eingingen. Von den 20 morphologischen und reproduktionsbiologischen Merkmalen wurden schließlich noch 15 in die Clusteranalyse einbezogen. Maßstabunterschiede zwischen den Messwerten wurden angeglichen, indem die Variablen standardisiert wurden. Zur Standardisierung wurden von den Einzelwerten die Mittelwerte der jeweiligen Variablen subtrahiert und durch die Standardabweichung dividiert. Die Bildung der Ähnlichkeitsmatrix für die Clusteranalyse beruhte auf der Berechnung der City-Block-Abstände ("average Manhattan distance") der standardisierten Merkmale. Als Aggregationsmethode wurde die "unweighted pair-group average"-Methode gewählt. Hierbei wird der Abstand zwischen zwei Clustern aus dem durchschnittlichen Abstand aller möglichen Paare von Elementen aus den beiden Clustern bestimmt. Es werden dabei diejenigen Cluster fusioniert, für die dieser mittlere Elementabstand minimal ist. Ein Vorteil dieser Methode liegt darin, dass der Abstand zwischen den Clustern nicht nur von jeweils einer einzigen Distanz, sondern von allen Abstandsinformationen abhängt und das Ergebnis der Clusterung damit weit weniger fehleranfällig ist. Diese Methode ist besonders dann vorteilhaft, wenn nicht davon ausgegangen werden kann, dass die zu erhaltenden Gruppen gleich groß oder überschneidungsfrei sind (BORTZ 1989).

Mittels einer Diskriminanzanalyse sollte ermittelt werden, welche der untersuchten morphologischen und reproduktionsbiologischen Merkmale hauptsächlich für die Zuteilung der untersuchten Arten zu den in der Clusteranalyse ermittelten Gruppen verantwortlich waren. Um die Variablen mit den besten diskriminierenden Eigenschaften zu erhalten, wurden aus den auch schon in der Clusteranalyse eingesetzten, standardisierten Daten schrittweise („Forward stepwise“) diejenigen Variablen ermittelt, deren Werte den höchsten Beitrag zur Signifikanz des Gesamtmodells brachten. Damit ein Merkmal angenommen wurde, mußte sein F-Wert mindestens 1,0 betragen. Zur Interpretation wurden folgende Werte für die Gesamtmodelle berechnet und tabellarisch dargestellt:

- Wilks‘-Lambda: Berechnet sich aus dem Verhältnis der Abweichungsquadrate innerhalb der Gruppe zur Gesamtsumme der Abweichungsquadrate. Ein kleiner Wilks‘-Lambda weist darauf hin, dass ein großer Anteil der Variation durch die Differenz zwischen den Gruppenmittelwertspunkten („group-centroids“) erklärt werden können. Die Werte reichen von 0,0 bis 1,0.

- Partieller Wilks‘-Lambda: Gibt den Anteil jeder Variablen an der Auftrennung der Gruppen an. Die Werte reichen von 0,0 (perfekte Auftrennung der Gruppen) bis 1,0 (keine Auftrennung der Gruppen).
- F-Werte und p-Werte: Die aus den Wilks‘-Lambda errechneten F-Werte und deren Signifikanzlevel (p-Werte) wurden nach RAO (1995) berechnet:
  $F = [(n-q-p)/(q-1)] * [(1-\text{partieller}\lambda)/(\text{partieller}\lambda)]$
  n = Stichprobenzahl, q = Anzahl der Gruppen, p = Anzahl der Variablen, partiellerλ = Partieller Wilks‘-Lambda
- Toleranz-Werte und R^2: Werden berechnet um die Variablen hinsichtlich ihrer Redundanz zu überprüfen. Absolute Redundanz liegt bei einem Wert von 0,0 vor. Die minimal tolerierbare Redundanz wurde in STATISTICA 6.0 auf 0,01 eingestellt.

An die Vier-Gruppen-Diskriminanzanalyse wurde eine kanonische Analyse angeschlossen, um weitere Informationen über die Güte der Diskriminanzfaktoren in Hinblick auf die Zuordnung zu den Gruppen zu erhalten. Die erhaltenen Diskriminanzfaktoren wurden in einem Chi^2-Test auf Signifikanz überprüft. Der Anteil der einzelnen Variablen an den Diskriminanzfunktionen ergibt sich aus den standardisierten Diskriminanzfaktoren-Koeffizienten.

3.7.3 Blütenbesucher

Um die Unterschiede in der Zusammensetzung des Besucherspektrum einer Art an verschiedenen Standorten bzw. verschiedener Arten innerhalb eines Standortes zu verdeutlichen, wurde zunächst ein quantitativer SORENSON-Index nach BRAY & CURTIS (1957) berechnet. Dieser Index ermöglicht es eine Art an verschiedenen Standorten oder verschiedene Arten an einem Standort im Hinblick auf Ähnlichkeiten in der Zusammensetzung des Besucherspektrums zu vergleichen. Ein Index von 0 gibt eine komplette Unähnlichkeit der Standorte/Arten an, während ein Index von 1 für eine absolute Übereinstimmung des Besucherspektrums zweier Standorte/Arten steht. Zur Berechnung wurde folgende Formel angewandt (MAGURRAN 1988):

$$C_N = 2_{jN}/(aN + bN)$$

Wobei gilt:
- aN = Gesamtzahl aller Individuen an Standort/Art A
- bN = Gesamtzahl aller Individuen an Standort/Art B
- jN = Summe der jeweils kleineren der beiden Häufigkeiten die für Morphospezies die an beiden Standorten/Arten vorkamen ermittelt wurden.

Mittels eines Chi^2-Tests wurde die Häufigkeitsverteilung der innerhalb einer Art an verschiedenen Standorten bzw. an verschiedenen Arten innerhalb eines Standortes beobachteten Blütenbesucher auf signifikante Unterschiede überprüft. Dabei konnten jedoch jeweils nur die Hauptbesuchergruppen berücksichtigt werden. Besuchergruppen die nur einen relativ kleinen Teil des Gesamtbesucherspektrums einer Pflanzenart ausmachten oder Besucherarten, die nur jeweils an einem Standort/Art in größeren Mengen auftraten, wurden als „Rest“ zusammengefasst, um zu vermeiden, dass die berechnete erwartete Häufigkeit < 1 wurde.

4. Ergebnisse

4.1 Morphologische Charakterisierung der Blüten

Für die *Stellaria-Cerastium*-Gruppe ergab sich sowohl innerhalb der Gattung *Cerastium* als auch innerhalb der Gattung *Stellaria* ein deutlicher Übergang von relativ großblütigen Arten über Arten mit mittelgroßen Blüten hin zu kleinblütigen Arten (Tab. 3). Von den untersuchten Arten der Gattung *Cerastium* besaß die mehrjährige Art *C. tomentosum* mit einem mittleren Blütendurchmesser von 21,7 mm die größten Blüten. Die mehrjährige Art *C. arvense* besaß ebenfalls noch recht große Blüten, die im Mittel einen Durchmesser von 16,6 mm aufwiesen. In beiden Arten waren die Blütenkronblätter deutlich länger als die Kelchblätter. Die Blüten der mehrjährigen Art *C. fontanum* lagen mit einem Durchmesser von 9,2 mm im mittleren Bereich der untersuchten Arten. Hier wiesen Kelch- und Kronblätter in etwa die gleiche Länge auf. Zu den kleinblütigen Arten mit einem mittleren Blütendurchmesser von 6,7 mm, 5,3 mm und 5,0 mm zählten die annuellen Arten *C. glomeratum*, *C. brachypetalum* und *C. semidecandrum.* Alle drei Arten wiesen Kelch- und Kronblattlängen unter 5 mm auf, wobei die Kronblätter im Mittel meist kürzer als die Kelchblätter waren. Betrachtet man die Kronblattfläche als Maß für die Schauwirkung und damit optische Attraktivität der Blüten so wird dieser Übergang innerhalb der Gattung *Cerastium*, von großblütigen, auffälligen, mehrjährigen Arten (*C. tomentosum*: 70,2 mm²) hin zu unscheinbaren, kleinen, annuellen Arten (*C. brachypetalum*: 2,8 mm²) noch deutlicher.

Die Länge der Staubblätter und der Fruchtknoten-Griffel-Partie nahm innerhalb der Gattung *Cerastium* parallel zur Blütengröße deutlich ab (Tab. 3) Innerhalb einer Art blieb sie jedoch relativ konstant (für einen Vergleich der verschiedenen Populationen einer Art siehe Anhang Tab. A1). Insgesamt waren die Staubblätter einer Art immer um einige Millimeter kürzer als die Fruchknoten-Griffel-Partie der selben Art. Da alle untersuchen Arten nur sehr schwach protandrisch oder heterogam sind, und sich die Griffel im empfängnisbereiten Zustand nach außen zu den Antheren hin krümmen, kann es durch diese Anordnung der Reproduktionsorgane sehr leicht zu einer erfolgreichen Pollenübertragung innerhalb einer Blüte kommen.

Tab. 3: Morphometrische Parameter der untersuchten Arten (Mittelwert ± Standardabweichung) [mm] oder [mm^2]. Zur Erläuterung der Abkürzungen s. Tab. 1. n = Anzahl der vermessenen Blüten.

Art	**Ø**	**n**	**Kbl**	**Kbb**	**Cbl**	**Cbb**	**Cbfl**	**Cbs**	**Fkl**	**Fkb**	**Sbl**	**Sbz**	**Grl**	**Grz**	**FkGrl**	**n**
Cerastium tomentosum	21,7±2,3	10	7,1±0,5	2,2±0,3	13,6±1,1	7,4±0,8	70,2±16,2	4,4±0,6	2,0±0,3	1,6±0,2	5,0±0,3	10,0±0,4	3,5±0,7	5,0±0,0	5,6±0,9	20
Cerastium arvense	16,6±2,8	80	5,9±0,6	2,1±0,2	10,5±1,5	5,6±0,9	38,3±14,9	3,1±0,6	1,8±0,3	1,5±0,2	4,3±0,4	9,8±0,6	2,7±0,7	5,0±0,2	4,5±0,8	80
Cerastium fontanum	9,2±1,1	60	6,0±0,6	2,1±0,2	6,2±0,7	2,6±0,3	13,3±2,7	2,0±0,3	1,9±0,2	1,4±0,2	3,0±0,4	10,0±0,4	1,8±0,3	5,0±0,0	3,6±0,4	60
Cerastium glomeratum	6,7±1,0	40	4,6±0,4	1,2±0,2	4,7±0,6	1,7±0,3	7,0±2,0	1,2±0,2	1,4±0,2	0,9±0,1	1,7±0,2	9,9±0,2	0,8±0,2	5,0±0,0	2,2±0,3	40
Cerastium brachypetalum	5,3±0,6	20	4,1±0,4	1,1±0,1	3,0±0,3	1,4±0,2	2,8±1,0	0,9±0,1	1,0±0,0	1,0±0,1	1,7±0,1	10,0±0,4	1,1±0,1	5,0±0,0	2,1±0,1	20
Cerastium semidecandrum	5,0±0,7	20	4,0±0,2	1,1±0,1	3,4±0,4	1,3±0,2	4,0±0,9	0,5±0,1	1,0±0,1	1,0±0,1	1,4±0,2	5,3±0,6	0,8±0,1	5,0±0,0	1,8±0,2	20
Holosteum umbellatum	7,3±0,9	30	4,0±0,3	1,9±0,1	4,9±0,2	2,0±0,1	8,6±0,8	0,0±0,0	1,6±0,2	1,1±0,1	2,3±0,2	4,4±1,2	1,1±0,1	3,0±0,2	2,7±0,3	20
Myosoton aquaticum	14,5±1,0	20	5,0±0,4	2,6±0,4	6,5±0,4	3,8±0,5	15,1±4,4	5,6±0,4	2,0±0,1	1,6±0,2	3,3±0,2	10,0±0,2	1,8±0,5	4,8±0,4	3,8±0,5	20
Stellaria holostea	20,1±3,1	40	7,7±0,7	2,7±0,4	11,9±1,1	6,0±0,9	51,5±15,6	6,2±1,3	2,0±0,2	1,8±0,3	5,3±0,4	10,0±0,3	3,5±0,4	3,0±0,2	5,6±0,5	40
Stellaria nemorum	17,2±2,3	65	6,5±0,7	2,2±0,4	11,5±1,0	3,6±0,5	23,8±6,6	8,6±1,0	3,0±0,4	1,2±0,2	5,7±0,7	9,9±0,4	2,6±0,7	3,0±0,1	5,6±0,9	≥59
Stellaria graminea	11,8±1,3	50	4,5±0,5	1,3±0,2	5,5±0,5	2,7±0,6	8,7±3,7	5,0±0,6	1,3±0,2	1,0±0,1	3,7±0,4	10,0±0,4	2,2±0,5	3,0±0,1	3,5±0,6	60
Stellaria alsine	6,8±1,5	50	3,3±0,4	1,0±0,1	2,2±0,4	1,2±0,3	2,3±1,0	2,0±0,4	1,2±0,2	0,9±0,1	1,5±0,3	9,5±1,2	1,2±0,3	3,1±0,3	2,4±0,5	≥28
Stellaria media	5,9±1,2	49	3,8±0,7	1,5±0,5	2,6±0,7	1,4±0,4	3,3±1,7	2,1±0,5	1,3±0,3	1,0±0,1	1,6±0,3	3,7±1,1	0,7±0,2	3,0±0,0	1,9±0,4	≥59
Arenaria serpyllifolia	5,5±0,6	40	3,4±0,3	1,1±0,1	2,0±0,2	1,0±0,1	1,6±0,3	0,0±0,0	0,9±0,1	0,7±0,1	1,4±0,1	9,9±0,3	0,8±0,2	3,0±0,0	1,6±0,3	40
Minuartia hybrida	4,8±0,5	40	3,3±0,2	0,9±0,1	2,1±0,2	1,0±0,2	1,7±0,5	0,0±0,0	1,1±0,1	0,7±0,1	1,7±0,3	6,9±3,0	1,1±0,1	3,0±0,0	2,5±0,6	40
Moehringia trinervia	7,0±1,1	40	4,1±0,7	1,2±0,2	2,4±0,4	0,9±0,2	1,8±0,6	0,0±0,0	1,1±0,2	1,0±0,2	1,8±0,3	10,1±0,3	1,5±0,3	3,1±0,3	2,5±0,5	40
Silene rupestris	10,0±1,0	20	5,0±0,4	1,4±0,2	6,3±0,5	2,4±0,4	5,5±1,6	0,5±0,1	2,0±0,3	0,9±0,1	3,9±0,6	10,0±0,0	1,7±0,8	3,0±0,0	3,7±1,0	20

In der Gattung *Stellaria* ergab sich ein sehr ähnliches Bild wie in der Gattung *Cerastium*, wobei hier jedoch alle untersuchten Arten mit Ausnahme von *S. media* mehrjährig waren. Auch hier war ein deutlicher Übergang von den großblütigen Arten *S. holostea* und *S. nemorum* mit einem Blütendurchmesser von 20,1 mm bzw. 17,2 mm über *S. graminea* mit mittelgroßen Blüten (11,8 mm) hin zu den kleinblütigen Arten *S. alsine* (6,8 mm) und *S. media* (5,9 mm) zu verzeichnen (Tab. 3). Auch in dieser Gattung waren die Kronblätter der großblütigen Arten deutlich länger als die Kelchblätter, während diese bei der Art mit mittelgroßen Blüten ungefähr gleich lang ausgebildet waren. In den kleinblütigen Arten waren die Kronblätter deutlich kürzer als die Kelchblätter. Die Länge der Antheren und der Fruchtknoten-Griffel-Partie nahm innerhalb der Gattung von *S. nemorum* zu *S. alsine* ebenfalls ab. Innerhalb einer Art standen die Reproduktionsorgane jedoch in etwa auf gleicher Höhe, so dass es auch hier aufgrund nach außen gebogener Griffel und fehlender Protandrie leicht zu einer Pollenübertragung innerhalb einer Blüte kommen konnte. Die Kronblattfläche spiegelt die Tendenz der abnehmenden optischen Attraktivität innerhalb der Gattung *Stellaria* deutlich wider. Insgesamt lag die Kronblattfläche und damit die optische Attraktivität der großblütigen Arten innerhalb der Gattung *Stellaria* niedriger als in der Gattung *Cerastium*.

Von den restlichen untersuchten Arten der *Stellaria-Cerastium*-Gruppe ist die mehrjährige Art *Myosoton aquaticum* mit einem mittleren Blütendurchmesser von 14,5 mm in der Nähe von *Cerastium arvense* anzusiedeln (Tab. 3). Aufgrund deutlich schmälerer und kürzerer Kronblätter, sowie einer tieferen Kronblattspalte wies *M. aquaticum* mit einer mittleren Kronblattfläche von 15,1 mm^2 im Vergleich zu *C. arvense* jedoch eine deutlich geringere optische Attraktivität auf. Die einjährige Art *Holosteum umbellatum* ist mit einem mittleren Blütendurchmesser von 7,3 mm und einer mittleren Kronblattfläche von 8,6 mm^2 zwischen *C. fontanum* und den kleinblütigen Arten *C. glomeratum*, *C. brachypetalum* und *C. semidecandrum* einzuordnen.

Die drei Arten der *Arenaria*-Gruppe wiesen einen mittleren Blütendurchmesser von 5,5 mm (*Arenaria serpyllifolia*), 4,8 mm (*Minuartia hybrida*) und 7,0 mm (*Moehringia trinervia*) auf (Tab. 3) Von diesen Arten ist *M. trinvervia* mehrjährig, *A. serpyllifolia* ist zweijährig, während es sich bei *M. hybrida* um eine einjährige Art handelt. In allen drei Arten waren die Kelchblätter deutlich länger als die Kronblätter und es war ein sehr enger räumlicher Zusammenhang zwischen den Antheren und der rezeptiven Narbenoberfläche gegeben. Wie in den Arten der *Stellaria-Cerastium*-Gruppe, waren auch hier die Staubblätter stets einige Millimeter kürzer als die Fruchtknoten-Griffel-Partie, was zur Folge hatte, dass die Griffel, die sich in empfängnisbereitem Zustand nach außen krümmten in direkten

Kontakt mit den Antheren kamen. Betrachtet man die Kronblattfläche als Maß für die optische Attraktivität der Blüten so hatte *M. trinervia* die größten Kronblätter (1,8 mm^2) gefolgt von *M. hybrida* (1,7 mm^2) und *A. serpyllifolia* (1,6 mm^2). Insgesamt sind alle untersuchten Arten der *Arenaria*-Gruppe im Vergleich mit der *Cerastium-Stellaria*-Gruppe als kleinblütig einzustufen.

In Bezug auf den Blütendurchmesser lag *Silene rupestris,* die untersuchte Vergleichsart aus der Unterfamilie Caryophylloideae, mit 10,0 mm im Bereich der mittelgroß blühenden Arten *S. graminea* und *C. fontanum* (Tab. 3). Im Gegensatz zu diesen Arten waren die Kronblätter von *Si. rupestris* jedoch deutlich länger als die Kelchblätter. Da sie zudem, aufgrund eines Anthophors, gegenüber den Kelchblättern im Mittel um 1,6 mm erhöht ansetzten, kam dieser Effekt im Freiland noch deutlicher zum Tragen. Zur Berechnung der, die Attraktivität bestimmenden Kronblattfläche wurde nur die aus dem Kelch herausragende „Platte“ der Kronblätter vermessen. Mit einer mittleren Plattenfläche von 5,5 mm^2 wies *Si. rupestris* eine optische Attraktivität auf, die im Bereich der kleinblütigen *Stellaria*- und *Cerastium*-Arten lag. Die Staubblätter und die Fruchtknoten-Griffel-Partie wiesen in etwa die selbe Länge auf, ein Kontakt der Griffel mit den Antheren der gleichen Blüten wurde jedoch durch die ausgeprägte Protandrie dieser Art verringert.

Innerhalb einer Art waren sich die einzelnen Populationen in ihrer Blütenmorphometrie recht ähnlich (Anhang Tab. A1). Trotzdem lassen sich bei genauerer Betrachtung Unterschiede erkennen. Am deutlichsten wird dies an Populationen, die im Hochgebirge untersucht wurden. Alle Merkmale der dort untersuchten Populationen von *Cerastium arvense* (*C. arvense*, Obergurgl) und *Stellaria nemorum* (*S. nemorum*, Obergurgl) wiesen im Vergleich geringere Werte auf, als die entsprechenden Merkmale der jeweils in tieferen Lagen untersuchten Populationen dieser Arten. Damit waren die Blüten der Hochgebirgspopulationen insgesamt deutlich kleiner, als die Blüten der an tieferen Standorten gelegenen Populationen der gleichen Art.

4.2 Reproduktionsbiologische Charakterisierung der Blüten

4.2.1 Pollen-Ovula-Rate und Pollenvitalität

Von den untersuchten Arten der Gattung *Cerastium* konnten lediglich bei *C. arvense* im Mittel mehr als 10.000 Pollenkörner pro Blüte festgestellt werden (Tab. 4). Ähnlich hohe Pollenkornzahlen hatte nur noch *C. tomentosum* mit durchschnittlich 8.694 Pollenkörnern pro Blüte. Bei den anderen untersuchten Arten der Gattung *Cerastium* lagen die Werte zwischen 3.572 (*C. fontanum*) und 698 (*C. brachypetalum*). Die mittlere Anzahl der Samenanlagen pro Blüte war innerhalb der Gattung recht konstant und schwankte zwischen 58,5 (*C. glomeratum*) und 38,3 (*C. tomentosum*). Dem entsprechend hatten *C. tomentosum* und *C. arvense* auch die höchsten Pollen-Ovula-Raten mit Werten von 229,0 (*C. tomentosum*) und 282,4 (*C. arvense*). Beide Arten sind damit nach CRUDEN (1977) fakultativ autogam. Alle anderen untersuchten Arten der Gattung *Cerastium* wiesen Pollen-Ovula-Raten zwischen 62,5 (*C. fontanum*) und 17,6 (*C. brachypetalum*) auf und gelten damit als obligat autogam.

Die mittleren Pollenkorngrößen innerhalb der Gattung *Cerastium* waren für die Arten *C. tomentosum*, *C. arvense*, *C. fontanum* und *C. brachypetalum* relativ konstant. Sie schwankten zwischen 30,0 µm (*C. tomentosum*) und 28,4 µm (*C. arvense*). Lediglich *C. glomeratum* und *C. semidecandrum* wiesen mit durchschnittlich 22,0 µm bzw. 20,6 µm deutlich kleinere Pollenkörner auf. Die Pollenkörner aller untersuchten Arten gehörten dem *Cerastium fontanum*-Typ an (PUNT & HOEN, 1995), der sich durch kugelförmige, pantoporate Pollenkörner auszeichnet. Alle Pollenkörner dieses Pollenkorntyps besitzen eine dicke Exine die mit kurzen, stacheligen Erhebungen und kleinen, runden Löchern ornamentiert ist (Abb. 18a). Die mittlere Pollenvitalität lag in der Gattung *Cerastium* zwischen 45,9% (*C. glomeratum*) und 81,0% (*C. semidecandrum*). Innerhalb einer Art war sie zwischen den unterschiedlichen Populationen starken Schwankungen unterworfen (Anhang Tab. A2).

Die Pollenkornzahlen in der Gattung *Stellaria* lagen generell etwas höher als in der Gattung *Cerastium* (Tab. 4). Insgesamt war hier eine Abnahme von den großblütigen, hin zu den kleinblütigen Arten zu beobachten. *Stellaria holostea* und *S. nemorum* wiesen innerhalb der Gattung mit durchschnittlich 16.397 bzw. 9.106 Pollenkörnern pro Blüte die höchsten Pollenkornzahlen auf, gefolgt von *S. graminea* mit einer mittleren Pollenkornzahl von 5.320. *Stellaria alsine* und *S. media* besaßen mit durchschnittlich 1.862 bzw. 930 Pollenkörnern die geringsten Pollenkornzahlen pro Blüte. *Stellaria media* hatte dabei im Mittel mehr Pollenkörner pro Anthere als *S. alsine*, aber insgesamt eine wesentlich geringere Staubblattzahl pro Blüte. Die Anzahl der Samenanlagen schwankte in der Gattung *Stellaria*

wesentlich stärker als in der Gattung *Cerastium*. Insgesamt lag sie jedoch deutlich niedriger. Es wurden durchschnittliche Ovulazahlen zwischen 38,3 (*S. nemorum*) und 10,3 (*S. holostea*) ermittelt. Aufgrund ihrer sehr hohen Pollenkornzahlen pro Blüte bei gleichzeitig sehr geringer Anzahl an Samenanlagen hatte *S. holostea* von allen untersuchten Arten die höchste Pollen-Ovula-Rate (1603,4). Ihr wird damit nach CRUDEN (1977) als einziger Art ein fakultativ xenogames bis xenogames Reproduktionssystem zugesprochen. *Stellaria graminea* zeigte eine Pollen-Ovula-Rate von 282,7 gefolgt von *S. nemorum* mit 244,9. Beide Arten sind damit nach CRUDEN (1977), wie schon die großblütigen *Cerastium*-Arten, fakultativ autogam. Die kleinblütigen Arten *S. alsine* und *S. media* sind mit Pollen-Ovula-Raten von 82,3 und 75,9 als obligat autogam anzusehen.

Die Pollenkorndurchmesser lagen in der Gattung *Stellaria* zwischen 34,1 µm (*S. media*) und 26,6 µm (*S. graminea*). Arten mit ausgesprochen kleinen Pollenkörnern kamen in dieser Gruppe nicht vor. Die Pollenkörner der untersuchten *Stellaria*-Arten gehören mit Ausnahme von *S. holostea* nach PUNT & HOEN (1995) ebenfalls dem *Cerastium fontanum*-Typ an. Innerhalb dieses Pollenkorntyps werden die Pollenkörner von *S. nemorum* der *Cerastium cerastoides*-Gruppe zugeordnet, die sich durch weniger Poren und eine auffällig polygonale Form ausgezeichnen, wenn drei Poren in Aufsicht zu sehen sind (Abb. 18b). Die Pollenkörner von *S. graminea*, *S. alsine* und *S. media* gehören der *Cerastium fontanum*-Gruppe an. Die Pollenkörner von *S. holostea* sind einem eigenen Pollenkorntyp, dem *Stellaria holostea*-Typ zugeordnet, der durch eine polygonale Gestalt, einer mittleren Anzahl von 12 Poren und auffällig eingesenkte Porenfelder sowie eine unregelmäßige Anordnung der Columellae gekennzeichnet ist (Abb. 18c). Die Pollenvitalität schwankte innerhalb der Gattung zwischen 22,0% (*S. holostea*) und 86,9% (*S. alsine*). Mit Ausnahme von *S. holostea*, die eine extrem niedrige Pollenvitalitätsrate aufwies, lag die Pollenvitalitätsrate in der Gattung *Stellaria* deutlich über den Pollenvitalitätsraten in der Gattung *Cerastium*. Auch waren die innerartlichen Schwankungen in verschiedenen Populationen hier wesentlich geringer (Anhang Tab. A2).

Tab. 4: Reproduktionsbiologische Parameter der untersuchten Arten (Mittelwert ± Standardabweichung). Zur Erläuterung der Abkürzungen s. Tab. 2. n = Anzahl der vermessenen Blüten.

Art	**PkØ**	**PkAnth**	**Sbz**	**PkBl**	**SaBl**	**P/O-Rate**	**Reproduktionssystem**	**n**	**Povi**	**n**
Cerastium tomentosum	30,0±3,2	873,1±160,1	10,0±0,4	8694,3±1656,5	38,3±5,8	229,0±41,5	fakultativ autogam	20	49,2%	20
Cerastium arvense	28,4±3,6	1228,2±345,8	9,7±0,7	11852,2±3383,4	43,1±9,8	282,4±96,8	fakultativ autogam	80	62,0%	60
Cerastium fontanum	28,5±5,5	355,2±66,4	10,1±0,4	3572,3±692,5	57,5±6,8	62,5±12,2	obligat autogam	60	47,6%	60
Cerastium glomeratum	22,0±1,7	250,4±86,1	9,9±0,2	2490,6±859,8	58,5±6,8	42,0±12,0	obligat autogam	40	45,9%	30
Cerastium brachypetalum	29,2±2,7	74,5±21,5	9,3±0,9	698,0±227,1	40,2±6,2	17,6±6,0	obligat autogam	≥18	67,3%	20
Cerastium semidecandrum	20,6±1,9	356,0±59,3	5,2±0,4	1837,6±355,9	55,9±8,8	33,2±6,2	obligat autogam	20	81,0%	20
Holosteum umbellatum	25,2±2,0	400,7±101,0	4,4±1,2	1594,4±527,2	52,4±10,7	31,4±11,0	obligat autogam	20	38,9%	22
Myosoton aquaticum	30,5±2,7	1104,9±197,9	10,0±0,2	11099,5±1967,5	63,2±10,0	176,1±19,3	fakultativ autogam	20	68,3%	10
Stellaria holostea	30,9±1,5	1645,3±334,0	10,0±0,3	16396,7±3446,7	10,3±0,9	1603,4±348,8	fakultativ xenogam	40	22,0%	40
Stellaria nemorum	34,0±1,9	925,5±183,7	9,9±0,4	9106,0±1818,3	38,3±6,6	244,9±59,4	fakultativ autogam	60	80,4%	50
Stellaria graminea	26,6±2,7	550,5±158,4	10,0±0,4	5320,1±1713,4	19,2±2,7	282,7±102,9	fakultativ autogam	60	71,0%	60
Stellaria alsine	27,0±3,5	194,4±60,1	9,5±1,2	1862,1±676,2	23,5±4,6	82,3±33,6	obligat autogam	40	86,9%	19
Stellaria media	34,1±3,3	246,6±60,3	3,7±1,1	929,8±373,5	12,4±2,0	75,9±32,2	obligat autogam	60	74,7%	30
Arenaria serpyllifolia	24,0±2,1	101,8±30,3	9,9±0,3	1005,0±300,7	22,9±3,3	45,3±18,2	obligat autogam	40	39,9%	32
Minuartia hybrida	23,1±1,1	169,4±56,8	6,9±3,0	1021,1±223,8	27,0±2,5	37,9±8,3	obligat autogam	≥40	80,9%	20
Moehringia trinervia	23,4±1,8	74,1±19,3	10,1±0,4	748,9±207,8	13,4±3,4	59,9±28,8	obligat autogam	≥34	73,1%	37
Silene rupestris	23,5±1,9	1227,2±178,7	10,0±0,0	12271,8±1786,9	40,8±7,0	309,6±68,6	fakultativ autogam	20	91,5%	10

Von den restlichen untersuchten Arten der *Stellaria-Cerastium*-Gruppe besaß *Myosoton aquaticum* mit einem Durchschnittswert von 11.100 eine ähnlich hohe Pollenkornzahl pro Blüte wie *Cerastium arvense*, mit der sie auch in der Blütengröße sehr gut übereinstimmte (Tab. 4). *Holosteum umbellatum* besaß im Mittel nur 1.594 Pollenkörner pro Blüte und lag damit im Bereich der kleinblütigen Arten *C. semidecandrum* oder *S. alsine*, denen sie auch in der Blütengröße in etwa entsprach. Die mittlere Anzahl der Samenanlagen war mit 63,2 bzw. 52,4 bei beiden Arten recht ähnlich. Sie lag für *H. umbellatum* im Bereich der Werte für die *Cerastium*-Arten. Für *M. aquaticum* sogar noch darüber. Berechnete man aus diesen Werten die Pollen-Ovula-Raten, so ergab sich für *M. aquaticum* ein Wert von 176,1. Die Art ist damit nach CRUDEN (1977) fakultativ autogam. *Holosteum umbellatum* ist dagegen aufgrund der sehr niedrigen Pollen-Ovula-Rate von 31,4 als obligat autogam anzusprechen.

Der mittlere Pollenkorndurchmesser lag für *M. aquaticum* bei 30,5 µm, für *Holosteum umbellatum* bei 25,2 µm. Morphologisch werden die Pollenkörner von *M. aquaticum* dem *Cerastium fontanum*-Typ und hier der *Cerastium cerastoides*-Gruppe zugeordnet, während die Pollenkörner von *H. umbellatum* einen eigenen Pollenkorntyp repräsentieren. Pollenkörner des *Holosteum umbellatum*-Typs besitzen zwischen 21 und 27 Poren und sind den Pollenkörnern des *Cerastium fontanum*-Typs sehr ähnlich, vor allem den Vertretern aus der *Cerastium fontanum*-Gruppe (Abb. 18d). Der *Holosteum umbellatum*-Typ unterscheidet sich jedoch durch räumlich sehr gleichmäßig verteilte Columellae, die zu den Poren hin nicht dichter werden, und durch einen relativ geringen Porendurchmesser (PUNT & HOEN 1995). *Holosteum umbellatum* wies eine relativ niedrige Pollenvitalitätsrate von 38,9% auf, während die Vitalitätsrate von *Myosoton aquaticum* deutlich höher lag (68,3%).

Die mittleren Pollenkornzahlen der untersuchten Arten der *Arenaria*-Gruppe lagen zwischen 1.021 (*M. hybrida*) und 749 (*M. trinervia*) und damit ähnlich niedrig wie die Pollenkornzahlen der kleinblütigen Arten aus der *Cerastium-Stellaria*-Gruppe, denen sie auch in der Blütengröße in etwa entsprachen. Die Anzahl der Samenanlagen pro Blüte lag zwischen 27 (*M. hybrida*) und 13 (*M. trinervia*), was in etwa den Werten in der Gattung *Stellaria* entsprach. Aus diesen Werten ergaben sich für die untersuchten Arten der *Arenaria*-Gruppe sehr niedrige Pollen-Ovula-Raten zwischen 59,9 (*M. trinervia*) und 37,9 (*M. hybrida*), was auf ein obligat autogames Reproduktionssystem dieser Arten hindeutet.

Die Auswertung der Pollenkorngröße ergab Durchschnittswerte zwischen 24,0 µm (*A. serpyllifolia*) und 23,1 µm (*M. hybrida*). Die untersuchten Arten der *Arenaria*-Gruppe hatten damit im Vergleich zu allen anderen untersuchten Alsinoideae-Arten eher kleine

Pollenkörner. Morphologisch gehören die Pollenkörner von *A. serpyllifolia* dem *Arenaria serpyllifolia*-Typ an, der durch viele, sehr große Poren gekennzeichnet ist (Abb. 19a). Auch die Anordnung der Columellae weist eine sehr charakteristische Struktur auf (PUNT & HOEN 1995). Die Arten *Minuartia hybrida* und *Moehringia trinervia* haben Pollenkörner des *Moehringia trinervia*-Typs. Diese sind durch einen schmalen Anulus mit unregelmäßigem Rand um die Aperturen, einen großen Aperturenabstand, einen kleinen Aperturendurchmesser und ein strukturierten Operkulum auf der Aperturenöffnung gekennzeichnet (vgl. PUNT & HOEN 1995 und Abb. 19b). Die Pollenvitalitätsraten schwankten in dieser Gruppe zwischen 39,9% (*A. serpyllifolia*) und 80,9% (*M. hybrida*).

Die zum Vergleich herangezogene Art *Silene rupestris* aus der Unterfamilie der Caryophylloideae hatte eine sehr hohe mittlere Pollenkornzahl, die mit 12.271 Pollenkörnern pro Blüte im Bereich der großblütigen Arten *C. arvense* und *S. holostea* lag (Tab. 4). Die hohe mittlere Ovulazahl von 40,8 entsprach den Ovulazahlen in der Gattung *Cerastium*. Aufgrund der deutlich höheren Pollenkornzahlen ergab sich für *Si. rupestris* eine Pollen-Ovula-Rate von 309,6 und damit ein fakultativ autogames Reproduktionssystem.

Die Pollenkorngröße von durchschnittlich 23,5 µm ist innerhalb der Unterfamilie der Caryophylloideae eher am unteren Ende der Skala angesiedelt (zu den Pollenkorngrößen der Caryophylloideae vgl. MAYER 1997). Die Pollenkörner von *Si. rupestris* besitzen große, leicht eingesunkene Aperturen mit relativ schmalem Anulus (Abb. 19c). Aufgrund dieses und weiterer ultrastruktureller Merkmale werden die Pollenkörner von *Si. rupestris* von PUNT & HOEN (1995) dem *Lychnis viscaria*-Typ zugeordnet. Die Pollenvitalität war in dieser Art mit 91,5% sehr hoch.

Mit Ausnahme der Pollenvitalität, die zwischen verschiedenen Populationen einer Art zu Teil stark variierte, waren die reproduktionsbiologischen Daten der unterschiedlichen Populationen sehr ähnlich (Anhang Tab. A2). Dies galt auch für die im Hochgebirge wachsenden Populationen von *Cerastium arvense* und *Stellaria nemorum*. Auffällig war lediglich die Anzahl der Samenanlagen, die in den Hochgebirgspopulationen wesentlich geringer war als in anderen Populationen der gleichen Art die tieferen Lagen entstammten.

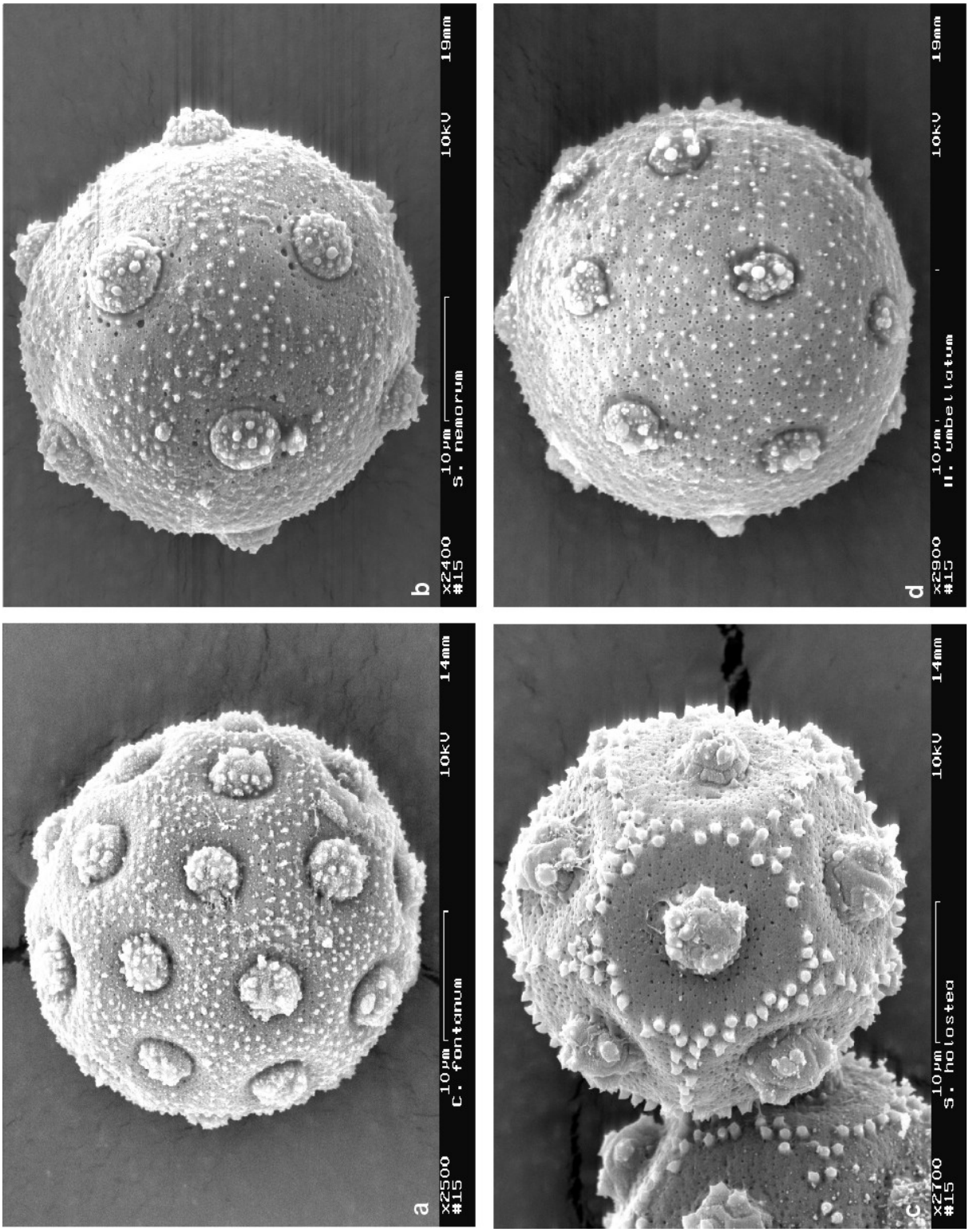


Abb. 18a-d: REM-Aufnahmen der Pollenkörner von *Cerastium fontanum* (a), *Stellaria nemorum* (b), *S. holostea* (c) und *Holosteum umbellatum* (d).

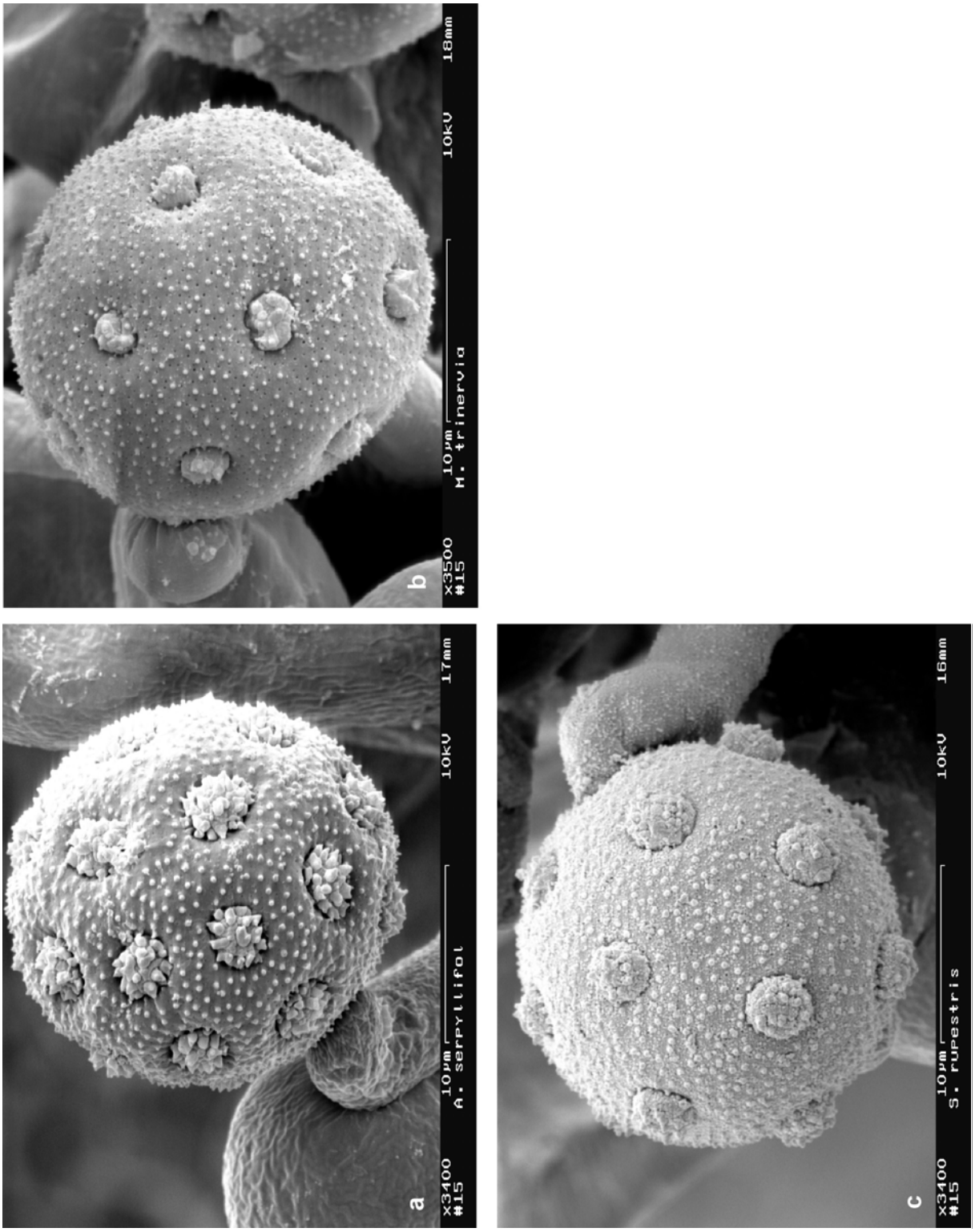


Abb. 19a-c: REM-Aufnahmen der Pollenkörner von *Arenaria serpyllifolia* (a), *Moehringia trinervia* (b) und *Silene rupestris* (c).

4.2.2 Bestäubungsexperimente

Innerhalb der Gattung *Cerastium* wurden Handbestäubungsexperimente nur an der großblütigen Art *Cerastium tomentosum* durchgeführt, da diese Art in ausreichend großer Individuenzahl in Töpfen herangezogen werden konnte und die Blüten groß genug waren, um sie für Handbestäubungsexperimenten zu verwenden. Von der zweiten großblütigen Art, *C. arvense,* waren nie genügend blühende Individuen in Töpfen vorhanden, um ausführliche Handbestäubungsexperimente durchzuführen. Mit dieser Art wurden deshalb lediglich Abschirmungsexperimente durchgeführt. Das gleiche galt für die Arten *Cerastium fontanum, C. brachypetalum, C. glomeratum* und *C. semidecandrum* bei denen aufgrund ihrer geringen Blütengröße, die eine Emaskulation der Blüten im Knospenstadium unmöglich machte, und aufgrund von offensichtlicher Homogamie auf Handbestäubungsexperimente verzichtet wurde. Auch diese Arten wurden lediglich vor Bestäuberbesuchen abgeschirmt und sich selbst überlassen. Nur einmal gelang es fünf Blüten von *C. semidecandrum* von Hand selbst zu bestäuben.

In Abb. 20 und Abb. 21 ist der absolute und relative Samenansatz für die *Stellaria-Cerastium*-Gruppe, in Abb. 22 für die *Arenaria*-Gruppe dargestellt. Die ausführlichen Werte der absoluten und relativen Samenansätze sowie des relativen Fruchtansatzes aller untersuchen Populationen und Arten sind der Tabelle A3 im Anhang zu entnehmen.

Cerastium tomentosum zeigte im Freiland an unbehandelten Blüten einen relativen Samenansatz von 50,6% und einen Fruchtansatz von 36,7%. Abgeschirmte, sich selbst überlassene Blüten zeigten dagegen überhaupt keinen Frucht- und Samenansatz (Abb. 20, Tab. A3). Wurden die abgeschirmten Blüten jedoch von Hand selbstbestäubt so ergab sich ein allerdings sehr geringer Samenansatz von 7,0%. Der Fruchtansatz betrug an abgeschirmten, selbstbestäubten Blüten 20,0%. Zur Kontrolle und um Kenntnisse über den maximal möglichen Samenansatz und eine eventuelle Resourcenlimitierung dieser Art zu erlangen, wurden zusätzlich noch 15 Blüten im Knospenstadium emaskuliert, abgeschirmt und bei Narbenreife von Hand mit Pollen anderer Individuen der gleichen Art fremdbestäubt. Der Samenansatz abgeschirmter, emaskulierter und von Hand fremdbestäubter Blüten betrug nur 33,1% und war damit geringer als der Samenansatz freier, unbehandelter Blüten. Dieser Unterschied war jedoch statistisch nicht signifikant. Im Gegensatz dazu war der relative Fruchtansatz bei dieser Behandlungsmethode mit 80,0% deutlich höher als der Fruchtansatz freier, unbehandelter Blüten (Anhang Tab. A3).

Cerastium arvense zeigte im Freiland einen mittleren relativen Samenansatz von 36,5% und einen Fruchtansatz von 66,7% (Abb. 20). Die Einzelwerte waren jedoch in

Abhängigkeit von der untersuchten Population starken Schwankungen unterworfen (Anhang Tab. A3). Abgeschirmte, unbehandelte Blüten zeigten keinerlei Frucht- und Samenansatz. Das fakultativ autogame Reproduktionssystem, das anhand der Pollen-Ovula-Rate für die beiden großblütigen Arten der Gattung *Cerastium* postuliert wurde, konnte damit zumindest für *C. tomentosum* anhand der Bestäubungsexperimente bestätigt werden. Die Art ist zwar in der Lage durch Selbstbestäubung Samen zu bilden, jedoch nur wenn Eigenpollen durch Bestäuber gezielt auf die Narben aufgebracht wird und selbst dann werden nur wenige Früchte gebildet und der Samenansatz der einzelnen Früchte ist sehr gering.

Sowohl die Art *C. fontanum*, mit mittelgroßen Blüten, als auch die kleinblütigen Arten *C. brachypetalum*, *C. glomeratum* und *C. semidecandrum* zeigten bei Abschirmung der Blüten einen guten Frucht- und Samenansatz (Abb. 20, Anhang Tab. A3). Der Fruchtansatz war bei abgeschirmten, sich selbst überlassenen Individuen von *C. fontanum* und *C. glomeratum* sogar geringfügig höher als der Fruchtansatz im Freiland. Die abgeschirmten Individuen von *C. brachypetalum* und *C. semidecandrum* zeigten dagegen gegenüber dem Freiland einen etwas verringerten Fruchtansatz. Der Samenansatz abgeschirmter Blüten war immer signifikant geringer als der Samenansatz unbehandelter Blüten im Freiland. Dieser Unterschied war für *C. fontanum*, *C. brachypetalum* und *C. fontanum* höchstsignifikant ($p < 0{,}001$), für *C. semidecandrum* war er immerhin noch signifikant ($p < 0{,}05$). Die fünf Blüten von *C. semidecandrum*, die von Hand selbstbestäubt wurden, zeigten mit 100,0% den höchstmöglichen Fruchtansatz und mit 94,9% auch einen signifikant höheren Samenansatz als freie, unbehandelte und abgeschirmte, unbehandelte Blüten. Das obligat autogame Reproduktionssystem, das für alle vier Arten aufgrund der gemessenen Pollen-Ovula-Rate postuliert wurde, konnte also durch die Bestäubungsversuche bestätigt werden. Die Pflanzen sind in der Lage auch ohne Bestäuber einen ausreichend hohen Samenansatz zu produzieren. Dieser kann jedoch durch die Anwesenheit von Blütenbesuchern noch signifikant erhöht werden.

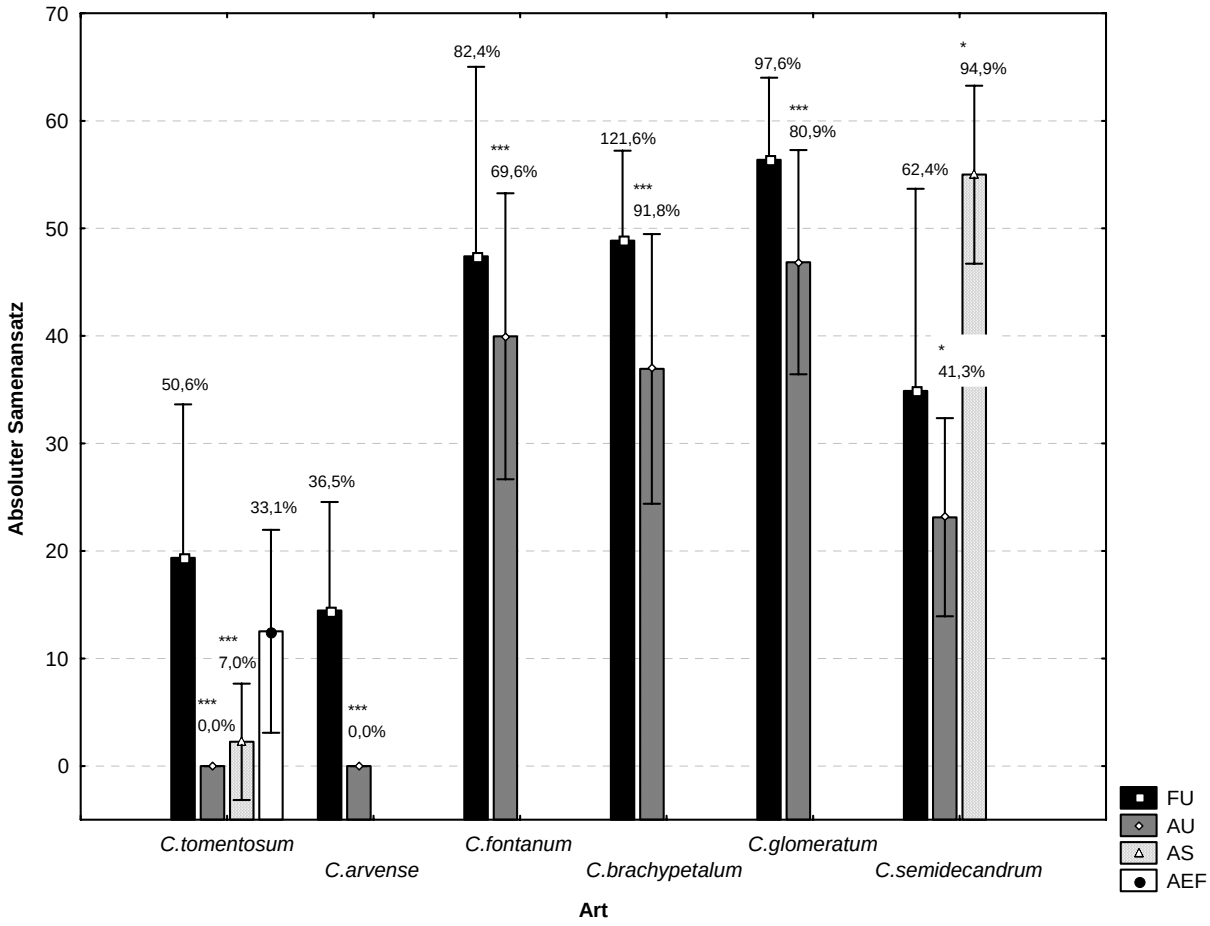


Abb. 20: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer (%) Samenansatz der Bestäubungsexperimente in der Gattung *Cerastium.* Signifikante Abweichungen vom Samenansatz unter Freilandbedingungen sind mit * gekennzeichnet. FU = frei, unbehandelt, AU = abgeschirmt, unbehandelt, AS = abgeschirmt, selbstbestäubt, AEF = abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt. *: p<0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001.

Von den restlichen untersuchten Arten der *Stellaria-Cerastium*-Gruppe wurden an *Myosoton aquaticum, Stellaria holostea* und *S. graminea* ausführliche Handbestäubungsexperimente durchgeführt. *Stellaria nemorum* konnte nicht in ausreichend großer Individuenzahl in Töpfen herangezogen werden. Da diese Art ausschließlich an von Spaziergängern stark frequentierten oder weit entfernten Freilandstandorten untersucht wurde, konnten überhaupt nur an sieben Blüten einer Population Abschirmungsversuche gemacht werden. Handbestäubungsexperimente liegen für diese Art nicht vor. An den kleinblütigen Arten *Holosteum umbellatum, Stellaria alsine* und *S. media* waren Handbestäubungsexperimente aus den gleichen technischen Gründen, wie sie bereits für die kleinblütigen Arten der Gattung *Cerastium* dargelegt wurden, nicht möglich. Auch an diesen Arten wurden lediglich Abschirmungsexperimente durchgeführt.

Das laut Pollen-Ovula-Rate obligat autogame Reproduktionssystem von *H. umbellatum* konnte im Rahmen dieser Experimente eindeutig bestätigt werden. Die Art hatte sowohl im Freiland als auch unter Abschirmung einen sehr hohen Fruchtansatz von 95,7% bzw. 96,7% (Anhang Tab. A3). Der mittlere Samenansatz der abgeschirmten Blüten war mit 89,5% ebenfalls sehr hoch, wenn auch signifikant geringer ($p < 0,05$) als der im Freiland ermittelte Samenansatz von 107,6% (Abb. 21). Der im Freiland ermittelte relative Samenansatz von mehr als 100,0% ist ein statistisches Phänomen das darauf zurück zu führen ist, dass für die Auszählung der Samenanlagen Knospen herangezogen wurden, während die Samen aus reifen Früchten ausgezählt wurden. Da die Werte damit von unterschiedlichen Blüten stammen, kann es aufgrund der natürlichen Variabilität innerhalb einer Population zu diesem Ergebnis kommen.

Abgeschirmte Blüten von *Myosoton aquaticum* zeigten zwar einen Fruchtansatz, jedoch war dieser mit 22,5% wesentlich geringer als der sehr hohe, im Freiland ermittelte Fruchtansatz von 96,6% (Anhang Tab. A3). Wurden abgeschirmte Blüten jedoch von Hand selbstbestäubt, so zeigten sie wiederum einen hohen Fruchtansatz von 80,0%. Abgeschirmte und von Hand fremdbestäubte Blüten erreichten sogar 100,0% Fruchtansatz. Der Samenansatz spiegelt diese Tendenz ebenfalls deutlich wieder (Abb. 21). Auch hier war der mittlere Samenansatz abgeschirmter Blüten (30,7%) höchstsignifikant geringer als der mittlere Samenansatz der Freilandpopulation (94,8%). Der Samenansatz der von Hand selbst- und fremdbestäubten Blüten war mit 67,8% bzw. 65,7% sehr ähnlich. Er war zwar deutlich höher als der Samenansatz abgeschirmter, unbehandelter Blüten aber signifikant geringer als der mittlere Samenansatz der Freilandpopulation. Diese Ergebnisse entsprechen dem aufgrund der Pollen-Ovula-Rate postulierten fakultativ autogamen Reproduktionssystem der Art. Die Blüten sind durchaus in der Lage ohne die Mithilfe von Bestäubern Samen zu bilden, jedoch ist spontane Autogamie aufgrund des tellerförmigen Blütenbaus relativ selten, da die Staubblätter doch wesentlich deutlicher von den Griffeln getrennt sind als z. B. in den kleinblütigen *Cerastium*- und *Stellaria*-Arten. Durch gezielte Übertragung von Fremd- oder Eigenpollen auf die Narben wird der Reproduktionserfolg von *M. aquaticum* deutlich erhöht.

Die Blüten von *S. holostea* hatten im Freiland einen Fruchtansatz von 83,3% (Anhang Tab. A3). Abgeschirmte, unbehandelte Blüten zeigten nur einen sehr geringen Fruchtansatz von 8,7%. Dies galt auch für abgeschirmte, von Hand selbstbestäubte Blüten (8,3%). Abgeschirmte, emaskulierte und von Hand fremdbestäubte Blüten zeigten dagegen wieder einen sehr hohen Fruchtansatz, der mit 88,9% sogar noch über dem Fruchtansatz der freien, unbehandelten Blüten lag. Der Samenansatz spiegelt diese Tendenz ebenfalls deutlich wider

(Abb. 21). Es fällt jedoch auf, dass selbst bei maximaler Belegung der Narben mit Fremdpollen nur ein recht geringer Samenansatz von 44,0% erzielt werden konnte. Der durchschnittliche Samenansatz im Freiland lag sogar nur bei 28,2%. Diese Ergebnisse bestätigen eindeutig das fakultativ xenogame Reproduktionssystem, das anhand der Pollen-Ovula-Rate für *S. holostea* bereits postuliert worden war und das für diese Art auch in der Literatur beschrieben wird (LUNDQVIST 1994).

Stellaria nemorum zeigte im Freiland einen mittleren Fruchtansatz von 66,5% (Anhang Tab. A3). Der Fruchtansatz der einzelnen Populationen war dabei recht konstant. Abgeschirmte unbehandelte Blüten hatten einen wesentlich geringeren Fruchtansatz von nur 14,3%. Der Samenansatz betrug im Freiland durchschnittlich 63,2% (Abb. 21). Im Gegensatz zum Fruchtansatz kam es hier jedoch zu sehr großen Schwankungen zwischen den einzelnen Populationen. Der Samenansatz der abgeschirmten unbehandelten Blüten betrug im Mittel nur 0,4%.

Die laut Pollen-Ovula-Rate ebenfalls fakultativ autogame Art *S. graminea* zeigte im Freiland einen Fruchtansatz von 66,9% und einen mittleren relativen Samenansatz von 49,7% (Abb. 21, Anhang Tab. A3). Im Abschirmungsexperiment konnte nur ein sehr geringer Frucht- und Samenansatz nachgewiesen werden. Wurden die Blüten von Hand selbstbestäubt, so wurden gar keine Früchte und Samen gebildet. Die künstliche Bestäubung abgeschirmter Blüten mit Fremdpollen ergab einen Fruchtansatz von 70% und einen mittleren Samenansatz von 28,2%. Damit zeigte *S. graminea* in den Bestäubungsexperimenten die ähnliche Tendenzen wie die fakultativ xenogame Art *S. holostea*. Die Ergebnisse standen damit im Wiederspruch zu dem anhand der Pollen-Ovula-Rate postulierten Reproduktionssystem.

Für die kleinblütigen Arten *S. alsine* und *S. media* war anhand der Pollen-Ovula-Rate ein obligat autogames Reproduktionssystem postuliert worden. Dies konnte durch die Abschirmungsexperimente bestätigt werden. Beide Arten zeigten unter Abschirmung einen ähnlich hohen oder sogar höheren Fruchtansatz als im Freiland (Anhang Tab. A3). Der mittlere Samenansatz der abgeschirmten Blüten war ebenfalls recht hoch, lag jedoch für beide Arten höchstsignifikant niedriger als der mittlere Samenansatz freier Blüten (Abb. 21).

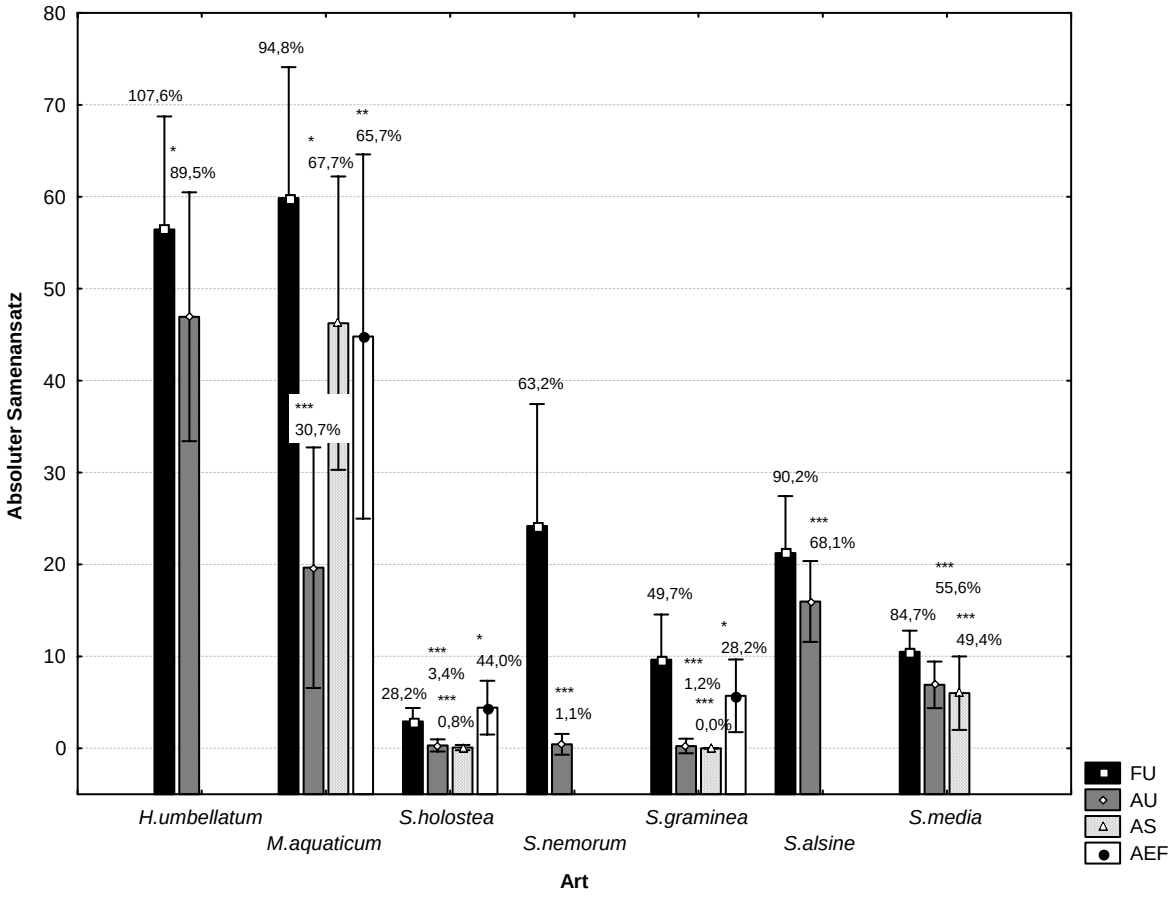


Abb. 21: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer (%) Samenansatz der Bestäubungsexperimente in den Gattung *Holosteum*, *Myosoton* und *Stellaria*. Signifikante Abweichungen vom Samenansatz unter Freilandbedingungen sind mit * gekennzeichnet. FU = frei, unbehandelt, AU = abgeschirmt, unbehandelt, AS = abgeschirmt, selbstbestäubt, AEF = abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt. *: $p<0,05$, **: $p<0,01$, ***: $p<0,001$.

Von den Arten der *Arenaria* Gruppe wurden nur an acht Blüten von *Moehringia trinervia* neben den normalen Abschirmversuchen noch zusätzliche Handbestäubungsexperimente durchgeführt. Für alle untersuchten Arten der *Arenaria* Gruppe konnte das aufgrund der Pollen-Ovula-Rate postulierte obligat autogame Reproduktionssystem bestätigt werden.

Arenaria serpyllifolia hatte im Freiland einen ähnlich hohen Fruchtansatz (96,5%) wie unter abgeschirmten Bedingungen (96,7%) (Anhang Tab. A3). Gleiches galt auch für den Samenansatz der im Freiland 102,6%, unter Abschirmung dagegen 92,2% betrug (Abb. 22).

Auch *Minuartia hybrida* zeigte sowohl unter Freiland- als auch unter Abschirmungsbedingungen einen guten Frucht- und Samenansatz, wenn dieser auch unter Abschirmungsbedingungen deutlich niedriger lag als im Freiland (Anhang Tab. A3, Abb. 22).

Moehringia trinervia wies unter Abschirmungsbedingungen sogar einen höheren Fruchtansatz (100%) auf als nicht abgeschirmte Blüten (89,5%) (Anhang Tab. A3). Gleiches galt auch für die acht Blüten die zusätzlich zur Abschirmung noch von Hand selbstbestäubt wurden. Im Gegensatz zum erhöhten Fruchtansatz war der relative Samenansatz bei dieser Art unter Abschirmungsbedingungen jedoch höchstsignifikant geringer als der Samenansatz im Freiland (Abb. 22). Wurden die abgeschirmten Blüten zusätzlich von Hand selbstbestäubt, so ergab sich ein hoher mittlerer Samenansatz, der zwischen dem Samenansatz im Freiland und dem Samenansatz abgeschirmter Blüten lag.

Wie alle anderen obligat autogamen Alsinoideae-Arten produzieren auch die untersuchten Arten der *Arenaria*-Gruppe unter abgeschirmten Bedingungen einen relativ hohen Samenansatz, der jedoch immer signifikant bis höchstsignifikant geringer war als der Samenansatz in den untersuchten Freilandpopulationen (Abb. 22).

Die als Vergleichsart herangezogene *Silene rupestris* (Caryophylloideae) zeigte im Freiland einen Fruchtansatz von 48,1% (Anhang Tab. A3). Unter Abschirmungsbedingungen war der Fruchtansatz wesentlich geringer (10,0%). Im Rahmen der Handbestäubungsexperimente wurde jedoch sowohl bei Belegung der Narben mit Eigenpollen als auch mit Fremdpollen ein deutlich höherer Fruchtansatz von 60,0% erzielt. Der Samenansatz war dagegen unter Freilandbedingungen mit 122,1% deutlich am größten. Abgeschirmte, unbehandelte Blüten erzielten nur einen sehr geringen Samenansatz von 16,3% (Abb. 22). Durch maximale, künstliche Belegung der Narben mit Eigen- bzw. Fremdpollen konnte ein durchschnittlicher Samenansatz von 44,8% bzw. 36,0% erzielt werden.

Insgesamt waren die Frucht- und Samenansätze nicht nur zwischen den Arten sondern auch zwischen verschiedenen Populationen ein- und derselben Art zum Teil ganz erheblichen Schwankungen unterworfen (Anhang Tab. A3).

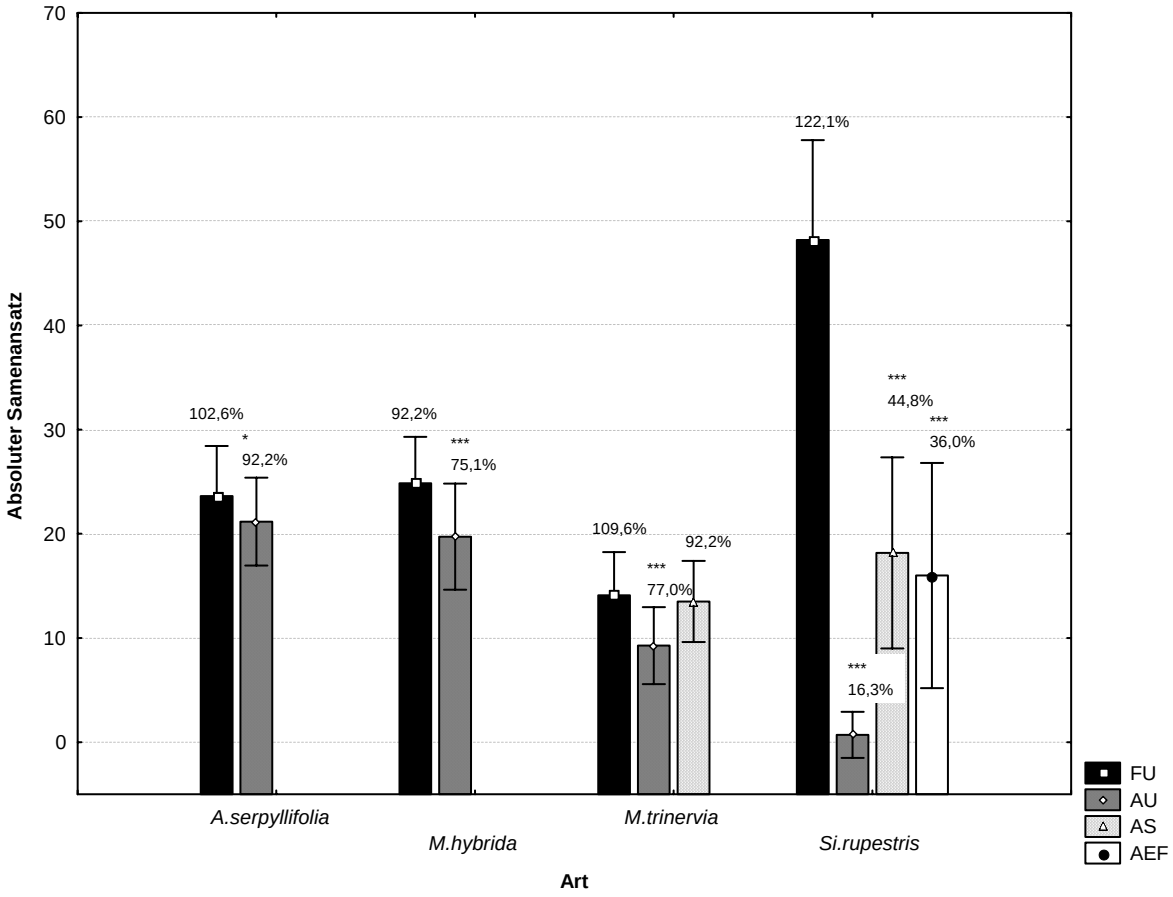


Abb. 22: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer (%) Samenansatz der Bestäubungsexperimente in den Gattung *Arenaria, Minuartia* und *Moehringia,* sowie von der Vergleichsart *Silene rupestris.* Signifikante Abweichungen vom Samenansatz unter Freilandbedingungen sind mit * gekennzeichnet. FU = frei, unbehandelt, AU = abgeschirmt, unbehandelt, AS = abgeschirmt, selbstbestäubt, AEF = abgeschirmt, emaskuliert, fremdbestäubt. *: p<0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001.

4.2.3 Keimungsversuche

Um die Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie zu vervollständigen und die Ergebnisse besser interpretieren zu können, wurden im Januar 2001 ausführliche Keimungsversuche durchgeführt, um die maximale Keimungsrate zu bestimmen und die Geschwindigkeit der Samenkeimung festzustellen. Von Arten, die sowohl im Freiland als auch unter Abschirmungsbedingungen einen hohen Samenansatz aufwiesen, wurde Samenmaterial aus den Freilandpopulationen (FU) und Samenmaterial aus den Abschirmungsexperimenten (AU) verglichen, um zu testen, ob die unter Freilandbedingungen entstandenen Samen eine höhere Keimungsrate und schnellere Keimungsgeschwindigkeit aufwiesen, als die durch spontane Autogamie entstandenen Samen aus den Abschirmversuchen. Die Ergebnisse der Keimungsversuche sind in Tab. 5 und in Tabelle A4 im Anhang zusammengestellt.

Tab. 5: Absoluter und relativer Anteil gekeimter Samen aus freien und abgeschirmten, unbehandelten Blüten und Anzahl der Tage bis zum Erreichen der maximalen Keimungsrate. n_a = Anzahl ausgesäter Samen, n_g = Anzahl gekeimter Samen.

Population	**Versuchsansatz**	**n_a**	**n_g**	**%**	**Tage**
C. tomentosum	FU	109	88	80,7	12
BG Ulm Anz.	AU	-	-	-	-
C. arvense	FU	117	109	93,2	13
Laushalde	AU	-	-	-	-
C. arvense	FU	143	105	73,4	12
Obergurgl	AU	-	-	-	-
C. arvense	FU	93	93	100,0	12
BG Ulm Anz.	AU	-	-	-	-
C. fontanum	FU	112	112	100,0	12
BG Ulm Anz.	AU	120	120	100,0	12
C. fontanum	FU	79	79	100,0	9
BG Ulm Freig.	AU	90	90	100,0	9
C. fontanum	FU	140	132	94,3	12
Rotmoos	AU	175	175	100,0	11
C. glomeratum	FU	330	330	100,0	11
BG Ulm Anz.	AU	-	-	-	-
C. glomeratum.	FU	360	355	98,6	11
BG Ulm Anz. Wild	AU	-	-	-	-
C. brachypetalum	FU	-	-	-	-
BG Ulm Anz.	AU	161	159	98,8	11
C. semidecandrum	FU	226	181	80,1	12
Gbhf. Ulm	AU	-	-	-	-
H. umbellatum	FU	160	33	20,6	12
Laushalde	AU	116	77	66,4	14
M. aquaticum	FU	153	37	24,2	18
BG Ulm Anz.	AU	140	33	23,6	19
S. holostea	FU	46	8	17,4	21
BG Ulm Anz.	AU	-	-	-	-
S. holostea	FU	50	0	0,0	22
Laushalde	AU	-	-	-	-
S. nemorum	FU	100	36	36,0	25
Radweg	AU	-	-	-	-
S. nemorum	FU	81	35	43,2	19
Silbertal	AU	-	-	-	-
S. nemorum	FU	88	23	26,1	25
Obergurgl	AU	-	-	-	-
S. graminea	FU	57	28	49,1	17
Rimpach	AU	-	-	-	-
S. graminea	FU	158	80	50,6	17
BG Ulm Anz.	AU	-	-	-	-
S. graminea	FU	97	72	74,2	17
BG Ulm Freil.	AU	-	-	-	-
S. alsine	FU	197	136	69,0	13
Rotmoos	AU	220	213	96,8	13
S. media	FU	75	70	93,3	12
O27	AU	81	81	100,0	9
S. media	FU	79	33	41,8	12
BG Ulm Anz. Wild	AU	71	70	98,6	9

Tab.5: Fortsetzung

Population	Versuchsansatz	n_a	n_g	%	Tage
A. serpyllifolia BG Ulm Anz.	FU AU	220 170	187 170	92,6 100,0	12 12
A. serpyllifolia Laushalde	FU AU	96 106	96 106	100,0 97,2	13 13
M. hybrida BG Ulm Anz.	FU AU	124 135	83 67	66,9 49,6	13 13
M. hybrida Laushalde	FU AU	318 -	208 -	65,4 -	14 -
M. trinervia BG Ulm Anz.	FU AU	87 93	8 33	9,2 35,5	25 26
M. trinervia Rotmoos	FU AU	64 107	11 51	17,2 47,7	26 25
Si. rupestris Obergurgl	FU AU	183 -	125 -	68,3 % -	14 -

In der Gattung *Cerastium* wurden insgesamt sehr hohe maximale Keimungsraten zwischen 73,4% (*C. arvense*) und 100,0% (*C. fontanum, C. glomeratum*) erzielt (Tab. 5). Die Arten benötigten 9–13 Tage um diese zu erreichen. Da nur von *C. fontanum* ausreichend Pflanzenmaterial zur Verfügung stand, wurden nur von dieser Art Samen aus dem Freiland und Samen aus Abschirmungsversuchen in Hinblick auf ihre maximale Keimungsrate und die Keimdauer verglichen. Zwischen beiden Versuchsansätzen konnte kein Unterschied in der maximalen Keimungsrate festgestellt werden. Sowohl Samen aus dem Freiland als auch Samen aus den Abschirmungsversuchen erzielten maximale Keimungsraten von 100,0%. Lediglich in der Population „Rotmoos“ erzielten im Freiland gesammelte Samen eine etwas geringere maximale Keimungsrate von 94,3%. Auch in der Keimgeschwindigkeit ergaben sich keine wesentlichen Differenzen.

Samen der Art *Holosteum umbellatum*, die im Freiland gesammelt wurden, wiesen dagegen eine deutlich geringere maximale Keimungsrate (20,6%) auf als Samen die unter Abschirmungsbedingungen entstanden waren (66,4%) (Tab. 5). Samen dieser Art benötigten 12–14 Tage um die maximale Keimungsrate zu erzielen.

Bei *Myosoton aquaticum* wiesen sowohl die im Freiland gesammelten, als auch die unter Abschirmungsbedingungen gesammelten Samen sehr ähnliche, aber recht geringe maximale Keimungsraten von 24,2% bzw. 23,6% auf (Tab. 5). Auch dauerte es mit 18–19 Tagen länger als in den Gattungen *Cerastium* und *Holosteum* bis die maximale Keimungsrate erzielt war. Zwischen den Versuchsansätzen ließen sich jedoch keine deutlichen Unterschiede feststellen.

Die Vertreter der Gattung *Stellaria* wiesen stark schwankende maximale Keimungsraten zwischen 0,0% (*S. holostea*) und 100,0% (*S. media*) auf (Tab. 5). Auch

dauerte es von Art zu Art sehr unterschiedlich lange bis die maximalen Keimungsraten erzielt wurden. Innerhalb der Gattung zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen groß- und mittelgroßblütigen, fakultativ xenogamen bis fakultativ autogamen Arten und kleinblütigen, obligat autogamen Arten. Die fakultativ xenogamen bis fakultativ autogamen Arten *S. holostea*, *S. nemorum* und *S. graminea* besaßen deutlich niedrigere maximale Keimungsraten (0,0% bis 74,2%) und keimten wesentlich langsamer (17–25 Tage) als die obligat autogamen Arten *S. alsine* und S. *media*, die Keimungsraten zwischen 41,8% und 100,0% und Keimdauern von 9–13 Tagen aufwiesen. Ein direkter Vergleich zwischen Samen die im Freiland gesammelt wurden und unter Abschirmungsbedingungen gebildeten Samen wurden nur in den kleinblütigen Arten *S. alsine* und *S. media* durchgeführt, da nur diese Arten unter Abschirmungsbedingungen eine ausreichend hohe Anzahl von Samen produzierten. In beiden Arten wiesen die Samen die unter Abschirmungsbedingungen entstanden waren, deutlich höhere Keimungsraten auf als Samen die unter Freilandbedingungen entstanden waren. Auch keimten diese Samen in der Regel schneller als die im Freiland gebildeten.

In der *Arenaria*-Gruppe wiesen die Arten *Arenaria serpyllifolia* und *Minuartia hybrida* hohe maximale Keimungsraten zwischen 49,6% und 100,0% und kurze Keimdauern von 12–14 Tagen bis zum Erreichen der maximalen Keimungsrate auf (Tab. 5). *Moehringia trinervia* hatte wesentlich geringer maximale Keimungsraten zwischen 9,2% und 47,7% und benötigte 25–26 Tage um diese zu erzielen. Vergleicht man die im Freiland gebildeten und die unter Abschirmungsbedingungen gebildeten Samen so waren in Bezug auf die maximale Keimungsrate in der Gattung *Arenaria* keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Versuchsansätzen zu erkennen, während in der Gattung *Minuartia* die unter Abschirmungsbedingungen gebildeten Samen eine geringfügig niedrigere Keimungsrate aufwiesen als die im Freiland entstandenen Samen. In der Gattung *Moehringia* wiesen die unter Abschirmungsbedingungen entstandenen Samen dagegen immer deutlich höhere maximale Keimungsraten auf als die im Freiland gesammelten Samen. Im Bezug auf die Keimdauer konnten innerhalb der *Arenaria*-Gruppe keine wesentlichen Unterschiede festgestellt werden.

Silene rupestris, die Vergleichsart aus der Unterfamilie der Caryophylloideae wies eine maximale Keimungsrate von 68,3% auf und benötigte 14 Tage um diese zu erzielen (Tab. 5).

4.2.4 Gesamtbestäubungseffektivität, Pollenschlauchkeimung auf den Narben und Trockengewicht der generativen und vegetativen Pflanzenteile

Die Gesamtbestäubungseffektivität liefert einen Hinweis darauf wie effektiv die Pollenübertragung innerhalb der untersuchten Populationen ist. Wie die Werte zwischen 0,0001 und 0,1326 zeigen, war die Pollenübertragung in allen Populationen recht uneffektiv (Tab. 6) Erwartungsgemäß schnitten dabei die großblütigen fakultativ xenogamen bis fakultativ autogamen Arten mit Werten zwischen 0,0001 (*S. holostea*) und 0,0059 *(M. aquaticum*) deutlich schlechter ab als die kleinblütigen obligat autogamen Arten, die Werte zwischen 0,0052 (*C. semidecandrum*) und 0,1326 (*M. hybrida*) aufwiesen. Der negative Zusammenhang zwischen der Blütengröße, dem Reproduktionssystem und der Gesamtbestäubungseffektivität konnte anhand einer linearen Korrelation nach PEARSON bestätigt werden. Hier wiesen alle morphologischen Merkmale die mit der Blütengröße in Verbindung standen (Blütendurchmesser, Kelchblattbreite, Kelchblattlänge, Kronblattfläche, Antherenlänge, Griffellänge und Länge der Fruchtknoten-Griffel-Partie) eine signifikante negative Korrelation zwischen r = -0,41 (Kelchblattbreite) und r = -0,69 (Antherenlänge) zur Gesamtbestäubungseffektivität auf. Von den reproduktionsbiologischen Parametern waren die Pollenkornzahl pro Anthere (r = -0,69), die Pollenkornzahl pro Blüte (r = -0,67) und die Pollen-Ovula-Rate (r = -0,45) signifikant negativ mit der Gesamtbestäubungseffektivität korreliert.

Der Anteil der gekeimten Pollenkörner an der Anzahl aller auf die Narbenlappen einer Blüte übertragenen Pollenkörner war ebenfalls sehr gering (Tab. 6). Dementsprechend lag die *in vivo* ermittelte Pollenkeimungsrate nur zwischen 0,5% (*C. brachypetalum*) und 42,9% *(M. trinervia*). Die etwas höhere Pollenkeimungsrate von *S. holostea* (50,0%) wurde dabei nicht in Betracht gezogen, da bei dieser Art auf den Narbenlappen von 40 Blüten insgesamt nur zwei Pollenkörner gezählt wurden. Die *in vivo* gefundene Pollenkeimungsrate war mit der mittels FCR indirekt ermittelten Pollenvitalität nicht signifikant korreliert. Auch hatte die Anzahl der Pollenkörner auf den Narbenlappen keinen signifikanten Einfluss auf die Pollenkeimungsrate.

Tab. 6: Pollenvitalität (FCR), Anzahl der gebildeten Pollenkörner pro Blüte, Anzahl der auf den Narben gefundenen Pollenkörner pro Blüte, Gesamtbestäubungseffektivität, Anzahl der in den Griffeln gefundenen Pollenschläuche pro Blüte und Pollenkeimungsrate (in vivo). PKNarben = auf den Narben gefundene Pollenkörner pro Blüte, PSGriffel = im Griffelgewebe gefundene Pollenschläuche pro Blüte, % Trockengewicht = Anteil der reproduktiven Organe am Gesamttrockengewicht der überirdischen Pflanzenteile. n = Stichprobenumfang.

Art	**Pollenvitalität (FCR)**	**n**	**PkBlüte (MW±SD)**	**n**	**PkNarben (MW±SD)**	**n**	**Bestäubungs-effektivität**	**PSGriffel (MW±SD)**	**n**	**Pollenkeimungs-rate (in vivo)**	**% Trockengewicht**
Cerastium tomentosum	49,2%	20	8694,3±1656,5	20	49,7±51,8	20	0,0057	7,4±10,0	20	14,9 %	20,5
Cerastium arvense	62,0%	60	11852,2±3383,4	80	15,1±22,3	80	0,0013	3,0±4,1	80	19,9 %	18,4
Cerastium fontanum	47,6%	60	3572,3±692,5	60	41,8±52,7	59	0,0117	2,3±5,1	59	5,5 %	21,1
Cerastium glomeratum	45,9%	30	2490,6±859,8	40	43,7±55,9	57	0,0175	6,8±12,1	57	15,6 %	28,9
Cerastium brachypetalum	67,3%	20	698,0±227,1	20	18,8±14,3	20	0,0269	0,1±0,7	20	0,5 %	24,7
Cerastium semidecandrum	81,0%	20	1837,6±355,9	20	9,5±10,9	20	0,0052	0,9±2,3	20	9,5 %	31,0
Holosteum umbellatum	38,9%	22	1594,4±527,2	20	37,3±34,0	13	0,0234	10,6±11,9	13	28,4 %	30,9
Myosoton aquaticum	38,3%	10	11099,5±1967,5	20	66,0±87,7	20	0,0059	13,7±17,3	20	20,7 %	10,2
Stellaria holostea	22,0%	40	16396,8±3446,7	40	2,2±4,3	40	0,0001	1,1±1,8	40	50,0 %	22,8
Stellaria nemorum	80,4%	50	9106,0±1818,3	60	27,7±44,3	41	0,0030	5,1±6,9	41	18,4 %	8,1
Stellaria graminea	71,0%	60	5320,1±1713,4	60	1,1±5,7	42	0,0002	0,3±1,3	42	27,3 %	16,0
Stellaria alsine	86,9%	19	1862,1±676,2	40	17,3±30,6	23	0,0093	5,3±9,0	23	30,6 %	13,6
Stellaria media	74,7%	30	929,8±373,5	60	15,4±29,4	59	0,0166	1,6±3,9	59	10,4 %	21,8
Arenaria serpyllifolia	39,9%	32	1005,0±300,7	40	40,6±31,1	40	0,0404	2,6±3,5	40	6,4 %	30,0
Minuartia hybrida	80,9%	20	1021,1±223,8	40	135,4±87,6	37	0,1326	18,1±17,5	37	13,4 %	10,1
Moehringia trinervia	73,1%	37	748,9±207,8	39	26,1±26,0	36	0,0349	11,2±9,7	36	42,9 %	6,4
Silene rupestris	91,5%	10	12271,8±1786,9	20	50,9±73,3	21	0,0041	10,2±13,4	21	20,0 %	16,2

Der Anteil des in die generativen Pflanzenteile investierten Trockengewichts am Gesamttrockengewicht aller oberirdischen Pflanzenteile schwankte zwischen 6,4% (*M. trinervia*) und 31,0% (*C. semidecandrum*) (Tab. 6). Die durchgeführte Korrelationsanalyse ergab einen leichten negativen Zusammenhang zwischen dem Gewichtsanteil der generativen Pflanzenteile und der Blütengröße. Dieser Zusammenhang war jedoch nur für die Merkmale Tiefe der Kronblattspalte (Cbs: r = -0,55), Fruchtknotenlänge (Fkl: r = -0,51) und Antherenlänge (Sbl: r = -0,40) signifikant.

4.3 Statistische Auswertung der morphologischen und reproduktionsbiologischen Blütenparameter

In Tab. 7 ist deutlich zu erkennen, dass sich die als kleinblütig eingestuften Arten der verschiedenen Gattungen und Großgruppen (*Cerastium brachypetalum, C. glomeratum, C. semidecandrum, Holosteum umbellatum, Stellaria alsine, S. media, Arenaria serpyllifolia, Minuartia hybrida und Moehringia trinervia*) untereinander in ihrer Blütenmorphologie ähnlicher waren als groß- und kleinblütige Arten der selben Gattung. Die gleiche Tendenz ließ sich für die großblütigen Arten *Cerastium tomentosum* und *Stellaria holostea* sowie für die Arten mit mittelgroßen Blüten (*Cerastium fontanum, Myosoton aquaticum, Stellaria graminea* und *Silene rupestris*) feststellen. Besonders hohe Ähnlichkeiten fanden sich zwischen den kleinblütigen Arten *Cerastium brachypetalum, C. glomeratum,* und *C. semidecandrum*, sowie zwischen den kleinblütigen Arten *Stellaria alsine, C. brachypetalum* und *Moehringia trinervia*. Lediglich für die Arten *Cerastium arvense* und *Stellaria nemorum* konnten keine Partnerarten gefunden werden, die ähnlich genug waren, um in mindestens 50% der untersuchten Merkmale keine signifikanten Unterschiede aufzuweisen.

Die Analyse der reproduktionsbiologischen Merkmale ist in Tab. 8 zusammengefasst. Sie ergab eine ähnliche Tendenz wie die morphologische Analyse. Es zeigte sich, dass sich Arten aus verschiedenen Gattungen und Großgruppen, die das gleiche Reproduktionssystem aufwiesen in Hinblick auf ihre reproduktionsbiologischen Parameter stärker ähnelten als Arten der gleichen Gattung, die unterschiedliche Reproduktionssysteme aufwiesen. Für *Stellaria holostea*, die einzigen Art mit fakultativ xenogamem Reproduktionssystem, konnte keine Partnerart gefunden werden, die sich in mindestens 50% der gemessenen Parameter nicht signifikant von dieser unterschied.

Tab. 7: Zusammenfassung der Ergebnisse einer einfaktoriellen ANOVA mit anschließendem *post-hoc* Test nach TUKEY basierend auf 14 morphologischen Blütenmerkmalen. Die Zahlen geben an, in wie vielen Merkmalen sich zwei Arten **nicht** signifikant unterscheiden. Hellgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 50% der Merkmale, dunkelgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 75% der Merkmale.

	C.t.	*C.a.*	*C.f.*	*C.b.*	*C.g.*	*C.s.*	*H.u.*	*M.a.*	*S.h.*	*S.n.*	*S.g.*	*S.a.*	*S.m.*	*A.s.*	*M.h.*	*M.t.*	*Si.r.*
C t.	-																
C.a.	5	-															
C f.	5	6	-														
C.b.	2	2	2	-													
C.g.	2	2	2	11	-												
C.s.	1	1	1	13	8	-											
H.u.	0	0	1	8	7	6	-										
M.a.	3	3	7	1	2	0	1	-									
S.h.	8	1	2	1	1	0	1	4	-								
S n.	3	3	2	1	1	0	1	2	3	-							
S.g.	1	1	4	4	6	3	4	4	2	2	-						
S.a.	1	1	2	11	8	4	6	1	2	2	4	-					
S.m.	0	0	1	8	7	7	10	0	1	1	3	8	-				
A s.	1	1	1	9	6	8	5	1	2	2	2	8	6	-			
M.h.	0	0	0	8	4	7	6	0	1	1	1	10	6	10	-		
M.t.	1	1	2	10	7	6	8	2	1	2	4	12	9	6	8	-	
Si r.	1	2	7	4	5	3	4	6	3	2	7	5	2	5	3	8	-

Tab. 8: Zusammenfassung der Ergebnisse einer einfaktoriellen ANOVA mit anschließendem *post-hoc* Test nach TUKEY basierend auf sechs reproduktionsbiologischen Blütenmerkmalen. Die Zahlen geben an, in wie vielen Merkmalen sich zwei Arten **nicht** signifikant unterscheiden. Hellgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 50% der Merkmale, dunkelgraue Felder: kein signifikanter Unterschied in mindestens 75% der Merkmale.

	C.t.	*C.a*	*C.f.*	*C.b.*	*C.g.*	*C.s.*	*H.u.*	*M.a.*	*S.h.*	*S.n.*	*S.g.*	*S.a.*	*S.m.*	*A.s.*	*M.h.*	*M.t.*	*Si.r.*
C t.	-																
C.a.	3	-															
C f.	2	1	-														
C.b.	2	3	2	-													
C.g.	1	1	5	4	-												
C.s.	0	0	3	3	5	-											
H.u.	1	0	3	3	5	3	-										
M.a.	3	5	2	2	2	2	2	-									
S.h.	0	1	0	1	0	0	0	1	-								
S n.	4	1	0	2	0	1	0	2	0	-							
S.g.	1	2	1	2	0	1	1	3	0	2	-						
S.a.	0	0	1	3	3	4	3	4	0	1	2	-					
S.m.	0	0	2	3	3	4	1	2	1	2	1	4	-				
A s.	1	0	2	3	5	2	4	1	0	0	2	5	2	-			
M.h.	0	1	1	4	5	4	3	2	0	1	1	5	4	4	-		
M.t.	0	1	1	4	4	5	3	3	1	1	2	6	4	5	4	-	
Si r.	2	3	0	1	1	2	1	4	0	3	1	2	1	1	2	2	-

Die Ergebnisse der statistischen Auswertung mittels ANOVA und anschließendem *post-hoc* Test nach TUKEY legen die Vermutung nahe, dass sich die untersuchten Arten anhand der im Rahmen der vorliegenden Untersuchung aufgenommenen Daten weniger in verwandtschaftliche, als viel mehr in blütenökologische Typen einteilen lassen. Um diese Vermutung noch mit einer weiteren Methode zu überprüfen, wurde ein Ähnlichkeitsvergleich mit Hilfe einer Clusteranalyse durchgeführt und die Ergebnisse in Form eines Clusterdiagramms dargestellt, nachdem die eingesetzten morphologischen und reproduktionsbiologischen Messwerte zuvor auf hochkorrelierte Zusammenhänge überprüft und anschließend standardisiert worden waren.

Aus dem Dendrogramm der Culsteranalyse wird ersichtlich, dass die untersuchten Arten zwei große Gruppen (Cluster) bilden (Abb. 23). In der ersten Gruppe (A1) sind die fakultativ xenogame Art *Stellaria holostea* und die fakultativ autogamen Arten *Cerastium tomentosum, C. arvense, Myosoton aquaticum* und *Stellaria nemorum* zusammengefasst. *Cerastium fontanum* ist als einzige obligat autogame Art in dieser Gruppe zu finden. Innerhalb dieses Clusters steht *S. holostea* (B2) als fakultativ xenogame Art den fakultativ autogamen Arten und der obligat autogamen Art (B1) gegenüber. In der zweiten Gruppe (A2) sind alle restlichen obligat autogamen Arten zusammengefaßt. Die fakultativ autogamen Arten *Stellaria graminea* und *Silene rupestris* (C2), die ebenfalls in diese Gruppe clustern, sind sich in ihren morphologischen und reproduktionsbiologischen Blütenmerkmalen recht ähnlich und stehen den obligat autogamen Arten (C1) gegenüber. Innerhalb der obligat autogamen Arten clustern die Vertreter der *Arenaria*-Gruppe (*Arenaria serpyllifolia, Moehringia trinervia* und *Minuartia hybrida*) zusammen (D2). Gemeinsam mit *Stellaria alsine*, der sie in den Blütenmerkmalen sehr stark ähneln, stehen sie den obligat autogamen Arten der Gattung *Cerastium* (D1) gegenüber. *Stellaria media* und *Holosteum umbellatum* stehen als eigenes kleines Cluster (D3) den restlichen obligat autogamen Arten gegenüber.

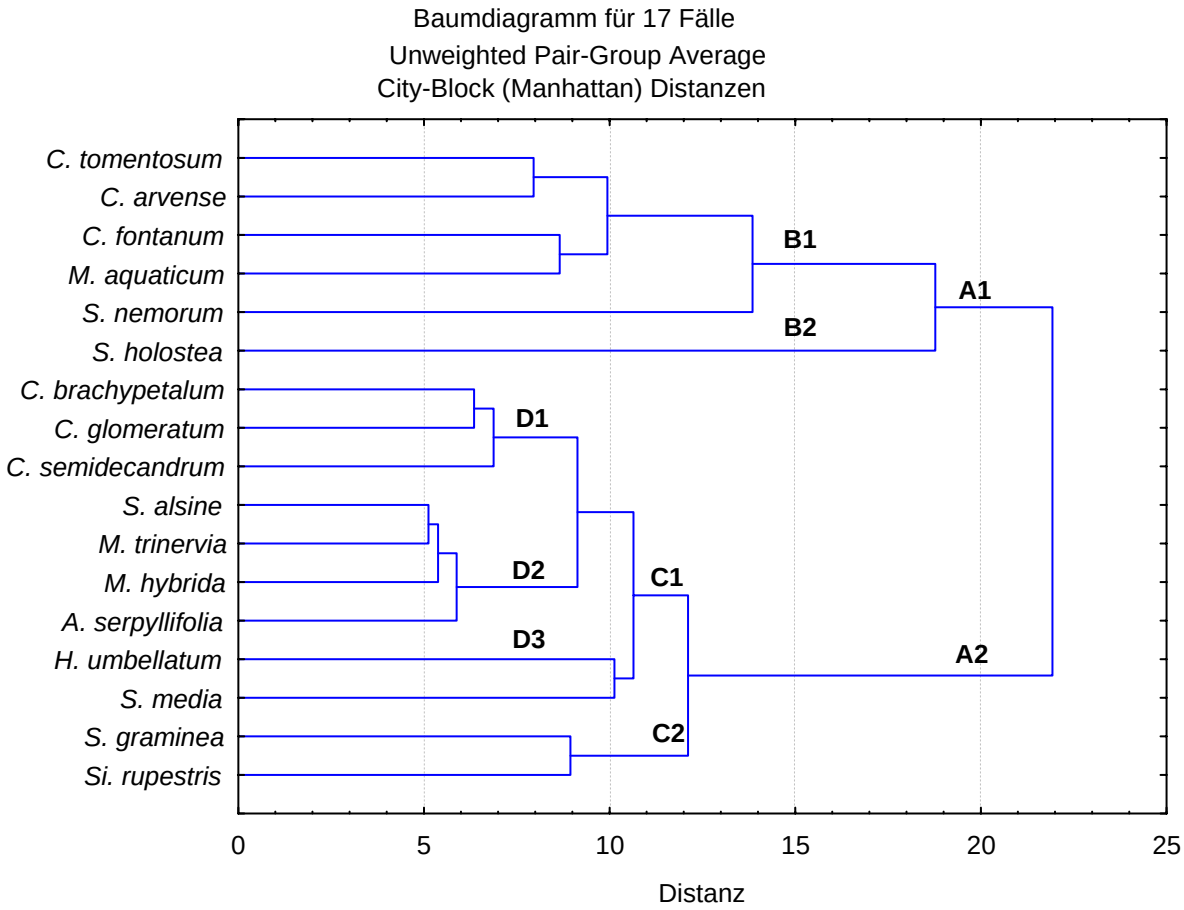


Abb. 23: Dendrogramm von 17 Arten, basierend auf der Berechnung der Abstandskoeffizienten nach der City-Block-Methode (average Manhattan distances) von morphometrischen Merkmalen und Merkmalen des Reproduktionssystems. Die Verknüpfung erfolgte nach der Unweighted Pair-Group Average Methode.

Eine anschließend mit den in die Clusteranalyse eingesetzten Variablen durchgeführte Zwei-Gruppen-Diskriminanzanalyse ergab eine gute Trennung für die zwei Hauptgruppen A1 und A2. Der Wilks'-Lambda für das Gesamtmodell betrug 0,110. Der partielle Wilks'-Lambda (PWL) zeigte, dass die Kelchblattbreite (Kbb: PWL = 0,850), die Antherenzahl (Sbz: PWL = 0,857), die Griffelzahl (Grz: PWL = 0,894) und Fruchtknotenlänge (Fkl: PWL = 0,947) den größten Anteil an der Auftrennung der Gruppen hatten (Tab. 9). Aber auch weitere Merkmale wie die Anzahl der Pollenkörner pro Blüte (PkBl), der Blütendurchmesser (Ø), die Pollen-Ovula-Rate, die Fruchtknotenbreite (Fkb), die Pollenkorngröße (Pk Ø) und die Pollenvitalität (Povi) gingen in das Modell mit ein. Um die Bedeutung der vier Hauptmerkmale für die Gruppentrennung zu verifizieren, wurde zusätzlich ein Mittelwertstest (*t*-Test nach STUDENT) durchgeführt der zeigte, dass die Mittelwerte aller vier Merkmale der Gruppe A1 höchstsignifikant größer waren als die jeweiligen Mittelwerte aller in das Modell eingesetzter Arten ($p < 0,01$). Umgekehrt waren die Mittelwerte aller vier Merkmale der

Gruppe A2 höchstsignifikant kleiner als die jeweiligen Mittelwerte aller in das Modell eingesetzten Arten ($p < 0,01$).

Tab. 9: Statistische Kenngrößen der Diskriminanzfaktoren für die Zwei-Gruppen Diskriminanzanalyse zwischen A1 und A2.

Diskriminanzanalyse - Zusammenfassung (Alle Daten standardisiert in Statistik) Variablen im Modell: 15; Gruppen: Clusternr. (2 Gr.) Wilks' Lambda: ,11024 approx. F (15,463)=249,13 p<0,0000						
Merkmale (im Modell)	**Wilks'-Lambda**	**Partieller Wilks'-Lambda**	**F-Wert**	**p-Level**	**Toler.**	**1-Toler. (R-Quadrat)**
Ø	0,111825	0,985814	6,66284	0,010151	0,259710	0,740290
Kbl	0,110377	0,998745	0,58180	0,445997	0,408105	0,591895
Kbb	0,129628	0,850424	81,43440	0,000000	0,393979	0,606020
Cbfl	0,110284	0,999588	0,19092	0,662359	0,372912	0,627088
Cbs	0,111108	0,992175	3,65152	0,056635	0,278501	0,721499
Fkl	0,116396	0,947104	25,85862	0,000001	0,233331	0,766669
Fkb	0,111899	0,985160	6,97436	0,008548	0,520571	0,479429
Sbz	0,128587	0,857308	77,06255	0,000000	0,580331	0,419669
Grz	0,123317	0,893945	54,92892	0,000000	0,212886	0,787114
FkGrl	0,110354	0,998959	0,48267	0,487564	0,269348	0,730652
Pk Ø	0,112433	0,980489	9,21346	0,002538	0,617990	0,382010
PkBl	0,112748	0,977742	10,53983	0,001253	0,271484	0,728516
Sa	0,110272	0,999700	0,13903	0,709414	0,256422	0,743578
P/O-Rate	0,111605	0,987761	5,73680	0,017009	0,152031	0,847969
Povi	0,112283	0,981798	8,58387	0,003559	0,596106	0,403894

Innerhalb der Gruppe A1 war die Pollen-Ovula-Rate bei weitem am stärksten an der Auftrennung in die Untergruppen B1 und B2 beteiligt (PWL = 0,565) (Tab. 10). Die Güte der Gesammtauftrennung in diese Untergruppen war mit einem Wilks'-Lambda von 0,04 sehr hoch.

Tab. 10: Statistische Kenngrößen der Diskriminanzfaktoren für die Zwei-Gruppen Diskriminanzanalyse zwischen B1 und B2.

Diskriminanzanalyse - Zusammenfassung (Alle Daten standardisiert in Statistik) Variablen im Modell: 15; Gruppen: Clusternr (2 Gr.) Wilks' Lambda: ,03848 approx. F (15,211)=351,53 p<0,0000						
Merkmale (im Modell)	**Wilks'-Lambda**	**Partieller Wilks'-Lambda**	**F-Wert**	**p-Level**	**Toler.**	**1-Toler. (R-Quadrat)**
Ø	0,038491	0,999594	0,0858	0,769910	0,310062	0,689938
Kbl	0,039308	0,978812	4,5675	0,033735	0,592621	0,407379
Kbb	0,039458	0,975101	5,3878	0,021233	0,606790	0,393210
Cbfl	0,039085	0,984409	3,3417	0,068956	0,323820	0,676180
Cbs	0,038701	0,994168	1,2379	0,267149	0,089578	0,910422
Fkl	0,048102	0,799876	52,7908	0,000000	0,114132	0,885868
Fkb	0,042996	0,894870	24,7884	0,000001	0,573682	0,426318
Sbz	0,038555	0,997952	0,4331	0,511195	0,928209	0,071791
Grz	0,045970	0,836967	41,1007	0,000000	0,086549	0,913451
FkGrl	0,039383	0,976963	4,9753	0,026764	0,288236	0,711764
Pk Ø	0,038507	0,999184	0,1724	0,678432	0,659356	0,340644
PkBl	0,043817	0,878092	29,2937	0,000000	0,271094	0,728906
Sa	0,038617	0,996329	0,7775	0,378915	0,428085	0,571915
P/O-Rate	0,068156	0,564522	162,7677	0,000000	0,359766	0,640234
Povi	0,041234	0,933096	15,1290	0,000135	0,603931	0,396070

In der Gruppe A2 ließen sich insgesamt vier Untergruppen (C2, D1, D2 und D3) unterscheiden (Abb. 23). Die Auftrennung in die Untergruppen war mit einem Wilks'-Lambda von p<0,00016 für das Gesamtmodell sehr gut (Tab. 11). Die größte Rolle für die Gruppentrennung spielte die Griffelzahl (Grz: PWL = 0,157) gefolgt von der Kronblattspalte (Cbs: PWL = 0,646), der Pollenkornzahl pro Blüte (PkBl: PWL = 0,687) und der Staubblattzahl (Sbz: PWL = 0,703). Aber auch der Pollenkorndurchmesser (Pk Ø), der Blütendurchmesser (Ø), die Fruchtknotenlänge (Fkl) und die Länger der Fruchtknoten-Griffel-Partie (FkGrl) gingen in das Modell mit ein.

Tab. 11: Statistische Kenngrößen der Diskriminanzfaktoren für die Diskriminanzanalyse zwischen den Gruppen C2, D1, D2 und D3.

Diskriminanzanalyse - Zusammenfassung (Alle Daten standardisiert in Statistik) Variablen im Modell: 15; Gruppen: Clusternr (4 Gr.) Wilks' Lambda: ,00016 approx. F (45,695)=276,65 p<0,0000						
Merkmale (im Modell)	**Wilks'-Lambda**	**Partieller Wilks'-Lambda**	**F-Wert**	**p-Level**	**Toler.**	**1-Toler. (R-Quadrat)**
Ø	0,000215	0,751532	25,7879	0,000000	0,768612	0,231389
Kbl	0,000165	0,980156	1,5792	0,195108	0,510218	0,489782
Kbb	0,000196	0,826881	16,3304	0,000000	0,695773	0,304227
Cbfl	0,000169	0,954725	3,6989	0,012480	0,389681	0,610319
Cbs	0,000250	0,646383	42,6714	0,000000	0,290995	0,709005
Fkl	0,000214	0,756077	25,1641	0,000000	0,270846	0,729154
Fkb	0,000165	0,978992	1,6738	0,173347	0,520966	0,479034
Sbz	0,000230	0,703421	32,8866	0,000000	0,761765	0,238235
Grz	0,001030	0,156991	418,8426	0,000000	0,827419	0,172581
FkGrl	0,000213	0,757749	24,9365	0,000000	0,356230	0,643770
Pk Ø	0,000218	0,742041	27,1154	0,000000	0,491013	0,508987
PkBl	0,000236	0,686622	35,5996	0,000000	0,147790	0,852210
Sa	0,000180	0,900044	8,6624	0,000018	0,291790	0,708210
P/O-Rate	0,000173	0,935076	5,4157	0,001281	0,300626	0,699374
Povi	0,000169	0,954160	3,7473	0,011707	0,676962	0,323038

Die Durchschnittswerte der kanonischen Variablen ergaben, dass durch den Diskriminanzfaktor 1 (DF1) die Auftrennung zwischen der Gruppe D1, die alle kleinblütigen Arten der Gattung *Cerastium* beinhaltet und den anderen Gruppen erfolgt (Tab. 12) Der Diskriminanzfaktor 2 (DF2) zeigte sich vor allem für die Trennung der beiden kleinen Cluster D3 und C2 von den größeren Clustern D1 und D2 verantwortlich, während der Diskriminanzfaktor 3 (DF3) die Gruppen D2 und D3 von den Gruppen D1 und C2 trennte. Wie aus den Eigenwerten ersichtlich, war die Trennung durch DF1 besser als durch DF 2 und DF3 (Tab. 13). Die Auftrennung in die vier Gruppen erfolgte zu 58% durch DF 1. DF 2 war mit 28% und DF 3 mit 14% an der Trennung beteiligt. Mit einem Chi^2-Test konnte nachgewiesen werden, dass alle drei Diskriminanzfaktoren signifikant waren (Tab. 13).

Die Berechnung der standardisierten Koeffizienten ergab, dass die Griffelzahl (Grz) erwartungsgemäß den größten Anteil am DF1 hatte, in weitem Abstand gefolgt von der Anzahl der Pollenkörner pro Blüte (PkBl) und dem Blütendurchmesser (Ø) (Tab. 14). Für den DF2 waren dagegen die Anzahl der Pollenkörner pro Blüte (PkBl) und die Tiefe der Kronblattspalte (Cbs) die wichtigsten Merkmale. Die Merkmale Pollenkorngröße, Anzahl der Samenanlagen (Sa), Antherenzahl (Sbz) und Fruchtknotenlänge (Fkl) hatten den größten Einfluß auf DF3.

Tab. 12: Durchschnittswerte der kanonischen Variablen.

Gruppe	Diskriminanzfaktor 1	Diskriminanzfaktor 2	Diskriminanzfaktor 3
D1	10,17158	-1,58667	-1,20197
D3	-3,39127	5,83080	-3,99161
C2	-5,80276	-5,97583	-1,10261
D2	-0,97481	1,89306	3,75133

Tab. 13: Ergebnisse des Chi^2-Testes für die Diskriminanzfaktoren. Die erste Zeile enthält die Ergebnisse unter Berücksichtigung aller Faktoren, die zweite Zeile gilt für die verbleibenden Faktoren nach Entfernung des DF1. Die dritte Zeile enthält die Ergebnisse nach Entfernung des DF2. ADF = Anzahl der entfernten Diskriminanzfaktoren, FG = Anzahl der Freiheitsgrade, p-Werte = Signifikanzniveau, Kanon. R. = Werte der kanonischen Faktoren.

ADF	Eigenwerte	Kanon. R	Wilks'-Lambda	Chi-Quadrat	FG	p-Wert
0	34,766	0,986	0,000162	2108,217	45	0,00
1	19,920	0,972	0,005784	1244,369	28	0,00
2	8,648	0,947	0,103652	547,411	13	0,00

Tab. 14: Standardisierte Koeffizienten der Diskriminanzfaktoren (DF). Grau unterlegt wurden die Variablen, die für den jeweiligen Diskriminanzfaktor den größten Anteil an der Auftrennung der Gruppen zeigte.

Variable	Diskriminanzfaktor 1	Diskriminanzfaktor 2	Diskriminanzfaktor 3
Ø	-0,36260	-0,39841	-0,225520
Kbl	0,13139	-0,11210	0,106928
Kbb	-0,26237	0,31289	-0,315927
Cbfl	0,00526	0,24153	-0,261037
Cbs	-0,07127	-1,07072	-0,377600
Fkl	0,05767	0,81231	-0,553223
Fkb	-0,14427	0,12163	-0,082664
Sbz	0,12632	-0,29095	0,572604
Grz	0,96660	-0,29307	-0,181586
FkGrl	-0,20858	-0,66869	0,490388
Pk Ø	-0,16743	0,24926	-0,700188
PkBl	-0,36864	-1,45070	-0,036994
Sa	0,14696	-0,10825	-0,588564
P/O-Rate	-0,21440	0,34165	-0,261011
Povi	0,11442	-0,17067	0,175109
Eigenwerte	34,76652	16,92063	8,647629
Kumulativer Anteil	0,57623	0,85667	1,000000

4.4 Blütenfarbe und UV-Male

Die Blütenfarbe aller untersuchten Populationen entsprach auf der Farbskala nach KORNERUP & WANSCHER (1981) dem Farbeindruck „Reinweiß“ (30A1) oder „helles Grünweiß“ (30A2) wobei 22 Populationen mit „Reinweiß“ und 12 Populationen mit „helles Grünweiß“ beschrieben wurden (Tab. 15)

Tab. 15: Farbeindruck und UV-Muster aller untersuchter Pflanzenpopulationen. +++ = Reproduktionsorgane UV-absorbierend, Kronblätter stark UV-reflektierend mit zusätzlichem UV-Muster an der Kronblattbasis, ++ = Reproduktionsorgane UV-absorbierend, Kronblätter stark UV-reflektierend, aber ohne UV-Muster, + = Reproduktionsorgane UV-absorbierend, Kronblätter nur mit sehr schwacher UV-Reflexion.

Population	**Farbeindruck**	**UV-Muster**
C. tomentosum BG Ulm Anz.	Reinweiß	+++
C. arvense Göttingen	Reinweiß	+++
C. arvense Laushalde	Helles Grünweiß	+++
C. arvense Obergurgl	Helles Grünweiß	+++
C. arvense BG Ulm Anz.	Helles Grünweiß	+++
C. fontanum BG Ulm Anz.	Reinweiß	+++
C. fontanum BG Ulm Freig.	Reinweiß	+++
C. fontanum Rotmoos	Reinweiß	+++
C. glomeratum BG Ulm Anz.	Reinweiß	+++
*C. glom*eratum BG Ulm Anz. Wild	Reinweiß	+++
C. brachypetalum BG Ulm Anz.	Helles Grünweiß	+
C. semidecandrum Gbhf. Ulm	Reinweiß	Nicht erfasst
H. umbellatum Laushalde	Reinweiß	++
M. aquaticum BG Ulm Anz.	Helles Grünweiß	++
S. holostea BG Ulm Anz.	Helles Grünweiß	+++
S. holostea Laushalde	Helles Grünweiß	+++
S. nemorum Radweg	Reinweiß	Nicht erfasst
S. nemorum Silbertal	Helles Grünweiß	Nicht erfasst
S. nemorum Obergurgl	Helles Grünweiß	Nicht erfasst
S. graminea Rimpach	Helles Grünweiß	++
S. graminea BG Ulm Anz.	Reinweiß	++
S. graminea BG Ulm Freil.	Helles Grünweiß	++
S. alsine Rotmoos	Reinweiß	++
S. alsine BG Ulm Anz.	Reinweiß	++
S. media O27	Reinweiß	++
S. media BG Ulm Anz.	Reinweiß	++
S. media BG Ulm Anz. Wild	Reinweiß	++
A. serpyllifolia BG Ulm Anz.	Reinweiß	++
A. serpyllifolia Laushalde	Reinweiß	++
*M. hybr*ida Laushalde	Reinweiß	+
M. hybrida BG Ulm Anz.	Reinweiß	+
M. trinervia BG Ulm Anz.	Reinweiß	+
M. trinervia Rotmoos	Reinweiß	+
Si. rupestris Obergurgl	Helles Grünweiß	+++

Alle untersuchten Arten wiesen ein mehr oder weniger stark UV-absorbierendes Blütenzentrum auf, wobei meist nur die Reproduktionsorgane (Antheren, Fruchtknoten und Griffel) an der UV-Absorption beteiligt waren (Abb. 24-Abb. 28). Nur bei den größerblütigen *Cerastium*-Arten, so wie bei *Stellaria holostea* und *Silene rupestris* konnte zusätzlich noch ein UV-Muster auf den Petalen nachgewiesen werden. Auffällig ist die starke UV-Reflexion an der Staubblattbasis von *Myosoton aquaticum* und *Stellaria graminea*. Während es sich in den Blüten von *M. aquaticum* um die Reflexion echter Flüssigkeitstropfen (Nektar) handelt, wird die Reflexion in Blüten von *S. graminea* durch die stark glänzende obere Kelchblattbasis hervorgerufen, die somit das Vorhandensein von Flüssigkeit in der Blüte vortäuscht.

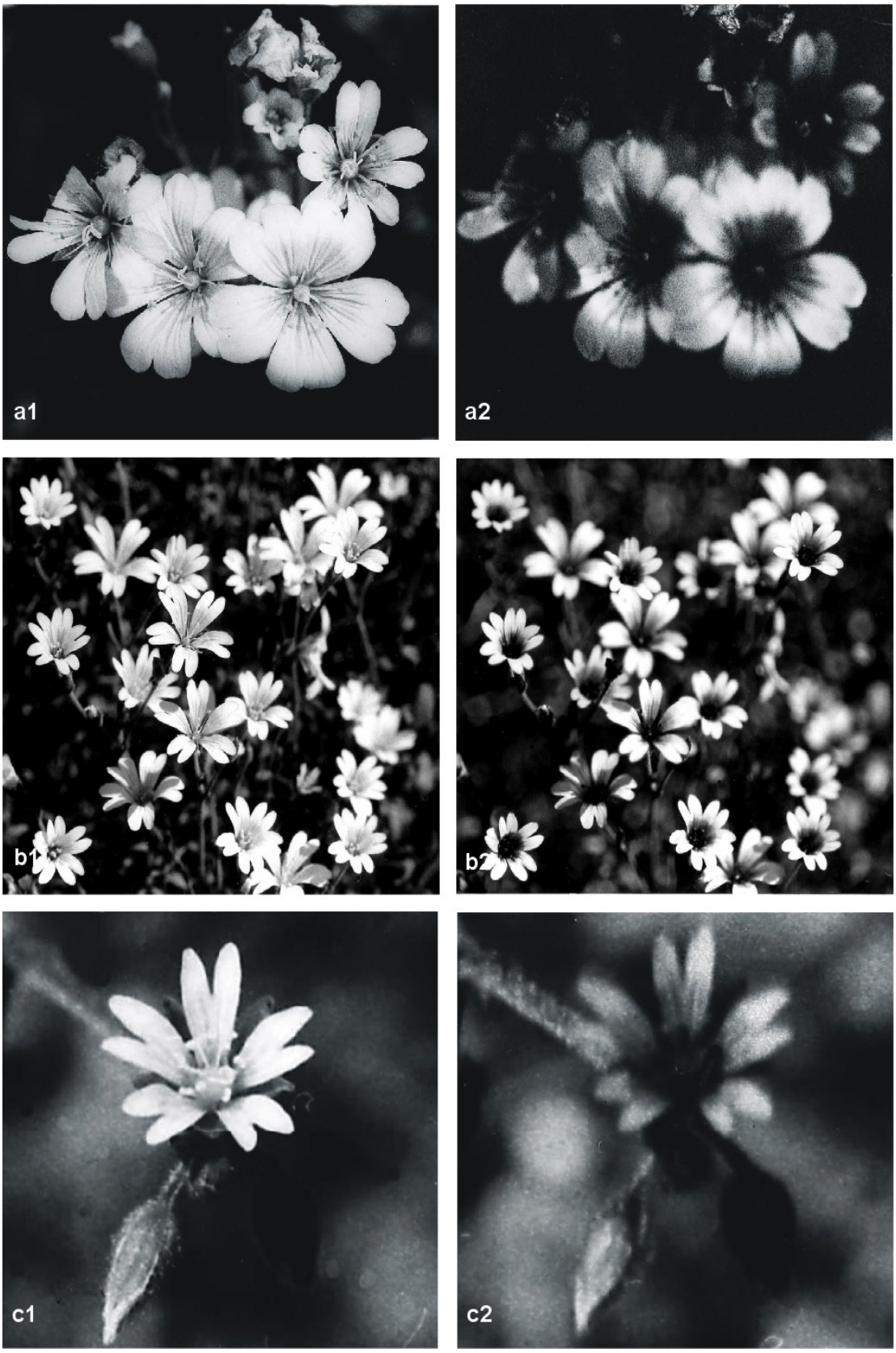


Abb. 24a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Cerastium tomentosum* (a), *C. arvense* (b) und *C. fontanum* (c).

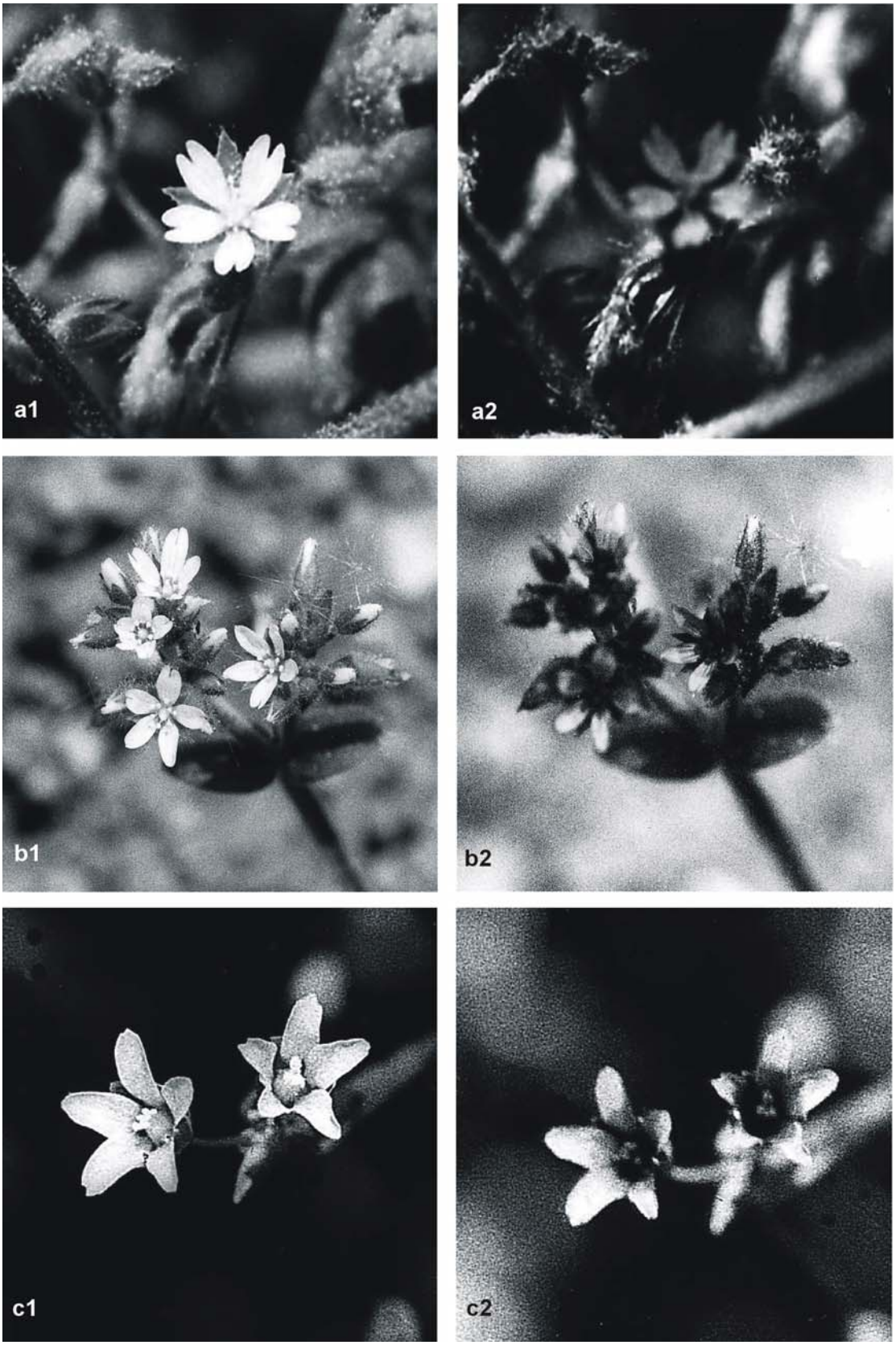


Abb. 25a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Cerastium brachypetalum* (a), *C. glomeratum* (b) und *Holosteum umbellatum* (c).

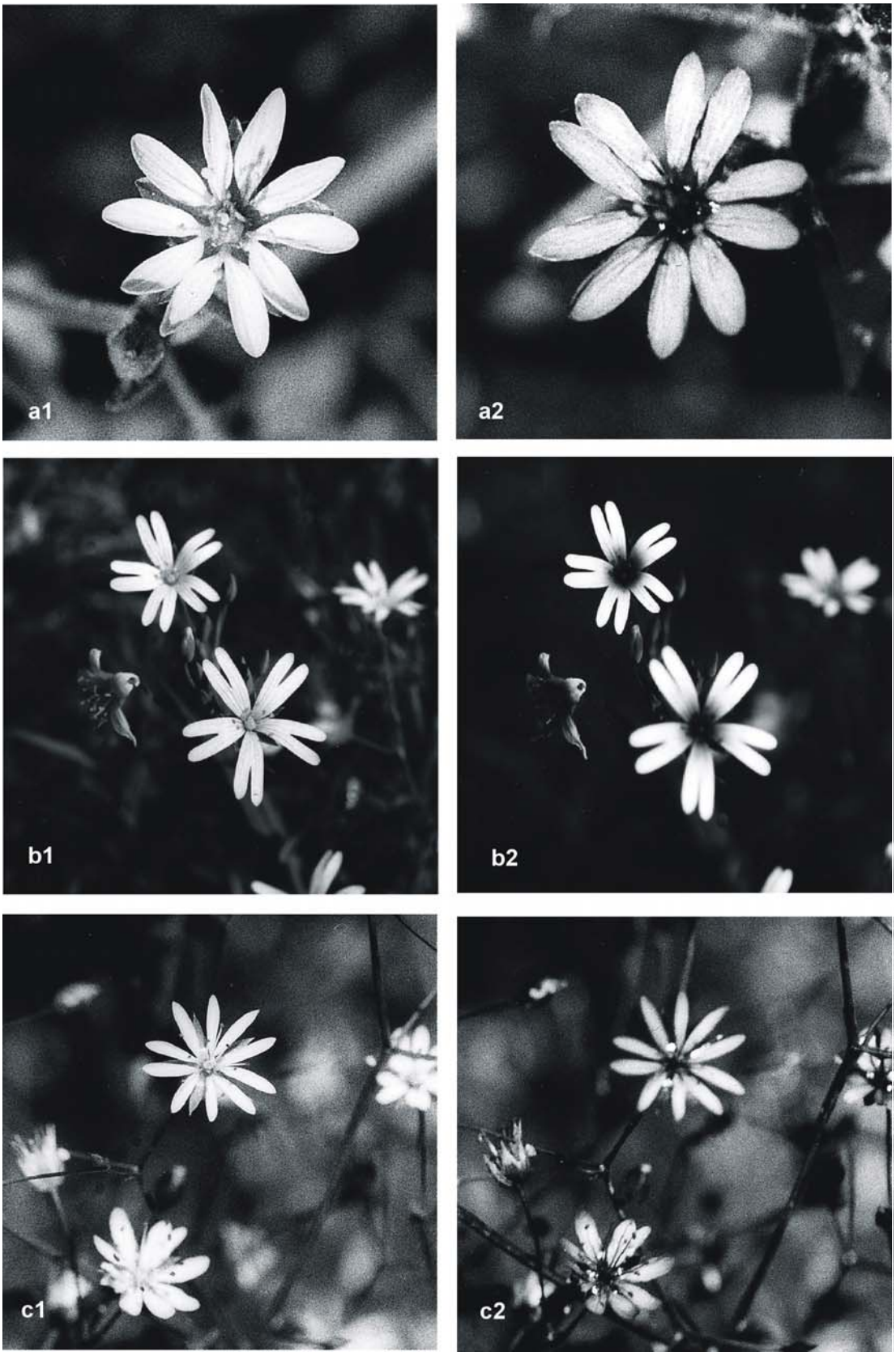


Abb. 26a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Myosoton aquaticum* (a), *S. holostea* (b) und *S. graminea* (c).



Abb. 27a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Stellaria alsine* (a), *S. media* (b) und *Arenaria serpyllifolia* (c).



Abb. 28a-c: Schwarzweiß und UV-Fotografien der Blüten von *Minuartia hybrida* (a), *Moehringia trinervia* (b) und *Silene rupestris* (c).

4.5 Duft

Von den 16 untersuchten Alsinoideae-Arten und der Vergleichsart *Silene rupestris* wurden insgesamt 114 Duftproben entnommen. Davon wurden 106 Proben an der Universität Bayreuth mittels Gaschromatografie und kombinierter Massenspektrometrie (GC-MS) untersucht. In 71 Proben wurden keine Duftstoffe gefunden, in 35 der 106 Proben waren deutliche Substanzpeaks vorhanden. Insgesamt konnten in den 35 positiven Proben 103 verschiedene Verbindungen nachgewiesen werden. 62 davon wurden entweder eindeutig identifiziert oder wiesen in mindestens einer Probe einen relativen Anteil von über 5% an der Gesamtmenge aller in dieser Probe gefundenen Verbindungen auf. Dies waren 32 Fettsäurederivate, 12 benzonoide Verbindungen, 12 isoprenoide Verbindungen, vier stickstoffhaltige Verbindungen, eine sonstige und eine unbekannte Verbindung. Insgesamt war die Verteilung der identifizierten Duftstoffe sowohl zwischen den Arten als auch innerhalb einzelner Arten starken Schwankungen unterworfen so dass keine eindeutigen Tendenzen festgestellt werden konnten (Tab. 16a-c).

In 15 der 35 Proben (10 Arten) machten Fettsäurederivate den größten Anteil aller identifizierter Duftkomponenten aus, wobei 4-Hexen-1-ol in sechs der 15 Proben die Hauptkomponente war. Ebenfalls in einzelnen Proben stark vertreten waren 5-Hexen-2-on, 5-methyl-3-Heptanon, 3-Nonen-1-ol, Pentadecanal, 2-methyl-Decan und verschiedene unbekannte Fettsäurederivate (Retentionszeiten 228, 250, 461, 495, 566, 634, 818, 885, 923, 1071 und 1126) (Tab. 16a-c).

Benzonoide Verbindungen stellten nur in zwei der 35 Proben (zwei Arten: *Stellaria media* und *Cerastium tomentosum*) den größten Anteil an allen in diesen Proben nachgewiesenen Duftkomponenten, waren aber in 11 Proben (neun Arten) als zweithäufigste Substanzklasse vertreten. Den größten Anteil an den benzonoiden Verbindungen stellten Benzaldehyd, m-Xylen und Methylbenzaldehyd sowie drei unbekannte benzonoide Verbindungen (Retentionszeiten 484, 809 und 1192) (Tab. 16a-c).

Isoprenoide Verbindungen wurden in 11 der 35 Proben (acht Arten) gefunden. Sie stellten jedoch lediglich in je einer Probe von *Stellaria alsine* und *Arenaria serpyllifolia* die zweithäufigste Verbindungsklasse dar. Besonders stark vertreten waren hier die Monoterpene alpha-Pinen, 3-Karen und Limonen. Des Weiteren wurden beta-Pinen, Eucalyptol, zwei weitere unbekannte Monoterpene (Retentionszeiten 501, 536) und fünf unbekannte Sesquiterpene (Retentionszeiten 914, 920, 946, 1308 und 1625) in größeren Mengen gefunden (Tab. 16a-c).

In 18 der 35 Proben (12 Arten) bildeten Stickstoffverbindung den größten Anteil aller in diesen Proben gefundenen Verbindungen. In vier Proben, die vier verschiedenen Arten (*Arenaria serpyllifolia, Minuartia hybrida, Stellaria holostea* und *Cerastium tomentosum*) entstammten wurden sogar ausschließlich Stickstoffverbindungen identifiziert. Die Stickstoffverbindungen wiesen alle sehr niedrige Retentionszeiten (286, 290, 302 und 306) auf und konnten nicht näher identifiziert werden, da die von der NIST-Datenbank für diese Retentionszeiten vorgeschlagenen Substanzen stark variierten und nicht mittels Kovats Index oder der erstellten Eichgerade bestätigt werden konnten (Tab. 16a-c).

Tab. 16a: Chemische Komponenten des Blütenduftes aller untersuchten Vertreter aus der Gattung *Cerastium.* Angegeben sind jeweils die relativen Peakflächen der identifizierten Substanzen zur Gesamtmenge aller in einer Probe gefundenen Substanzen in %. An unbekannten Verbindungen sind nur diejenigen aufgelistet, welche einen relativen Anteil von über 5% aller in einer Probe gefundenen Substanzen hatten.

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***C. tomentosum***			***C. arvense***			***C. fontanum***		***C. glomeratum***	***C. brachypetalum***	***C. semidecandrum***
	Fettsäurederivate											
334	Heptanal	-	-	-	2,4	-	-	-	-	0,7	-	-
350	5-Hexen-2-on	-	-	-	7,1	-	-	-	-	13,0	-	-
377	5-methyl-3-Heptanon	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
451	4-Hexen-1-ol	-	-	-	20,9	-	-	-	-	12,4	-	-
452	Octanal	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
511	1-Hepten-3-ol	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
571	3-Nonen-1-ol	-	-	-	7,8	-	-	-	-	7,7	-	-
686	2-Decen-1-ol	-	-	-	0,5	-	-	-	-	0,7	-	-
794	Pentadecanal	-	-	-	0,5	12,5	-	-	13,0	0,7	0,7	-
980	2-methyl-Decan	-	-	-	-	-	-	-	-	2,9	-	-
	Benzonoide Verbindungen											
303	m-Xylen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20,6
410	Benzaldehyd	8,8	-	-	6,8	12,5	-	-	-	13,8	0,7	2,1
441	Tertbutylbenzen	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-
444	Trimethylbenzen	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
480	o-Cymen	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
555	Methylbenzaldehyd	-	48,9	-	0,5	-	-	-	-	0,7	-	-
749	Anisaldehyd	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-
	Isoprenoide											
	Monoterpene											
374	alpha-Pinen	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
428	beta-Pinen	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
462	3-Karen	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
486	Limonen	-	-	-	0,5	-	-	-	-	0,7	-	-
491	Eucalyptol	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-

Fortsetzung **Tab. 16a**

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***C. tomentosum***			***C. arvense***			***C. fontanum***		***C. glomeratum***	***C. brachypetalum***	***C. semidecandrum***
	Unbekannte Verbindungen											
1415		-	-	-	-	12,5	-	-	-	-	0,7	-
	Fettsäurederivat/Ester											
461		-	-	-	11,2	-	-	-	-	-	-	-
495		-	-	-	-	-	-	2,5	-	-	-	2,1
566		-	-	-	-	-	-	2,5	-	-	-	-
634		-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,3	2,1
645		-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	2,1
781		-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	2,1
809		-	-	-	3,7	-	-	-	-	-	-	-
818		-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
885		-	-	-	-	-	-	-	13,0	-	-	2,1
923		-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	2,1
953		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,1
1055		-	-	-	-	12,5	-	-	-		0,7	2,1
1071		-	-	-	0,5	-	-	-	-	0,7	-	-
1126		-	-	-	25,0	-	-	-	-	16,3	-	-
1182		-	25,5	-	-	12,5	-	-	-	-	0,7	2,1
1302		-	-	-	-	12,5	-	-	-	-	1,5	2,1
1374		-	-	-	-	12,5	-	-	-	-	0,7	2,1
	Benzonoide Verbindung											
484		-	-	-	-	12,5	-	-	-	-	0,7	2,1
532		-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
809		-	-	-	-	-	-	-	-	5,6	-	-
1192		-	25,5	-	-	-	-	-	-	-	-	2,1
1587		1,1	-	-	-	-	1,1	-	-	-	-	-
	Monoterpene											
501		-	-	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-
	Sesquiterpene											
914		-	-	-	0,5	-	-	-	-	0,7	-	-
920		-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-
946		-	-	-	0,5	-	-	-	-	0,7	-	-
1308		-	-	-	1,3	-	-	-	-	0,7	-	-
1625		1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Fortsetzung **Tab. 16a**

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***C. tomentosum***			***C. arvense***			***C. fontanum***		***C. glomeratum***	***C. brachypetalum***	***C. semidecandrum***
	Stickstoffhaltige Verbindung											
286		21,9	-	100,0	-	-	59,7	92,6	74,0	-	-	10,9
290		-	-	-	-	-	38,1	2,5	-	-	0,7	32,3
302		32,7	-	-	-	-	-	-	-	-	64,8	-
306		32,1	-	-	-	-	-	-	-	-	22,0	-
	Sonstige											
1608	Naphthalen	1,1	-	-	-	-	1,1	-	-	-	-	-
	Summe identifizierter Verbindungen	11,0	48,9	0,0	48,0	25,0	2,2	0,0	13,0	59,6	1,4	22,7
	Summe unbekannter Verbindungen >5 %	87,8	51,0	100,0	43,2	75,0	97,8	100,0	87,0	26,8	96,8	70,5

Tab. 16b: Chemische Komponenten des Blütenduftes aller untersuchten Vertreter aus den Gattungen *Holosteum*, *Myososton* und *Stellaria.* Angegeben sind jeweils die relativen Peakflächen der identifizierten Substanzen zur Gesamtmenge aller in einer Probe gefundenen Substanzen in %. An unbekannten Verbindungen sind nur diejenigen aufgelistet, welche einen relativen Anteil von über 5% aller in einer Probe gefundenen Substanzen hatten.

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***H. umbellatum***			***M. aquaticum***	***S. holostea***			***S. nemorum***	***S. graminea***			***S. alsine***			***S. media***
	Fettsäurederivate															
334	Heptanal	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,3	5,9	-	2,2	-	-	-
350	5-Hexen-2-on	-	-	-	-	-	20,7	-	-	1,8	-	-	3,2	-	-	-
377	5-methyl-3-Heptanon	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22,5	-	-	-	-	-
422	3-Octen-1-ol	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-	-
451	4-Hexen-1-ol	-	-	-	-	-	38,5	-	56,6	4,8	-	-	12,0	-	-	-
452	Octanal	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11,7	-	-	-	-	-
511	1-Hepten-3-ol	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,2	-	-	-	-	-
571	3-Nonen-1-ol	-	-	-	-	3,1	11,3	-	5,3	4,6	17,6	-	25,0	-	-	-
686	2-Decen-1-ol	-	-	-	-	3,1	1,5	-	-	3,4	5,9	-	-	-	-	-
794	Pentadecanal	-	-	7,1	-	-	-	-	-	0,3	0,3	-	0,2	-	-	-
980	2-methyl-Decan	-	-	-	-	16,4	-	-	0,3	3,2	1,0	-	0,2	-	-	-
	Benzonoide Verbindungen															
303	m-Xylen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-	-
410	Benzaldehyd	6,7	-	-	-	29,6	4,2	-	-	4,7	0,2	17,1	-	-	-	49,5
444	Trimethylbenzen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	1,2	-	-	-
480	o-Cymen	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,7	-	-	1,5	-	-	-
555	Methylbenzaldehyd	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,3	0,2	-	0,2	-	-	-
749	Anisaldehyd	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-	0,2	-	-	-	-	-
	Isoprenoide															
	Monoterpene															
374	alpha-Pinen	-	-	-	-	-	-	-	3,1	1,1	-	-	7,3	-	0,7	-
428	beta-Pinen	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,3	-	-	1,5	-	-	-
462	3-Karen	-	-	-	-	-	-	-	0,3	2,5	-	-	8,0	-	-	-
486	Limonen	-	-	-	-	-	-	-	3,8	0,3	-	-	7,4	-	-	-
491	Eucalyptol	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-	0,2	-	0,3	-	-	-

Fortsetzung **Tab. 16b**

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***H. umbellatum***			***M. aquaticum***	***S. holostea***			***S.nemorum***	***S. graminea***			***S. alsine***			***S. media***
	Unbekannte Verbindungen															
1415		-	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Fettsäurederivat/Ester															
228		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,3	-	-	-	40,8
250		-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
284		-	-	-	-	-	-	-	10,3	-	-	-	-	-	-	-
495		-	22,5	7,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,8	-	-
566		-	11,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
634		6,7	13,1	-	-	-	-	-	-				-	-	0,7	-
645		-	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	0,7	-
781		-	1,5	7,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-
818		-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-	-	0,2	-	-	-
885		-	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
923		6,7	13,1	7,1	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	0,7	-
953		6,7	15,0	7,1	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	0,7	-
1055		6,7	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	0,7	-
1071		-	-	-	-	19,4	1,5	-	-	4,3	-	-	0,2	-	-	-
1126		-	-	-	-	-	-	-	7,7	52,6	19,0	-	9,1	-	-	-
1182		6,7	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	0,7	-
1302		6,7	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	-	-
1374		6,7	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Benzonoide Verbindung															
484		-	18,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
532		-	-	-	-	3,1	-	-	0,3	2,5	0,2	-	0,2	-	-	-
809		-	-	-	-	-	1,5	-	3,0	3,4	3,1	-	9,9	-	-	-
1192		-	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	-	-
1587		-	-	7,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,2
	Monoterpene															
501		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,5	-
536		-	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,8	5,1	-

Fortsetzung **Tab. 16b**

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***H. umbellatum***			***M. aquaticum***	***S. holostea***			***S. nemorum***	***S. graminea***			***S. alsine***			***S. media***
	Sesquiterpene															
914		-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,2	-	0,2	-	-	-
920		-	-	-	-	3,1	-	-	0,3				0,2	-	-	-
946		-	-	-	-	3,1	-	-	0,3	0,3	0,2	-	0,2	-	-	-
1308		-	-	-	-	-	14,9	-	-	0,3	0,2	-	1,2	-	-	-
1625		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,8	-	-
	Stickstoffhaltige Verbindung															
286		46,2	-	7,1	-	-	-	100	-	-	-	13,0	-	70,8	76,9	-
290		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48,7	-	-	6,5	-
306		-	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Sonstige															
1608	Naphthalen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,8	-	3,2
	Summe identifizierter Verbindungen	6,7	0,0	7,1	0,0	52,2	76,2	0,0	71,2	28,6	66,1	17,1	70,6	0,0	0,7	49,5
	Summe unbekannter Verbindungen >5 %	93,1	100	92,3	100	28,7	17,9	100	21,9	64,0	22,9	81,7	21,4	94,0	96,8	47,2

Tab. 16c: Chemische Komponenten des Blütenduftes aller untersuchten Vertreter aus den Gattungen Arenaria, Minuartia, Moehringia und Silene. Angegeben sind jeweils die relativen Peakflächen der identifizierten Substanzen zur Gesamtmenge aller in einer Probe gefundenen Substanzen in %. An unbekannten Verbindungen sind nur diejenigen aufgelistet, welche einen relativen Anteil von über 5% aller in einer Probe gefundenen Substanzen hatten.

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***A serpyllifolia***		***M. hybrida***		***M. trinervia***		***Si. rupestris***		
	Fettsäurederivate									
334	Heptanal	1,9	-	-	-	-	-	-	-	-
350	5-Hexen-2-on	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
422	3-Octen-1-ol	2,4	-	-	-	-	-	-	-	-
451	4-Hexen-1-ol	28,8	-	-	-	-	-	-	-	-
511	1-Hepten-3-ol	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
571	3-Nonen-1-ol	5,9	-	-	-	-	-	-	-	-
686	2-Decen-1-ol	2,5	-	-	-	-	-	-	-	-
794	Pentadecanal	0,2		-	-	-	-	-	-	-
	Benzonoide Verbindungen									
303	m-Xylen	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
410	Benzaldehyd	1,4	-	-	-	-	2,3	3,1	1,2	13,4
441	Tertbutylbenzen	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
444	Trimethylbenzen	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-
480	o-Cymen	1,3	-	-	-	-	-	-	-	-
555	Methylbenzaldehyd	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
749	Anisaldehyd	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
	Isoprenoide									
	Monoterpene									
374	alpha-Pinen	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
462	3-Karen	2,1		-	-	-	-	-	-	-
486	Limonen	1,6		-	-	-	-	-	-	-

Fortsetzung **Tab. 16c**

Retentionszeit	**Substanzklasse/ Substanz**	***A serpyllifolia***		***M. hybrida***		***M. trinervia***		***Si. rupestris***		
	Unbekannte Verbindungen									
	Fettsäurederivat/Ester									
250		-	-	-	-	94,0	-	-	-	-
284		0,2	-	8,4	-	-	-	-	-	-
634		-	-	-	-	-	-	31,9	-	-
781		-	-	-	-	-	-	9,7	-	-
818		0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
923		-	-	-	-	-	-	3,1	-	13,4
953		-	-	-	-	-	-	3,1	-	-
1055		-	-	-	-	-	2,3	-	-	13,4
1071		1,6	-	-	-	-	-	-	-	-
1126		22,6	-	-	-	-	-	-	-	-
1182		-	-	-	-	-	2,3	-	-	-
1302		-	-	-	-	-	2,3	-	-	-
	Benzonoide Verbindung									
532		0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
809		7,1	-	-	-	6,0	-	-	-	-
1192		-	-	-	-	-	2,3	-	-	-
	Monoterpene									
501		1,0	-	-	-	-	-	-	-	-
	Sesquiterpene									
914		0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
920		0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
946		0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
1308		0,9	-	-	-	-	-	-	-	-
	Stickstoffhaltige Verbindung									
286		-	100,0	91,6	100,0	-	-	-	98,8	59,8
290		-	-	-	-	-	88,5	49,0	-	-
	Summe identifizierter Verbindungen	52,2	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	3,1	1,2	13,4
	Summe unbekannter Verbindungen >5 %	34,4	100,0	100,0	100,0	100,0	97,7	96,8	98,8	86,6

4.6 Nektar

Bei den Nektarien aller untersuchten Alsinoideae-Arten handelt es sich um ein mehr oder weniger stark vorspringendes Drüsengewebe an der Basis der episepalen Staubblätter, das im Allgemeinen mit einem wenig vorspringenden drüsigen Ring auf der Innenseite der verwachsenen Staubblattbasis in Verbindung steht (ZANDONELLA 1967). Die Nektarsekretion ist jedoch auf den Vorsprung an der Basis der episepalen Staubblätter beschränkt. Auf diesen sind zahlreiche Stomata lokalisiert über die der Nektar in geringen Mengen nach außen abgegeben wird (Abb. 30-Abb. 33). Häufig sind die Stomata in eine taschen- oder trichterförmige Vertiefungen der Nektarien eingesenkt, und damit unter dem Rasterelektronenmikroskop nicht sichtbar. Der Nektarienbereich ist bei allen Arten mit mehr oder weniger stark ausgebildeten Papillen besetzt, die dazu dienen den sekretierten Nektar an der Austrittsstelle festzuhalten und die Tropfenbildung zu erleichtern.

Trichterförmig eingesenkte Nektarien fanden sich in der vorliegenden Arbeit bei allen untersuchten Vertretern der Gattungen *Arenaria, Cerastium, Holosteum, Moehringia* und *Myosoton*, sowie in den kleinblütigen Vertretern der Gattung *Stellaria* (*S. alsine* und *S. media*). Die größerblütigen Vertreter dieser Gattung (*S. holostea, S. nemorum* und *S. graminea*) sowie *Minuartia hybrida* wiesen dagegen frei liegende Stomata auf.

Da der Nektar nur in sehr geringen Mengen sekretiert wurde, musste die Nektarabnahme an den untersuchten Arten mit Hilfe von Chromatografiepapier erfolgen. Diese Methode hatte den Nachteil, dass die abgenommenen Nektarvolumina nicht definiert werden konnten und eine exakte Angabe der Zuckermenge in µg/ml nicht möglich war. Auch war es nicht möglich den Gesamtzuckergehalt des Nektars in Prozent anzugeben. Die relativen Anteile der Einzelzucker am Gesamtzuckergehalt einer Probe konnte jedoch problemlos festgestellt werden. Der Nektar aller untersuchten Alsinoideae-Arten war Hexosedominant wobei immer etwas mehr Fructose als Glucose im Nektar enthalten war. Saccharose kam nur in sehr geringen Anteilen vor (Abb. 29). Im Nektar von *Minuartia hybrida* und *Moehringia trinervia* konnte keine Saccharose festgestellt werden. Dieses Zuckerverhältnis war auch innerhalb einzelner Arten in verschiedenen Populationen sehr konstant (Anhang Tab. A7). *Silene rupestris*, die Vergleichsart aus der Unterfamilie der Caryophylloideae wies ebenfalls einen hexosereichen Nektar auf. Der Saccharose-Anteil lag bei dieser Art jedoch mit 15,8% höher, als bei den meisten untersuchten Alsinoideae-Arten.

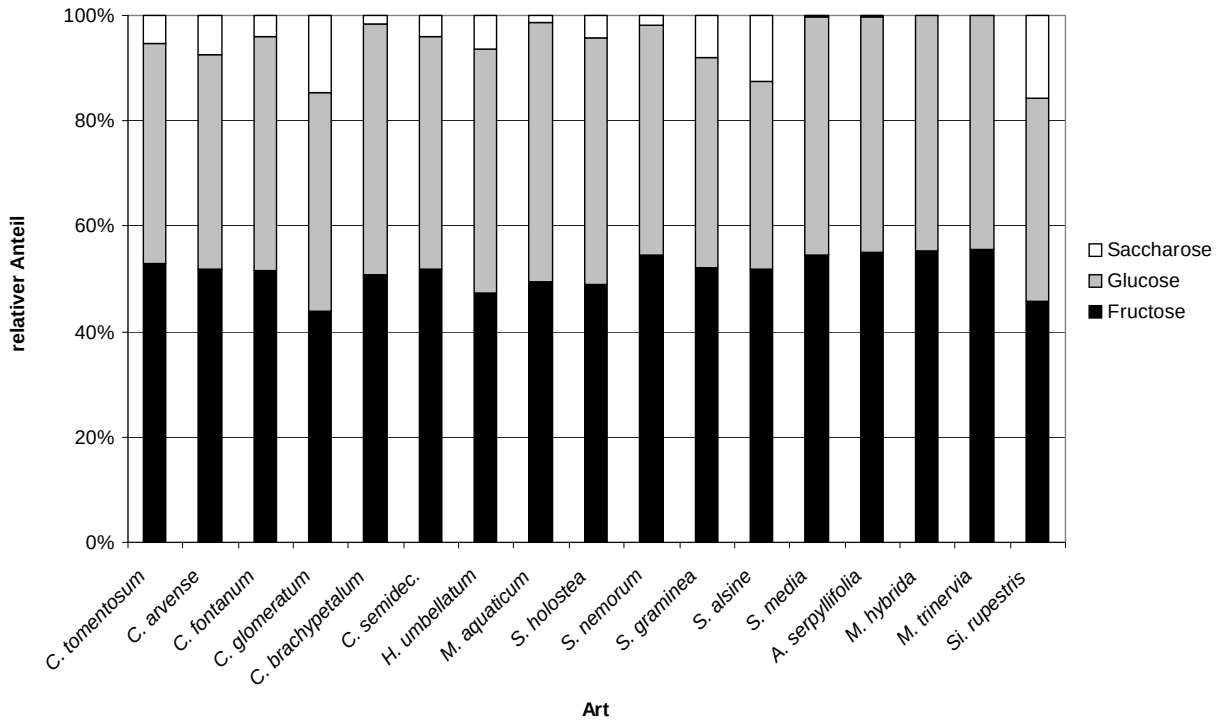


Abb. 29: Zuckerzusammensetzung aller untersuchten Alsinoideae-Arten und der Vergleichsart *Silene rupestris.*

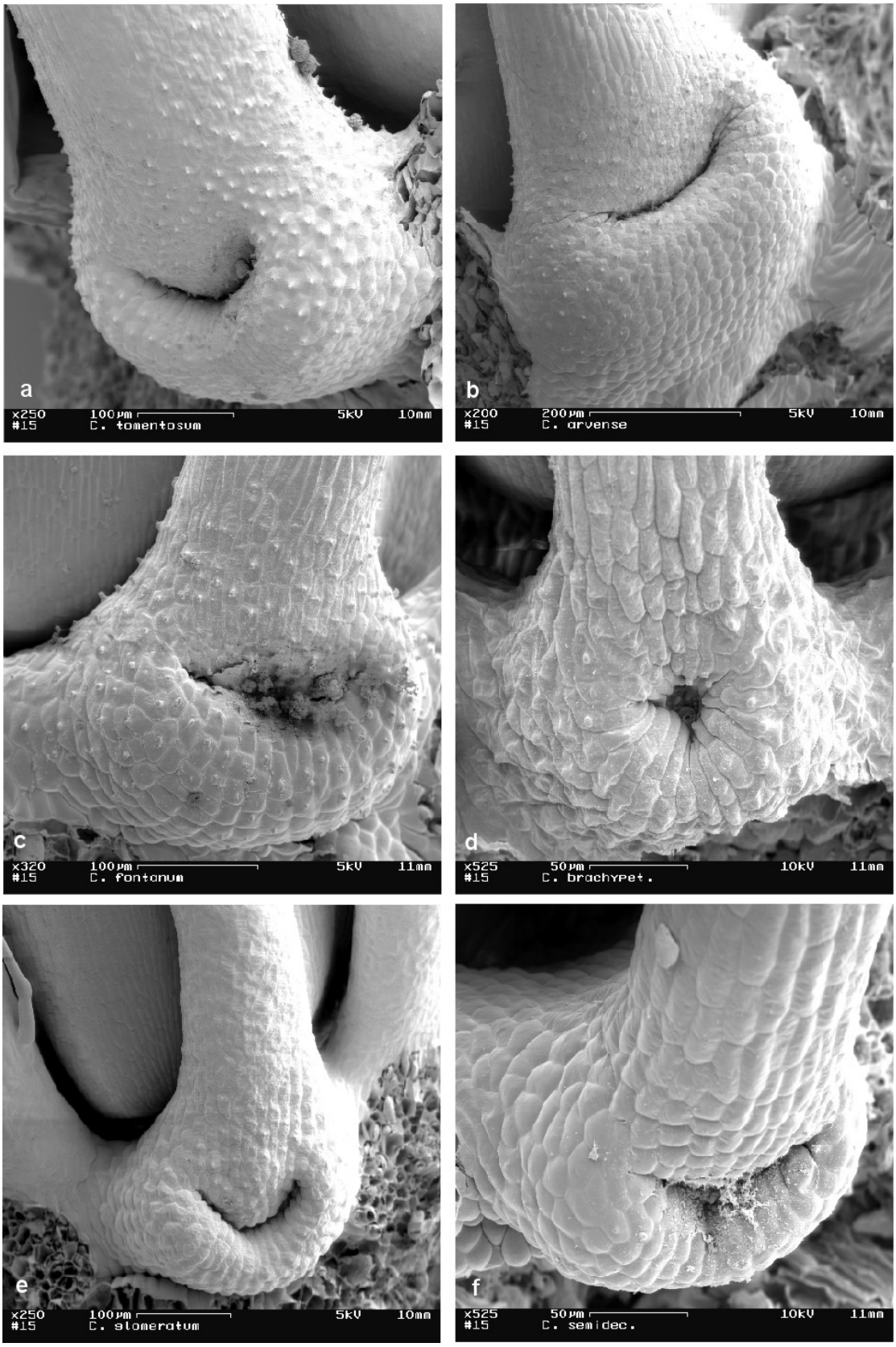


Abb. 30a-f: REM-Aufnahmen der Nektarien von *Cerastium tomentosum* (a), *C. arvense* (b), *C. fontanum* (c), *C. brachypetalum* (d), *C. glomeratum* (e) und *C. semidecandrum* (f).

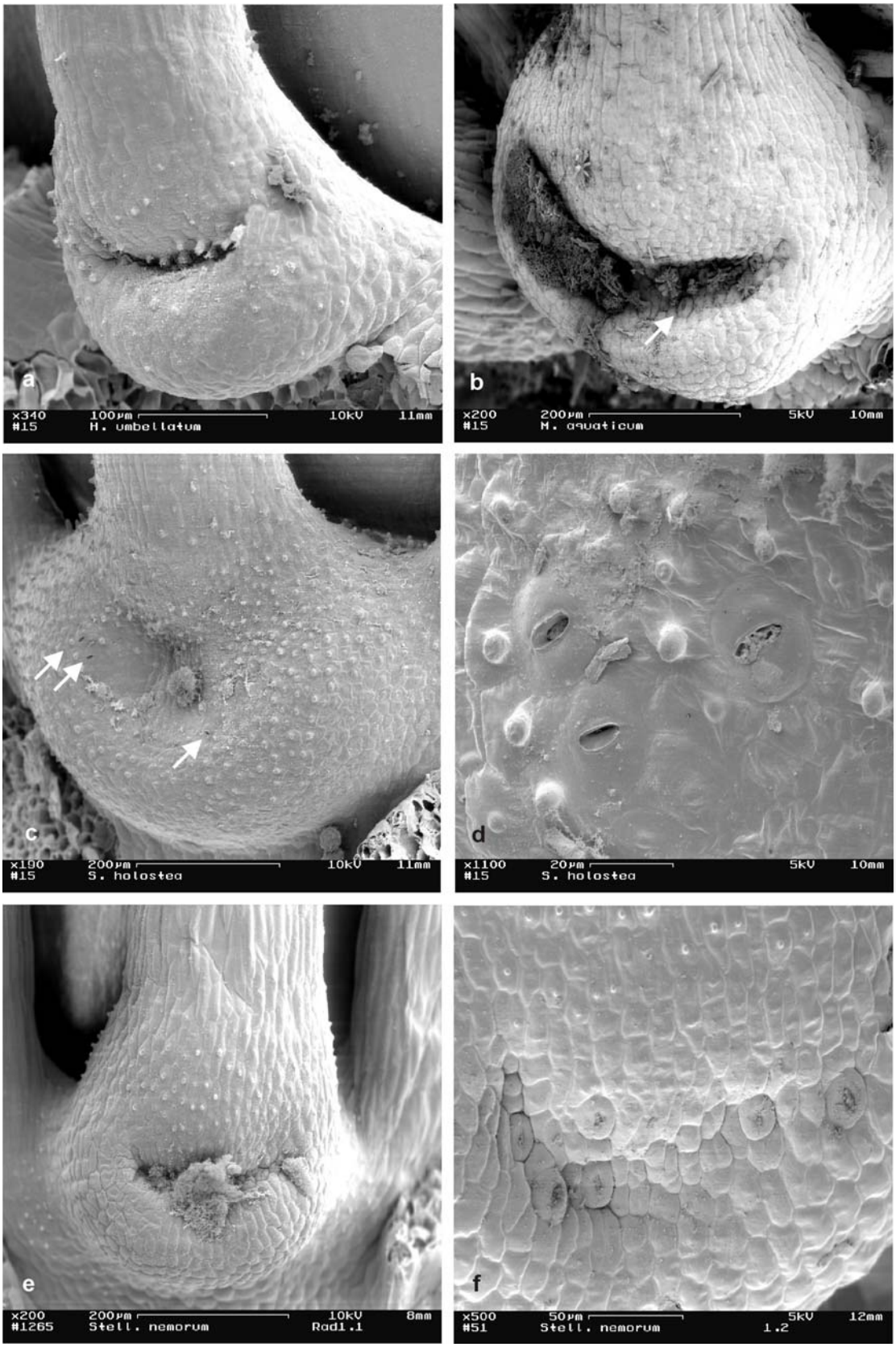


Abb. 31a-f: REM-Aufnahmen der Nektarien von *H. umbellatum* (a), *M. aquaticum* (b), *Stellaria holostea* (c-d), *S. nemorum* (e-f). Schließzellen sind in den Übersichtsbildern mit einem weißen Pfeil markiert.

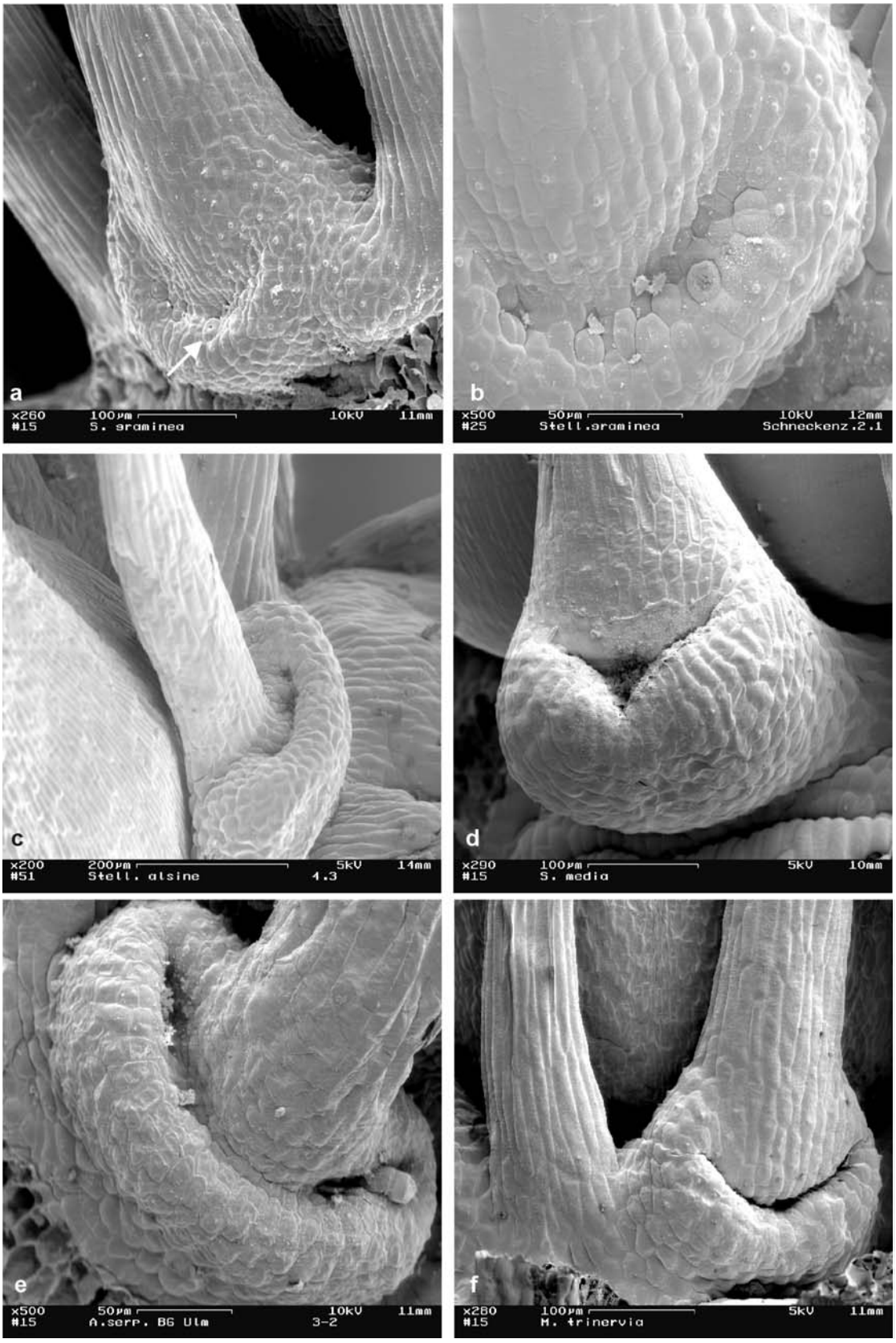


Abb. 32a-f: REM-Aufnahmen der Nektarien von *S. graminea* (a-b), *S. alsine* (c), *S. media* (d), *Arenaria serpyllifolia* (e), *Moehringia trinervia* (f). Schließzellen sind in den Übersichtsbildern mit einem weißen Pfeil markiert.

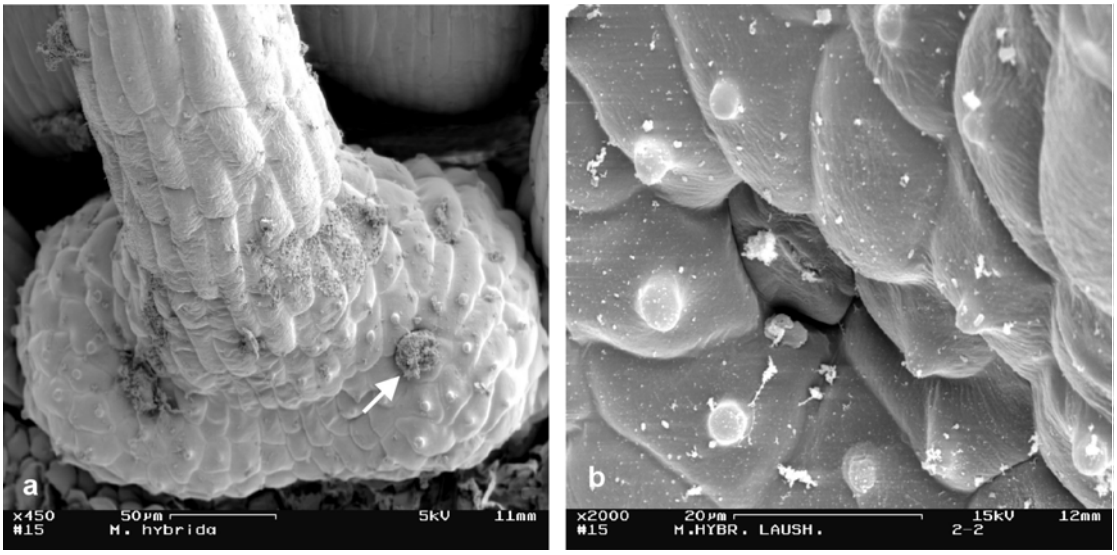


Abb. 33a-b: REM-Aufnahmen der Nektarien von *Minuartia hybrida* (a-b). Schließzellen sind in den Übersichtsbildern mit einem weißen Pfeil markiert.

4.7 Blütenbesucher

4.7.1 Gesamtüberblick

Die gesamte Beobachtungszeit an den Blüten aller Arten und an allen Standorten betrug 8520 Minuten oder 142 Stunden. Während dieser Zeit wurden insgesamt 8716 Blütenbesucher registriert, die 131 verschiedenen Morphospezies zugeordnet werden konnten (Anhang Tab. A7).

Um die Besuchsfrequenzen der einzelnen Arten und Standorte direkt miteinander vergleichen zu können, wurden die beobachteten Werte auf einen standardisierten Wert hochgerechnet der pro Art und Standort die Anzahl der Blütenbesucher von 10.000 Blüten pro Stunde angibt. Vergleicht man die für die verschiedenen Standorte zusammengefassten standardisierten Besuchsfrequenzen aller Arten miteinander so wird deutlich, dass sich die Frequenzen der einzelnen Arten stark voneinander unterschieden. Sie schwankten zwischen drei (*C. semidecandrum*) und 1694 (*C. brachypetalum*) Blütenbesuchern pro 10.000 Blüten pro Stunde (Abb. 34). Es konnte kein deutlicher Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Besucherfrequenz einzelner Arten festgestellt werden

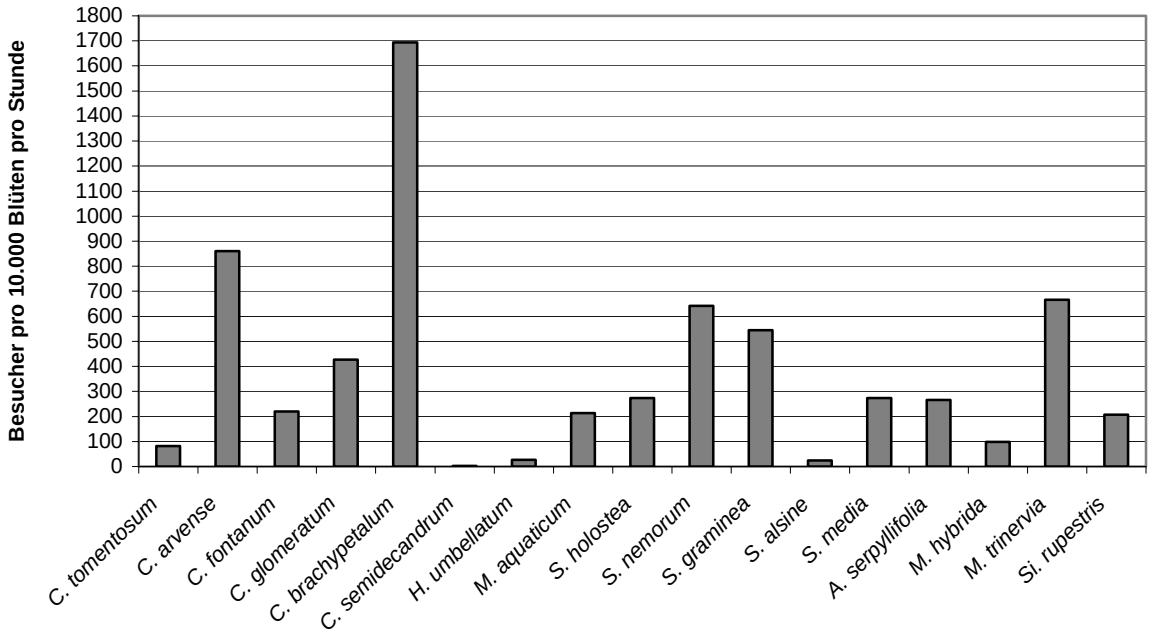


Abb. 34: Standardisierte Anzahl der insgesamt beobachteten Blütenbesucher im Artenvergleich.

Im Gegensatz zur Besucherzahl ließ sich bei den insgesamt an den Blüten einer Art beobachteten Morphospezies ein leicht positiver Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Anzahl der beobachteten Morphospezies finden (r = 0,56). Arten mit großen bis mittelgroßen Blüten wurden von einer größeren Anzahl unterschiedlicher Morphospezies frequentiert, und wiesen somit eine größere Diversität der Blütenbesucher auf als Arten mit kleinen Blüten. Während bei *C. arvense* insgesamt 68 verschiedene Morphospezies beobachtet wurden, waren es bei *C. semidecandrum* nur zwei (Abb. 35). Die Anzahl der Morphospezies mit einem Anteil von über 5 % am Gesamtbesucherspektrum einer Art war wesentlich geringer als die Gesamtzahl der an dieser Art beobachteten Morphospezies (Abb. 35). Aber auch hier setzte sich der leicht positive Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Anzahl der beobachteten Morphospezies fort (r = 0,55).

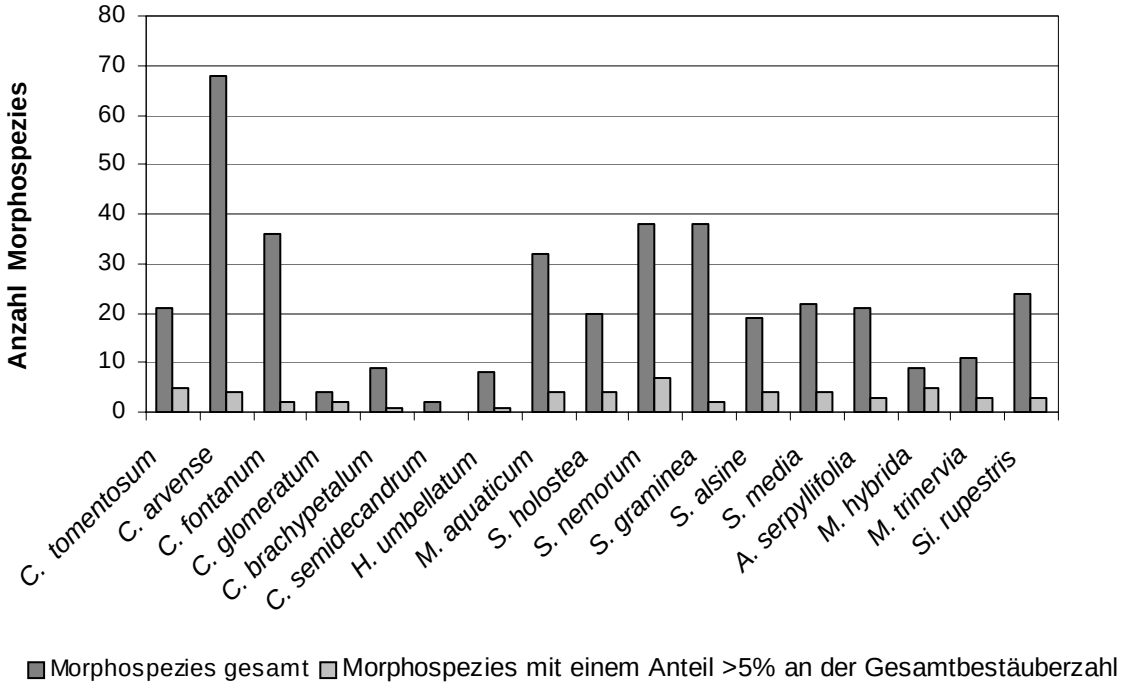


Abb. 35: Anzahl der an den jeweiligen Arten beobachteten Morphospezies

Die Zusammensetzung des Besucherspektrums der verschiedenen Arten war starken Schwankungen unterworfen (Abb. 36a-f, Abb. 37a-f, Abb. 38a-d):

Dipteren der Familien Empididae und Muscidae, Hymenopteren der Familien Apidae (vor allem aus den Unterfamilien Andreninae und Halictinae) und Formicidae, sowie Thysanopteren stellten einen Großteil des Besucherspektrums aller untersuchten Arten. Zusätzlich wurden an einzelnen Arten Coleopteren aus der Familie Cryptophagidae und Dipteren aus den Familien Anthomyiidae, Chloropidae, Tachinidae, Sciaridae und Syrphidae

in größeren Mengen beobachtet. Die weiteren Taxa nahmen nie mehr als 5% des Gesamtbesucherspektrums der einzelnen Arten ein und wurden jeweils als „Rest“ zusammengefaßt. Die genaue Zusammensetzung dieser Taxa kann Tabelle A7 im Anhang entnommen werden. Auffällig ist, dass das Besucherspektrum der kleinblütigen Arten *C. glomeratum* und *C. brachypetalum* klar von Thysanopteren dominiert wurde, die 90% bzw. 94% des Gesamtbesucherspektrums dieser Arten stellten. Das Besucherspektrum der kleinblütigen Arten *A. serpyllifolia* und *M. trinervia* war dagegen mit 81% bzw. 89% durch einen überdurchschnittlich hohen Besuch von Ameisen geprägt.

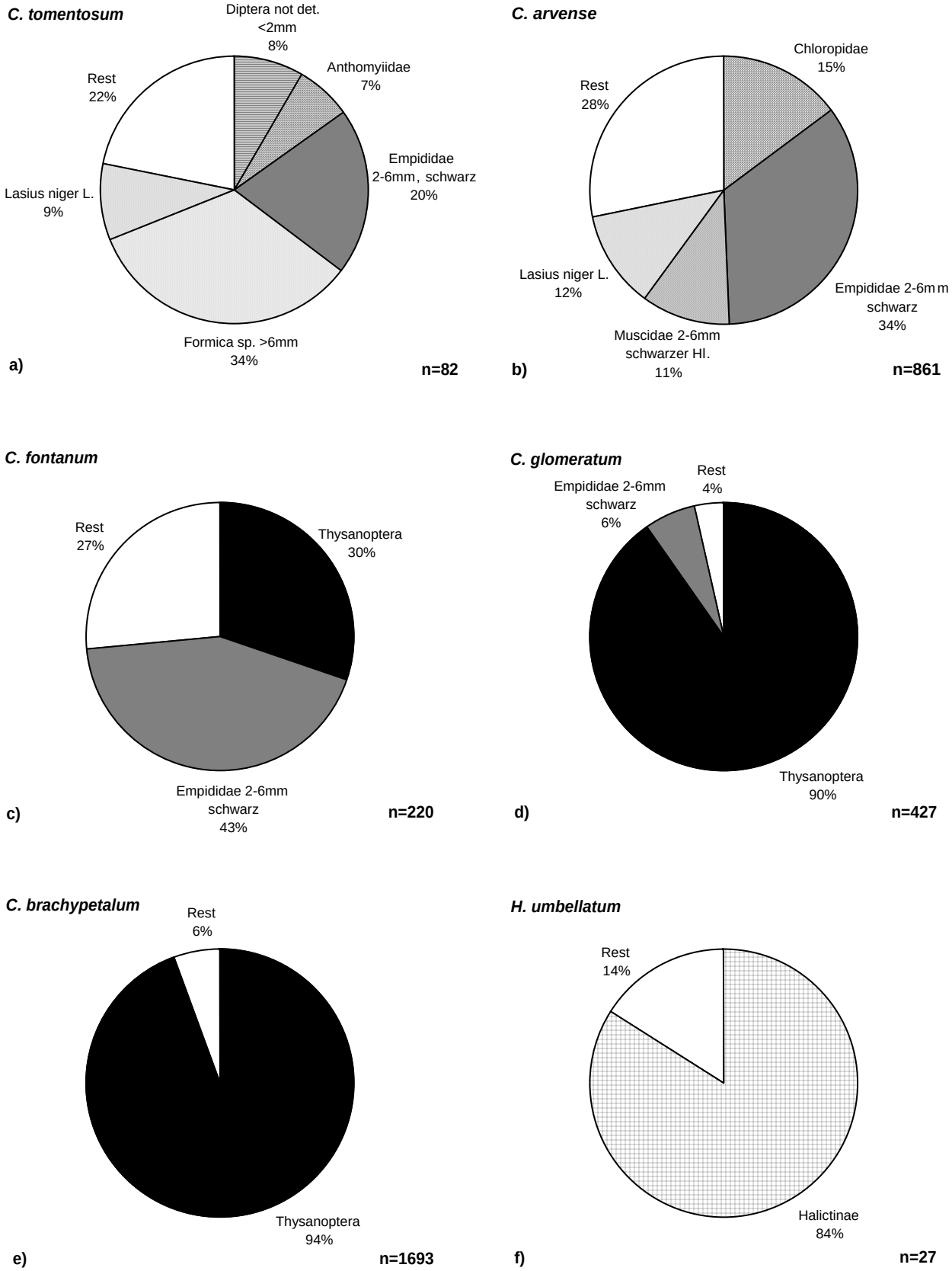


Abb. 36a-f: Zusammensetzung des Besucherspektrums in den Gattungen *Cerastium* und *Holosteum.*

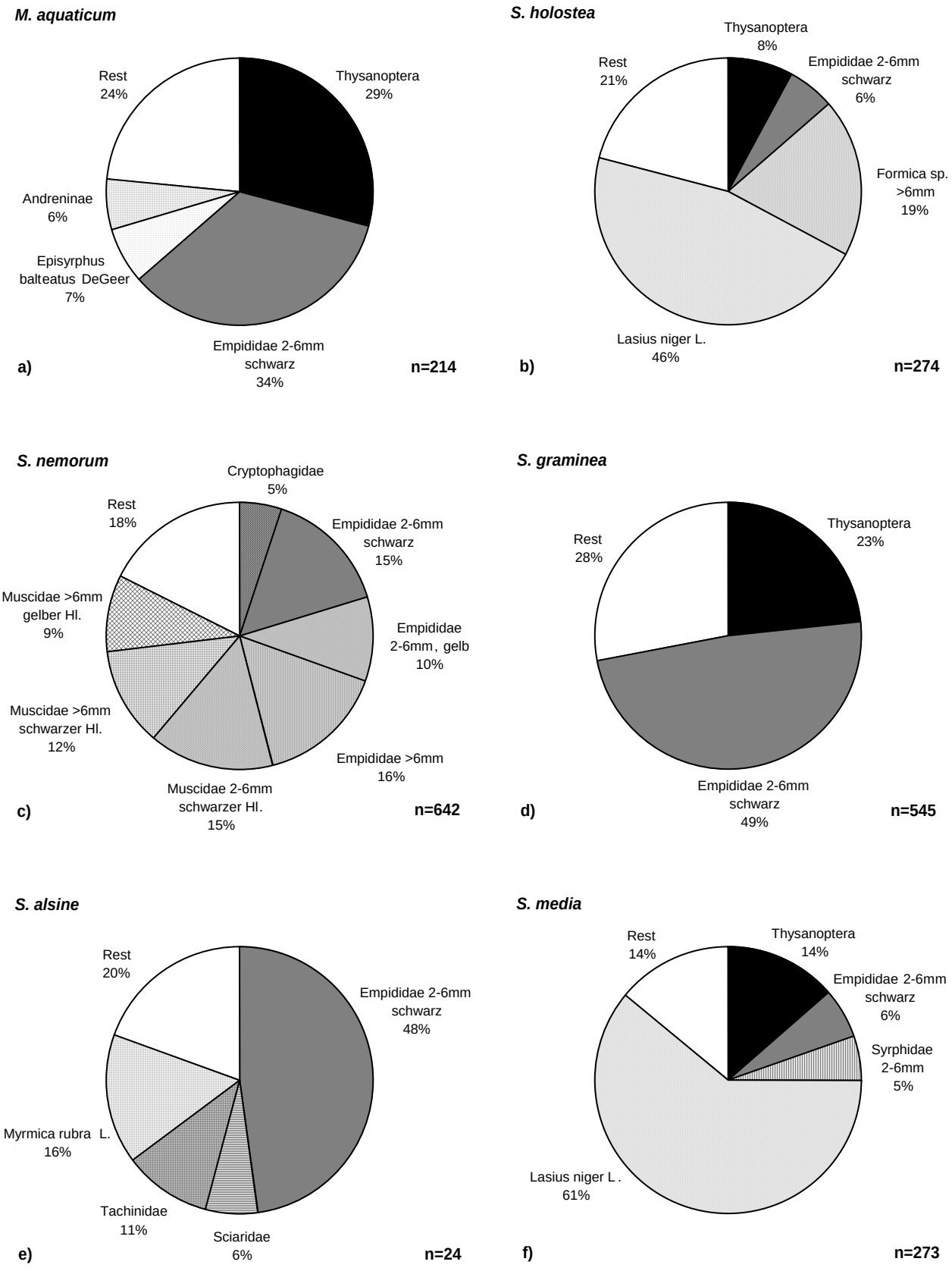


Abb. 37a-f: Zusammensetzung des Besucherspektrums in den Gattungen *Myosoton* und *Stellaria*.

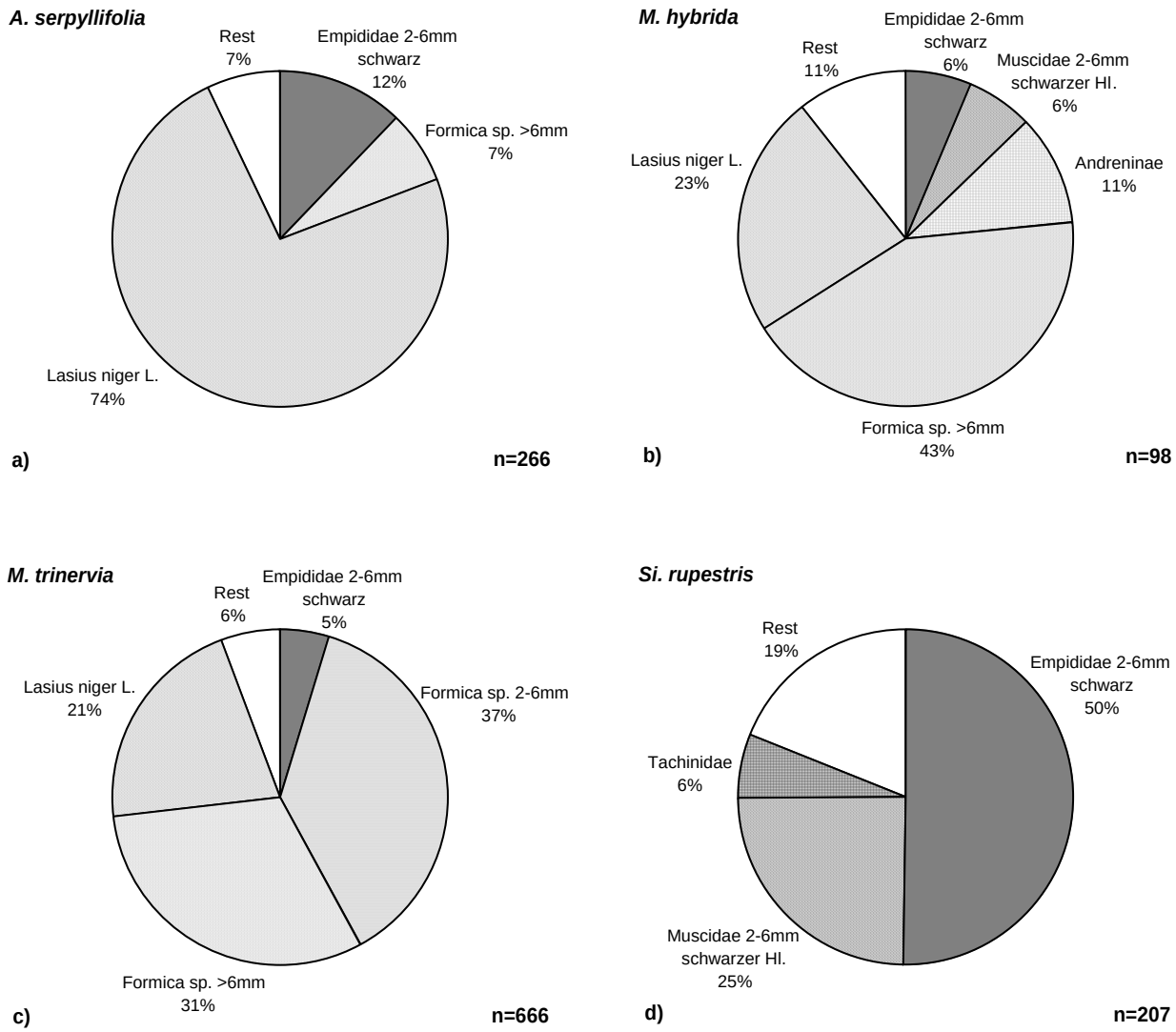


Abb. 38a-d: Zusammensetzung des Besucherspektrums in den Gattungen *Arenaria*, *Minuartia*, *Moehringia*, und von *Silene rupestris*.

4.7.2 Standortvergleich

Die Sorenson-Indices zur Beschreibung der Ähnlichkeiten im Besucherspektrum einer Art an unterschiedlichen Standorten schwankten zwischen 0,04 (*Cerastium arvense* an den Standorten BG Ulm Anzucht und Laushalde bzw. Laushalde und Göttingen) und 0,45 (*Stellaria nemorum* an den Standorten Silbertal und Obergurgl) (Tab. 17). Dabei wiesen weit voneinander entfernte Standortpaare wie BG Ulm Anzucht und Obergurgl, Silbertal und Obergurgl, BG Ulm Anzucht und Rimpach oder BG Ulm Freiland und Rotmoos größere Ähnlichkeiten im Besucherspektrum einzelner Arten auf als relativ nahe beieinander liegende Standortpaare wie BG Ulm Anzucht und Laushalde, Göttingen und Laushalde oder BG Ulm Anzucht und BG Ulm Freiland. Ein Vergleich der Häufigkeitsverteilung der Blütenbesucher

einer Art an verschiedenen Standorten nach Chi^2 ergab für jede Art einen höchst signifikanten Unterschied zwischen den Standortpaaren (Tab. 17).

Diese Ergebnisse machen deutlich, dass Standortfaktoren im Rahmen von Bestäuberbeobachtungen eine große Rolle spielen und keinesfalls außer Acht gelassen werden dürfen. Dies gilt nicht nur über größere Distanzen sondern auch auf relativ engem Raum, wie die Berechnungen im Standortvergleich BG Ulm Anzucht und BG Ulm Freiland zeigen.

Tab. 17: Sorensen-Index und Ergebnisse eines Chi^2-Tests für die Besucherspektren einiger ausgewählter Arten an unterschiedlichen Standorten. *: p< 0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001.

Cerastium arvense ***	BG Ulm Anzucht	Laushalde	Göttingen	Obergurgl
BG Ulm Anzucht	1,0			
Laushalde	0,04	1,0		
Göttingen	0,37	0,04	1,0	
Obergurgl	0,33	0,10	0,34	1,0
Cerastium fontanum* **	BG Ulm Anzucht	BG Ulm Freiland	Rotmoos	
BG Ulm Anzucht	1,0			
BG Ulm Freiland	0,12	1,0		
Rotmoos	0,24	0,30	1,0	
Stellaria nemorum***	Radweg NU – Wibl.	Silbertal	Obergurgl	
Radweg NU – Wibl.	1,0	0,11	0,09	
Silbertal	0,11	1,0	0,45	
Obergurgl	0,09	0,45	1,0	
Stellaria graminea***	BG Ulm Anzucht	BG Ulm Freiland	Rimpach	
BG Ulm Anzucht	1,0			
BG Ulm Freiland	0,05	1,0		
Rimpach	0,34	0,10	1,0	
Arenaria serpyllifolia***	BG Ulm Anzucht	Laushalde		
BG Ulm Anzucht	1,0			
Laushalde	0,38	1,0		

4.7.3 Artvergleich

Im Artenvergleich ließen sich ähnliche Tendenzen erkennen wie im Standortvergleich. Die Sorenson-Indices zum Vergleich der Besucherspektra mehrerer Arten an einem Standort lagen zwischen 0,01 (*Cerastium brachypetalum* und *Moehringia trinervia* am Standort BG Ulm Anzucht, *Arenaria serpyllifolia* und *Cerastium arvense* am Standort Laushalde, *A. serpyllifolia* und *Holosteum umbellatum* am Standort Laushalde) und 0,79 (*Myosoton aquaticum* und *Cerastium fontanum* am Standort BG Ulm Anzucht) (Tab. 18). Ein Vergleich

der Häufigkeit der Blütenbesucher verschiedener Arten innerhalb eines Standortes nach Chi^2 ergab für jeden Standort einen höchst signifikanten Unterschied zwischen den Arten.

Neben den Standortfaktoren spielt also auch die Artzugehörigkeit eine Rolle bei der Zusammensetzung des jeweiligen Besucherspektrums einer Pflanze. Aussagen über das Besucherspektrum einer Art dürfen nicht verallgemeinert werden, sondern müssen immer in Zusammenhang mit Standort und Artzugehörigkeit diskutiert werden.

4.7.4 Körpergröße der Blütenbesucher

Insgesamt konnte kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Körpergröße der Blütenbesucher festgestellt werden, obwohl vor allem in der Gattung *Cerastium* ein tendenzieller Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Größenklasse der Blütenbesucher erkennbar war (Abb. 39). In dieser Gattung nahmen sehr kleine Insekten bei Arten mit größeren Blüten (*C. tomentosum*, *C. arvense* und *C. fontanum*) einen eher geringen Anteil am Gesamtbesucherspektrum ein, während sie bei kleinblütigen Arten (*C.¤brachypetalum* und *C. glomeratum*) den Hauptteil des Besucherspektrums stellten. Dieser Zusammenhang war für die restlichen Arten jedoch nicht nachzuvollziehen.

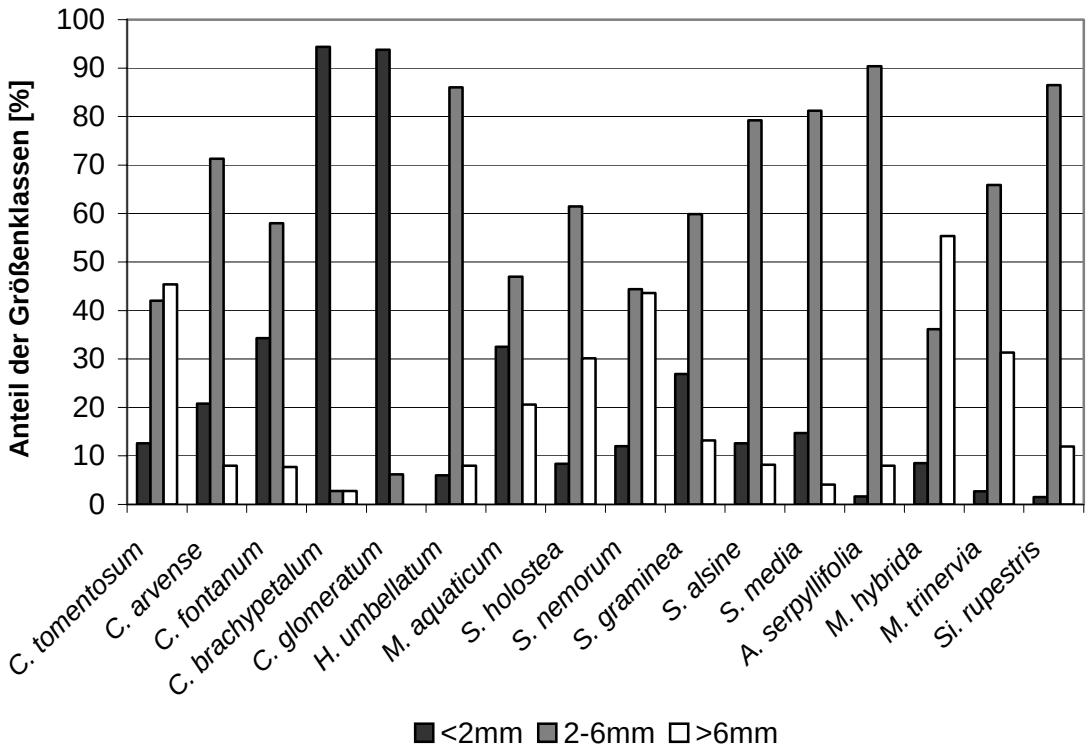


Abb. 39: Prozentualer Anteil der Größenklassen an der beobachteten Gesamtbesucherzahl der untersuchten Arten.

Tab. 18: Sorenson-Index und Ergebnisse eines Chi^2-Tests für die Besucherspektren verschiedener Arten, die an den selben Standorten beobachtet worden waren. *: p< 0,05, **: p<0,01, ***: p<0,001.

BG Ulm Anzucht* **	*C. toment.*	*C. arvense*	*C. fontanum*	*C. glomer.*	*C. brachyp.*	*M. aquatic.*	*S. holostea*	*S. graminea*	*S. media*	*A. serpyllif.*	*M. trinervia*
C. tomentosum	1,00	0,21	0,24	0,08	0,02	0,19	0,33	0,22	0,34	0,47	0,14
C. arvense	0,21	1,00	0,37	0,07	0,02	0,35	0,44	0,46	0,25	0,42	0,26
C. fontanum	0,24	0,37	1,00	0,31	0,10	0,79	0,14	0,39	0,43	0,30	0,06
C. glomeratum	0,08	0,07	0,31	1,00	0,38	0,28	0,06	0,08	0,20	0,10	0,05
C. brachypetalum	0,02	0,02	0,10	0,38	1,00	0,11	0,02	0,02	0,06	0,02	0,01
M. aquaticum	0,19	0,35	0,79	0,28	0,11	1,00	0,14	0,36	0,38	0,25	0,06
S. holostea	0,33	0,44	0,14	0,06	0,02	0,14	1,00	0,18	0,32	0,43	0,42
S. graminea	0,22	0,46	0,39	0,08	0,02	0,36	0,18	1,00	0,26	0,38	0,12
S. media	0,34	0,25	0,43	0,20	0,06	0,38	0,32	0,26	1,00	0,45	0,11
A. serpyllifolia	0,47	0,42	0,30	0,10	0,02	0,25	0,43	0,38	0,45	1,00	0,07
M. trinervia	0,14	0,26	0,06	0,05	0,01	0,06	0,42	0,12	0,11	0,07	1,00
BG Ulm Freiland* **	*C. fontanum*	*S. graminea*									
C. fontanum	1,00	0,06									
S. graminea	0,06	1,00									
Laushalde* **	*C. arvense*	*H. umbellat.*	*S. holostea*	*A. serpyllif.*	*M. hybrida*						
C. arvense	1,00	0,06	0,38	0,01	0,07						
H. umbellatum	0,06	1,00	0,04	0,01	0,03						
S. holostea	0,38	0,04	1,00	0,03	0,12						
A. serpyllifolia	0,01	0,01	0,03	1,00	0,24						
M. hybrida	0,07	0,03	0,12	0,24	1,00						
Obergurgl* **	*C. arvense*	*S. nemorum*	*Si. rupestris*								
C. arvense	1,00	0,50	0,67								
S. nemorum	0,50	1,00	0,45								
Si. rupestris	0,67	0,45	1,00								

5. Diskussion

5.1 Morphologische und reproduktionsbiologische Charakterisierung

Obwohl die Tatsache, dass sich innerhalb der Alsinoideae Arten mit sehr unterschiedlichen Blütengrößen herausgebildet haben bekannt ist (z. B. KNUTH 1898, FRIEDRICH 1979, SEYBOLD 1990, LAUBER & WAGNER 1996) und von verschiedenen Autoren auch im Rahmen ihrer wissenschaftlicher Untersuchungen mit in Betracht gezogen wurde (MÖSCHL 1938, ROHWEDER 1939, WYATT 1984a), lassen sich genaue, quantitative morphologische Blütendaten zu den im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Alsinoideae-Arten in der Literatur nur sehr vereinzelt finden (z. B. KNUTH 1898-1905, LOEW 1899, REINÖHL 1903, SCHULZ, 1906a,b, FRITSCH 1906-1933, KRAFT 1916, WHITEHEAD & SINHA 1967, SALISBURY 1974, UGBOROGHO 1974, FRIEDRICH 1979, SEYBOLD 1990). Diese beschränken sich auf wenige Arten und innerhalb der Arten nur auf einzelne Merkmale wie den Blütendurchmesser, Kelch- oder Kronblattlänge oder die Staubblattzahl. Außerdem wird der Variabilität zwischen verschiedenen Populationen nur in seltenen Fällen Rechnung getragen und wenn dann beziehen sich die Untersuchungen meist auf morphologische Merkmale außerhalb des Blütenbereichs (z. B. UGHBOROGHO 1974, MACDONALD et al. 1984, MACDONALD & CHINAPPA 1989, EMERY et al. 1994, BYRSTING & ELVEN 2000). Eine Ausnahme bildet *Stellaria media*. Diese Art wurde im Hinblick auf ihre hohe Variabilität sowohl der generativen, als auch der vegetativen Organe bereits mehrmals sehr ausführlich untersucht (REINÖHL 1903, KRAFT 1916, MATZKE 1932, PETERSON 1936, HASKELL 1949, WHITEHEAD & SINHA 1967, SALISBURY 1974 , VAN DER VEGTE 1978, COLACHANTE & LUCCHESE 1995).

In der vorliegenden Arbeit wurden erstmals die Messwerte 14 morphologischer Blütenmerkmale für 16 Alsinoideae-Arten aus insgesamt 33 mitteleuropäischen Populationen vergleichend dargestellt. Die Ergebnisse zeigen, dass sich sowohl in der Gattung *Cerastium* als auch in der Gattung *Stellaria* Arten mit großen, mittelgroßen und kleinen Blüten herausgebildet haben. Weitere Vertreter aus der *Cerastium-Stellaria* Gruppe besitzen entweder große (*Myosoton aquaticum*) oder kleine (*Holosteum umbellatum*) Blüten. Die hier untersuchten Vertreter der *Arenaria* Gruppe müssen aufgrund ihrer morphologischen Blütendaten alle als kleinblütig eingestuft werden. Da aus den Gattungen *Arenaria* und der Gattung *Minuartia* jedoch auch Vertreter mit größeren Blüten bekannt sind (FRIEDRICH 1979, SEYBOLD 1990, LAUBER & WAGNER 1996), die aufgrund mangelnden Pflanzenmaterials an den Untersuchungsstandorten nicht in die Untersuchung mit einbezogen werden konnten, ist

zu vermuten, dass ein Übergang in der Blütengröße auch innerhalb der Gattungen der *Arenaria*-Gruppe zu finden ist.

Die von mir ermittelten blütenmorphologischen Daten entsprachen, so vorhanden, im wesentlichen den in der Literatur angegebenen Werten. Allerdings lag der von mir gefundene mittlere Blütendurchmesser der Arten *Cerastium arvense* und *Stellaria media* in allen Populationen höher, als die in der Literatur (KNUTH 1998-1905, LOEW 1899) für diese Arten angegebenen Werte. Die in Blüten von *C. arvense* gemessene Kelchblattlänge lag dagegen leicht unterhalb der von UGBOROGHO (1974) für diese Art ermittelten Daten. Als Ursache für diese Abweichungen ist die große morphologische Variabilität innerhalb der Alsinoideae anzusehen, die sich auch auf den Blütenbereich erstreckt (KRAFT 1916, SALISBURY 1974, WYATT 1984a, HILL et al. 1992). Die Existenz einer solchen Variabilität konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit durch den direkten Vergleich der blütenmorphologischen Merkmale einer Art an verschiedenen Untersuchungsstandorten bestätigt werden. Sie trat innerhalb der Arten *Cerastium arvense* und *Stellaria nemorum*, die sowohl im Hochgebirge auf 2000 m ü. NN als auch in Ulm (468 – 620 m ü. NN) untersucht wurden, besonders stark zu Tage, waren doch die Blüten der am Hochgebirgsstandort wachsenden Individuen in fast allen Merkmalen signifikant kleiner als die Blüten der Individuen an den Standorten in und um Ulm. Zwischen den Populationen in der Umgebung von Ulm oder im Allgäu war zwar ebenfalls eine gewisse blütenmorphologische Variabilität vorhanden, jedoch war diese deutlich weniger stark ausgeprägt als zwischen Hochgebirgs- und Tieflandpopulationen. Insgesamt wiesen die größerblütigen Vertreter einer Verwandtschaftsgruppe eine höhere Variabilität in den Merkmalen auf, die mit der Blütengröße in unmittelbarem Zusammenhang standen. Kleinblütige Vertreter waren dagegen in Bezug auf die Anzahl der ausgebildeten Blütenorgane variabler.

Die Ursachen für die Variabilität im Blütenbereich der Alsinoideae wurde in der Vergangenheit nur für *Stellaria media* ausgiebig untersucht (REINÖHL 1903, KRAFT 1916, MATZKE 1936, PETERSON 1936, HASKELL 1949, SALISBURY 1974). Die Untersuchungen werden dadurch kompliziert, dass neben der intermediären Art *Stellaria media* (L.) VILL. noch zwei weitere, nah verwandte Arten existieren, die früher häufig als Unterarten von *S. media* betrachtet wurden, heute aber weitgehend als eigenständige Arten anerkannt sind. Es handelt sich dabei um die großblütigere, robustere Art *Stellaria neglecta* WEIHE und die kleinblütigere, zartere Art *Stellaria pallida* (DUMORT.), die zusammen mit *S. media* zur *Stellaria media*-Gruppe zusammengefaßt werden (MATZKE 1932, PETERSON 1936, SALISBURY 1974, COLASANTE & LUCCHESE 1995). Die Arten sind im vegetativen Zustand kaum, im

fertilen Zustand nur durch die Anzahl der Staubblätter sicher zu unterscheiden (PETERSON 1936, SALISBURY 1974). Eine Fähigkeit zur Hybridisierung und die Ausbildung intermediärer Typen wurde vor allem für die Arten *S. media* und *S. neglecta* mehrfach beobachtet (PETERSON 1936). KRAFT konnte bereits im Jahre 1916 nachweisen, dass vor allem die unterschiedlichen Licht-, Temperatur- und Nährstoffverhältnisse an den Standorten für die große Variabilität im Blütenbereich von *S. media* verantwortlich sind. Diese Aussage wird von PETERSON (1936) im wesentlichen bestätigt, jedoch gibt es laut diesem Autor innerhalb der Art auch genotypisch bedingte apetale oder fast apetale Rassen, die sich wahrscheinlich auf frühere Hybridisierungsereignisse zwischen den Arten oder zwischen verschiedenen Stämmen einzelner Arten zurückführen lassen. Dafür, dass es sich bei der Art *S. media* (L.) Vill. um einen Hybridkomplex handelt spricht auch die Untersuchung von SALISBURY (1974), der in England in unterschiedlichen Ökosystemen verschiedene Stämme dieser Art unterscheiden konnte, die aufgrund der Staubblattzahl eindeutig *S. media* zuzuordnen waren. Neben dem häufig an sonnigen, exponierten Standorten auftretenden „normalen“ Stamm wurde vor allem in feuchteren, schattigen Habitaten ein seltenerer, robusterer Stamm gefunden, der mit Ausnahme der Staubblattzahl eher dem Phänotypus von *S. neglecta*, zuzuordnen war. Ein dritter, zarter Stamm entsprach in allen morphologischen Merkmalen mit Ausnahme der Staubblattzahl eher dem Phänotypus von *S. pallida*. Auch sind von *S. media* mindestens fünf diploide Chromosomensätze bekannt, im Gegensatz zu *S. neglecta und S. pallida* die jeweils nur zwei diploide Chromosomensätze aufweisen (SALISBURY 1974). COLASANTE & LUCCHESE (1995), die zwei Populationen von *S. media* in Italien morphologisch untersuchten und mit Vertretern der Arten *S. neglecta* und *S. pallida* verglichen, kamen ebenfalls zu dem Schluß, dass Hybridisierungsereignisse in der Vergangenheit zwischen *S. neglecta und S. pallida* für die Entstehung von *S. media* verantwortlich sind und die hohe phänotypische und genotypische Variabilität dieser Art bedingen. Diese Variabilität wird durch die instabilen Ökosysteme, in denen die Individuen von *S. media* vorkommen, und durch ihr überwiegend autogames Reproduktionssystem noch verstärkt und aufrecht erhalten. Dadurch war es der Art möglich ihre enorme Anpassungsfähigkeit zu entwickeln, die sie heute zu einer der am weitesten verbreiteten Blütenpflanzen auf der Erde macht.

Die Faktoren, die für die phänotypische und genotypische Variabilität von *S. media* verantwortlich sind, könnten auch für andere Alsinoideae-Arten, die in Form mehrerer Unterarten bekannt sind (z. B. *Cerastium fontanum*, *Stellaria nemorum* oder *Stellaria longipes* CHINAPPA & MORTON 1984, LAUBER & WAGNER 1996) oder bei denen

unterschiedliche Blütengrößen beobachtet wurden (z. B. *Stellaria graminea*; KNUTH 1898-1905) eine Rolle spielen. So ist aus Norwegen z. B. eine Kreuzung zwischen *S. graminea* und *S. longipes* bekannt (MURBECK 1899). Neben Unterschieden in der Licht-, Temperatur- und Nährstoffversorgung, kann aber auch die Konkurrenz um eine erfolgreiche Bestäubung dazu führen, dass sich in den Randgebieten umfangreicher Populationen mit großen, vorwiegend allogam bestäubten Blüten kleinerblütige Vertreter herausbilden können, die sich auch in ihrer autogamen Reproduktionsstrategie zum Teil ganz erheblich von den größerblütigen Individuen der gleichen Art unterscheiden (WYATT 1984a).

Was das Reproduktionssystem angeht, so ist seit langem bekannt, dass der Übergang von Fremdbestäubung zur Selbstbestäubung einer der am häufigsten auftretenden Prozesse in der Evolution von Blütenpflanzen ist (STEBBINS 1957, 1970). Diese Entwicklung wird zumeist im Zusammenhang mit einer Absicherung der Reproduktion unter ungünstigen Umweltbedingungen wie schlechte Wetterbedingungen oder unsichere Verfügbarkeit von Bestäubern diskutiert, einer Hypothese die erstmals von DARWIN (1876) postuliert wurde. Seit damals wird die Sicherung der Reproduktion als ein wesentliches Element aller Hypothesen angesehen, die versuchen, die Evolution der Selbstbestäubung in den Angiospermen im Angesicht der bekannten, nachteiligen Effekte die sich aus der Inzucht ergeben zu erklären (z. B. WYATT 1986, HOLSINGER 1996, SCHOEN et al. 1996, SANDVIK et al., 1999, GOMEZ 2002, siehe aber auch ECKERT & SCHAEFER 1998). Aber auch die Konkurrenz um Bestäuber oder die reproduktive Isolation sympatrisch auftretender Arten, sowie eine Kombination der verschiedenen Faktoren können eine Erklärung für den Übergang einer Art von Fremdbestäubung hin zur Selbstbestäubung liefern (WYATT 1984b, 1986, FISHMAN 2001). Nach ORNDUFF (1969) spiegelt sich der evolutive Übergang von Fremd- zu Selbstbestäubung in einer Reduktion der Blütengröße und in einer veränderter Blütenmorphologie wieder. Dadurch werden die energetischen Kosten pro Blüte herabgesetzt und gleichzeitig wird dadurch die Selbstbestäubung erleichtert (CRUDEN 1977). Zudem ist bekannt, dass fremdbestäubte Arten mehr Pollenkörner pro Blüte produzieren als eng verwandte selbstbestäubte Arten. Die Anzahl der Samenanlagen innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe bleibt dagegen relativ konstant (LLOYD 1965, BAKER 1967, ARROYO 1973, CRUDEN 1973, BAKER 1974, GIBBS et al. 1975, JÜRGENS et al. 2002b). Der Übergang von Fremd- zu Selbstbestäubung wird also von einer Reduktion der Pollenkornzahl im Verhältnis zur Anzahl der Samenanlagen pro Blüte begleitet (CRUDEN 1977).

Zwar sind in der Literatur zum Reproduktionssystem der einzelnen Alsinoideae-Arten wesentlich mehr Informationen zu finden als zur Blütenmorphometrie (z. B. MÜLLER, 1880,

KNUTH 1898-1905, LOEW 1899, SCHULZ 1906a, b, PETERSON 1936, LYRE 1957, KUGLER 1970, SALISBURY 1974, UGBOROGHO 1977, FRIEDRICH 1979, SOBEY 1981, SEYBOLD 1990), die Angaben sind aber häufig widersprüchlich, beruhen auf Einzelbeobachtungen und wurde in den seltensten Fällen experimentell überprüft. Auch wenn sich in den vergangenen Jahren genauere Untersuchungen des Reproduktionssystems einzelner, meist großblütiger Arten häufen (WYATT 1984b 1986, LUNDQVIST 1990, 1994, 1995, GRUNDT et al. 1999, KHALAF & STACE 2000, FISHMAN 2001, MAYER & GOTTSBERGER 2002, SCHÄFER 2002), steht eine vergleichende Untersuchung des Reproduktionssystems verschiedener Arten und Verwandtschaftsgruppen innerhalb der Alsinoideae bisher noch aus. Da sowohl in der Gattung *Cerastium* als auch in der Gattung *Stellaria* ein Übergang von großblütigen hin zu kleinblütigen Arten nachgewiesen werden konnte und die Existenz eines solchen Übergangs aufgrund von Literaturangaben auch für die Gattungen *Arenaria, Minuartia* und *Moehringia* angenommen werden kann, ist zu vermuten, dass sich parallel zur Reduktion der Blütengröße innerhalb dieser Gattungen auch ein Übergang von obligater Fremdbestäubung hin zur Selbstbestäubung stattgefunden hat. Um dies zu überprüfen wurde neben der Blütenmorphologie auch das Reproduktionssystem der untersuchten Arten anhand der Pollenkorngröße, der Pollenkornzahl pro Anthere, der Antherenzahl, der Pollenkornzahl pro Blüte, der Anzahl der Samenanlagen und der Pollen-Ovula-Rate nach CRUDEN (1977) eingehend charakterisiert.

Der Pollenkorndurchmesser lag für die untersuchten Arten zwischen 22,0 µm und 34,1 µm und stimmte tendenziell mit den von PUNT & HOEN (1995) für die einzelnen Arten angegebenen Werten überein. Allerdings lagen die Angaben dieser Autoren immer zwischen 8,0 µm und 15,0 µm über den von mir gefundenen Werten. Diese Diskrepanz läßt sich darauf zurückführen, dass sich die von PUNT & HOEN (1995) gemachten Angaben immer auf Messungen in Glyceringel unter dem Lichtmikroskop beziehen. Der Lichtbrechungsindex führt bei dieser Methode jedoch dazu, dass die Pollenkörner größer erscheinen als sie tatsächlich sind. Die von PUNT & HOEN (1995) parallel für einige Arten durchgeführten Messungen in Silicon-Öl ergaben geringere Werte, die eher den von mir gefundenen Werten entsprachen. Nach MÜLLER (1979) ist die Pollenkorngröße zwischen den verschiedenen Angiospermenfamilien und –arten starken Schwankungen unterworfen, andererseits schwankt die Pollenkorngröße innerhalb einer Art jedoch nur sehr gering (VONHOF & HARDER 1995). Dieses kontrastierende Variationsmuster deutet darauf hin, dass die Pollenkorngröße einer strengen Selektion unterliegt und dass die unterschiedlichen Faktoren, die in Zusammenhang mit der Fortpflanzung der verschiedener Arten stehen, die Ausbildung bestimmter

Pollenkorngrößen fördern (TORRES 2000). Diese Faktoren können nach TORRES (2000) grob in drei Bereiche eingeteilt werden. Der erste beschäftigt sich mit der Art der Energieinvestition in die männlichen Reproduktionsorgane, d.h. mit dem Verhältnis der Pollenkorngröße zur Pollenkornzahl. Der zweite Bereich, der die Pollenkorngröße beeinflussen kann, sind die Vorgänge die mit der Bestäubung in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Schließlich können aber auch die Prozesse, die sich im Anschluß an die Bestäubung abspielen (Pollenkeimung, Pollenschlauchwachstum, Befruchtung und Griffelmerkmale) einen Einfluss auf die Ausbildung bestimmter Pollenkorngrößen haben. Mit Ausnahme des Bestäubungssystemes (biotisch oder abiotisch, vgl. WODHOUSE 1935, BOLICK 1990, ACKERMAN 1995) haben die ersten zwei Bereiche keinen Einfluss auf die Ausbildung der Pollenkorngröße (SMITH & FRETWELL 1974, LLOYD 1987, HARDER 1998), während ein Einfluss von Faktoren des dritten Bereiches bereits von verschiedenen Autoren nachgewiesen werden konnte. Vor allem der Zusammenhang von Pollenkorngröße und Griffellänge wurde in den verschiedensten Pflanzengruppen untersucht (COVAS & SCHNACK 1945, ROSEN 1973, LEE 1978, PLITTMANN & LEVIN 1983, CRUDEN & LYON 1985, WILLIMAS & ROUSE 1990, KIRK 1993, VONHOF & HARDER 1995, HARDER 1998, TORRES 2000). Die Interpretation eines möglichen Zusammenhangs zwischen der Pollenkorngröße und der Griffellänge bleibt jedoch nach wie vor kontrovers mit Hinweisen für und gegen einen kausalen Zusammenhang (KIRK 1993). In der vorliegenden Arbeit konnte über alle in die Untersuchung mit einbezogenen Alsinoideae-Arten nur ein sehr schwacher positiver Zusammenhang ($r = 0{,}23$; $p < 0{,}05$) zwischen dem Pollenkorndurchmesser und der Griffellänge festgestellt werden. Der schwache Zusammenhang könnte unter anderem darauf zurückzuführen sein, dass die untersuchten Arten wie alle Vertreter der Caryophyllaceae dreizellige Pollenkörner aufweisen (BREWBAKER 1967), die in ihrer Ernährungsphysiologie auf das Griffelgewebe angewiesen sind und die deshalb nicht mehr Eigenenergie investieren müssen um einen längeren Griffel zu durchwachsen (CRUDEN & LYON 1985). Dass die Griffellänge der Alsinoideae nicht unbedingt in direktem Zusammenhang mit der Pollenkorngröße steht zeigt auch die Tatsache, dass insgesamt eine leicht positive Korrelation zwischen den Merkmalen der Blütengröße und der Pollenkorngröße gefunden werden konnte. Diese betragen für den Blütendurchmesser $r = 0{,}30$ ($p < 0{,}05$) und für die Kelchblattbreite $r = 0{,}44$ ($p < 0{,}05$). Die von VONHOF & HARDER (1995) beschriebene geringe innerartliche Schwankung der Pollenkorngröße konnte für die untersuchten Alsinoideae-Arten im wesentlichen bestätigt werden. Zwar hatten die Hochgebirgspopulationen von *Cerastium arvense* und *Stellaria nemorum* tendenziell einen

etwas geringeren Durchmesser, jedoch waren die Unterschiede nicht für alle Populationen signifikant und könnten auch auf die normale innerartliche Variabilität zurückzuführen sein.

Sowohl die Antherenzahl, als auch die Anzahl der Pollenkörner pro Anthere und damit die Anzahl der Pollenkörner pro Blüte sind innerhalb der Alsinoideae sehr starken Schwankungen unterworfen (vgl. Tab. 4, Tab. A2) und nehmen mit zunehmender Blütengröße zu. Diese Tendenz wird durch die stark positive Korrelation zwischen der Pollenkornzahl pro Blüte und den Merkmalen der Blütengröße wie z. B. dem Blütendurchmesser ($r = 0{,}85$; $p < 0{,}05$) ausgedrückt. Innerhalb einer Art variiert die Pollenkornzahl pro Blüte stärker als der Pollenkorndurchmesser und folgt damit der von VONHOF & HARDER (1995) für Fabaceae gefundenen Tendenz. Zwischen dem Pollenkorndurchmesser und der Pollenkornzahl pro Blüte wurde ein sehr schwacher positiver Zusammenhang gefunden ($r = 0{,}24$; $p < 0{,}05$). Eine Erhöhung der Pollenkornzahl kann damit innerhalb der untersuchten Alsinoideae-Arten nicht unbedingt durch eine verringerte Pollenkorngröße erklärt werden.

Die Anzahl der Samenanlagen liegt in der Gattung *Cerastium* grundsätzlich höher als in der Gattung *Stellaria* aber innerhalb der Gattungen konnte kein Unterschied zwischen großblütigen und kleinblütigen Arten festgestellt werden. Die Arten *Holosteum umbellatum* und *M. aquaticum* verhalten sich in Bezug auf die Anzahl der Samenanlagen eher wie Vertreter der Gattung *Cerastium*, während Arten der *Arenaria*-Gruppe in Bezug auf die Anzahl der Samenanlagen eher Vertretern der Gattung *Stellaria* entsprechen. In der Literatur konnten nur für zwei Arten (*Arenaria serpyllifolia* und *Moehringia trinervia*) Angaben zur Anzahl der Samenanlagen gefunden werden (SCHULZ 1906b). Diese entsprachen im wesentlichen den von mir gefundenen Werten.

Die nachgewiesenen Tendenzen in Bezug auf die Pollenkornzahl pro Blüte und die Anzahl der Samenanlagen pro Blüte bestätigen also den bereits aufgrund der Blütenmorphologie vermuteten Übergang von Fremdbestäubung hin zur Selbstbestäubung innerhalb der einzelnen Gattungen der Alsinoideae. Dieser Übergang kann durch die Berechnung der Pollen-Ovula-Rate nach CRUDEN (1977) verdeutlicht werden. Die P/O-Rate spiegelt die Wahrscheinlichkeit wider, die ausdrückt, wie effektiv die Übertragung von Pollenkörnern auf die Stigmata ist (CRUDEN 1977). Selbstbestäubte Arten oder Populationen sollten dementsprechend geringere P/O-Raten aufweisen als fremdbestäubte Arten oder Populationen. Bei selbstenden Arten gewährleistet die räumliche Nähe der Antheren und Narben eine hohe Wahrscheinlichkeit genug Pollen zu übertragen und Samenanlagen zu befruchten. Die Pollenübertragung durch abiotische (Wind oder Wasser) oder biotische

(Tiere) Vektoren ist dagegen aufgrund verschiedener Ursachen, wie Mangel an effektiven Bestäubern und Auftreten pollenfressender oder pollensammelnder Blütenbesucher mit Pollenverlust verbunden. Neben einem autogamen Reproduktionssystem können aber auch andere Faktoren wie z. B. eine hohe Effektivität der Pollenübertragungsmechanismen für eine niedrige P/O-Rate verantwortlich sein (CRUDEN & JENSEN 1979, CRUDEN & MILLER-WARD 1981, JÜRGENS et al. 2002b). Die Mehrzahl der untersuchten Alsinoideen weisen Pollen-Ovula-Raten auf, die nach CRUDEN (1977) denen von obligat autogamen bis fakultativ autogamen Arten entsprechen. Nur eine Art, *Stellaria holostea,* besitzt eine wesentlich höhere P/O-Rate, die auf ein fakultativ xenogames Reproduktionssystem hindeutet. Insgesamt ist die Blütengröße der untersuchten Alsinoideae positiv mit der P/O-Rate korreliert, was dafür spricht, dass die Blüten mit zunehmender Blütengröße immer stärker auf die Pollenübertragung durch Bestäuber angewiesen sind und damit die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Pollenübertragung mit zunehmender Blütengröße abnimmt. Am deutlichsten kommt dies bei dem Vergleich der P/O-Rate mit dem Blütendurchmesser ($r = 0,57$; $p < 0,05$) und der Kronblattfläche ($r = 0,61$; $p < 0,05$) zum Ausdruck, beides Merkmale, die für die Attraktivität der Blüten und damit für die Anlockung der Bestäuber eine wichtige Rolle spielen. Diese Vermutung wird auch durch die Ergebnisse der Untersuchungen zur Bestäubungseffektivität bestätigt. Diese ist insgesamt bei allen untersuchten Arten sehr gering, liegt jedoch bei den größerblütigen Arten noch deutlich unterhalb der Werte die für kleinerblütigen Arten bestimmt wurden.

Innerhalb der einzelnen Arten kommt es sowohl in Bezug auf die Pollenkornzahl pro Blüte, als auch in Bezug auf die Anzahl der Samenanlagen pro Blüte und die P/O-Rate zu leichten Schwankungen zwischen den Populationen. Betrachtet man die beiden im Hochgebirge auf 2000 m ü. NN untersuchten Populationen von *Cerastium arvense* und *Stellaria nemorum,* so wäre aufgrund der im Vergleich zu den entsprechenden Tieflandpopulationen geringeren Blütengröße zu vermuten, dass diese Populationen auch geringere P/O-Raten aufweisen. Das Gegenteil ist jedoch der Fall. Die Hochgebirgspopulationen von *C. arvense* und *S. nemorum* weisen tendenziell eine höhere Pollenkornzahl pro Blüte, eine geringere Anzahl der Samenanlagen pro Blüte und damit eine gegenüber den Tieflandpopulationen leicht erhöhte P/O-Rate auf. Dieser Effekt ist vermutlich auf die im Vergleich zu den Tieflandpopulationen stark reduzierten Anzahl der Samenanlagen pro Blüten zurückzuführen, ein Effekt der mit den schwierigeren Standortbedingungen der Hochgebirgspopulationen erklärt werden kann (AKHALKATSI & WAGNER 1996). Aus der P/O-Rate kann also nicht zwingend geschlossen werden, dass die Selbstbestäubungsrate der

Hochgebirgspopulationen höher ist als die von Tieflandpopulationen der gleichen Art. Dieses Ergebnis widerspricht der allgemeinen Annahme, dass ungünstigere Umweltbedingungen im Hochgebirge als Selektionsfaktoren in Hinblick auf eine zunehmende Selbstbestäubungsrate in Populationen von ansonsten überwiegend fremdbestäubten Arten wirken. Auch GUGERLI (1998) konnte für alpine Populationen von *Saxifraga oppositifolia* keinen solchen Zusammenhang feststellen.

Die Angaben aus der älteren Literatur, in denen allen untersuchten Alsinoideae-Arten ein mehr oder weniger stark zur Autogamie befähigtes Reproduktionssystem bescheinigt wird (MÜLLER 1881, KNUTH 1898-1905, LOEW 1899, SCHULZ 1906b, KRAFT 1916, PETERSON 1936, SALISBURY 1974), werden mit den vorliegenden Ergebnissen zur P/O-Rate im wesentlichen bestätigt. Für die kleinblütigen, obligat autogamen Arten stimmen die Werte der P/O-Rate auch mit den Ergebnissen der Abschirmungsexperimente überein. Auffällig ist aber, dass ein Großteil der obligat autogamen Arten unter Abschirmungsbedingungen zwar einen guten, jedoch stets signifikant geringeren Samenansatz produzieren als Kontrollpflanzen unter Freilandbedingungen, was für einen positiven Einfluss von Blütenbesuchern auch auf den Samenansatz obligat autogamer Arten spricht (MAYER & GOTTSBERGER 2002). Was die Keimungsraten der aus Freiland- bzw. Abschirmungsbedingungen hervorgegangenen Samenanlagen angeht, so konnte kein signifikanter Unterschied zwischen diesen beiden Versuchsbedingungen festgestellt werden. Der Einfluss von Blütenbesuchern scheint sich demnach zumindest in der ersten Generation nur auf die Quantität, nicht aber auf die Qualität der von kleinblütigen, obligat autogamen Arten produzierten Samen zu erstrecken.

Widersprüche treten hingegen auf, wenn man die P/O-Raten der größerblütigen Arten mit den Ergebnissen der Abschirmungs- und Handbestäubungsexperimente, sowie mit neueren Literaturangaben vergleicht. So konnte an Blüten von *Cerastium arvense* entgegen der Angaben von MÜLLER (1881) und entgegen der, aufgrund der niedrigen P/O-Rate getroffenen Vermutungen unter Abschirmungsbedingungen keine spontane Selbstbestäubung beobachtet werden. Dieses Ergebnis steht aber in Einklang mit den von UGBOROGHO (1977) und LUNDQVIST (1990) publizierten Daten. Aufgrund mangelnden Pflanzenmaterials konnten die Abschirmungsversuche für *C. arvense* in der vorliegenden Arbeit nicht durch Handbestäubungsexperimente bestätigt werden. SCHÄFER (2002), die im Rahmen ihrer Diplomarbeit jedoch ebenfalls Abschirmungs- und Handbestäubungsexperimente an einer der auch in der vorliegenden Arbeit bearbeiteten *C. arvense* Populationen durchführte, fand ebenfalls keinen Samenansatz bei spontaner Selbstbestäubung. Allerdings betrug der Samenansatz durch experimentelle Selbstbestäubung bei ihr 10,4%. SCHÄFER (2002) erklärt

dies durch Ameisen, die trotz regelmäßiger Kontrollen der Abschirmungen nicht von einem Blütenbesuch abgehalten werden konnten. Da Ameisen nachweislich als Bestäuber von *C. arvense* fungieren (SCHÄFER 2002) könnten sie durchaus für den unerwarteten Samenansatz bei der experimentellen Selbstbestäubung von *C. arvense* verantwortlich sein. Für *Stellaria holostea* beschreibt MÜLLER (1881) ebenfalls das Vorkommen von spontaner Selbstbestäubung. LUNDQVIST (1994) geht dagegen auch bei dieser Art von einem sporophytischen Selbstinkompatibilitätssystem aus. SCHÄFER (2002) konnte unter Abschirmungsbedingungen an *S. holostea* immerhin noch einen spontanen Samenansatz von 18,0% nachweisen, der Samenansatz nach experimenteller Selbstbestäubung lag bei 13,5%. Der relativ hohe Samenansatz unter Abschirmungsbedingungen ist teilweise sicherlich ebenfalls durch Ameisen zu erklären. Jedoch wurden die Bestäubungsexperimente an dieser Art im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht im Freiland, sondern in einem insektenfreien Glashaus durchgeführt in dem auch keine Ameisen vorhanden waren. Trotzdem zeigte *S. holostea* immer noch einen spontanen Samenansatz von 3,4%. Experimentelle Selbstbestäubung nach vorheriger Entfernung der Antheren im Knospenstadium ergab einen Samenansatz von 0,8%. Diese Art scheint also zumindest in geringem Ausmaß zu einer Samenproduktion durch spontane Selbstbestäubung fähig zu sein. Eine mögliche Erklärung hierfür wäre, dass *S. holostea* in der Umgebung von Ulm, wo sie untersucht wurde, eine lokale, südliche Verbreitungsgrenze besitzt (SEYBOLD, 1990) und damit einer Extremsituation ausgesetzt ist. Dies kann dazu führen, dass sich die Art z. B. auf Grund von Bestäubermangel in den Randgebieten nicht mehr optimal reproduzieren kann und es somit zu einer lokalen, durch Bestäuber verursachten Selektion in Richtung Selbstbestäubung kommt. Ein ähnlicher Effekt wurde bereits von WYATT (1984b) an Populationen von *A. uniflora* in den USA nachgewiesen. Die Tatsache, dass in den untersuchten Freilandpopulationen von *S. holostea* an den Standorten Gögglinger Wald und Laushalde keine oder nur eine sehr geringe Anzahl von Blütenbesuchern und Bestäubern beobachtet wurden spricht für diese Theorie. Am Standort BG Ulm Anzucht wurde die Blüten dieser Art zwar von einer recht großen Anzahl von Insekten besucht, jedoch handelte es sich dabei größtenteils um Ameisen, die an diesem Standort besonders häufig anzutreffen waren und die Blüten mehrerer dort angepflanzter Arten regelmäßig besuchten, und dabei auch als Bestäuber fungierten. Da dieser Standort jedoch kein natürlicher Standort von *S. holostea* ist, kann davon ausgegangen werden, dass der rege Ameisenbesuch nicht den tatsächlichen Verhältnissen am natürlichen Standort dieser Art in lichten Laubmischwäldern entspricht. Insgesamt zeigten sowohl *C. arvense* als auch *S. holostea* unter Freilandbedingungen einen eher geringen Samenansatz von 36,5% bzw.

28,2%. Dies weist darauf hin, dass beide Arten zwar regelmäßig von Bestäubern besucht werden, die Anzahl der übertragenen Pollenkörner aber nicht ausreicht, um einen maximalen Samenansatz zu erzielen. Dies wird auch durch die sehr geringe Bestäubungseffektivität beider Arten von 0,0013 (*C. arvense*) und 0,0001 (*S. holostea*) bestätigt. Erschwerend kommt hinzu, dass vor allem *S. holostea* eine sehr geringe Pollenvitalität von im Mittel nur 22,0% besitzt. Selbst durch experimentelle Fremdbestäubung konnte für diese Art nur ein maximaler Samenansatz von 44% erzielt werden. Die laut ROHWEDER (1939) eng verwandten Arten *Stellaria nemorum* und *S. graminea* wiesen trotz ihres nach CRUDEN (1977) obligat autogamen Reproduktionssystems und der von MÜLLER (1881) für *S. graminea* gemachten Beobachtungen zur spontanen Autogamie unter Abschirmungsbedingungen ebenfalls keinen Samenansatz auf. Die Selbstinkompatibilität konnte für *S. graminea* durch Handbestäubungsexperimente belegt werden. Für *S. nemorum* war dies jedoch aufgrund mangelnden Pflanzenmaterials nicht möglich. LUNDQVIST (1995) konnte bei dieser Art ebenfalls keinen spontanen Samenansatz beobachten. Da er an *S. nemorum* aber keinen Selbstinkompatibilitätsmechanismus feststellen konnte, geht er unter Vorbehalt davon aus, dass sich *S. nemorum* von selbstinkompatiblen Vorfahren ableiten läßt. Die bei KNUTH (1898-1905) gemachte Erwähnung von spontan auftretender Autogamie bei *Cerastium tomentosum* konnte in den Abschirmungsexperimenten nicht bestätigt werden. Die Handbestäubungsexperimente zeigen jedoch, dass diese Art prinzipiell zur Autogamie befähigt ist und bestätigen damit die Angaben von KHALAF & STACE (2000). Für *Myosoton aquaticum* konnte die bei KUGLER (1970) erwähnte Fähigkeit zur spontanen Autogamie dagegen in den Abschirmungsversuchen bestätigt werden. Die widersprüchlichen Angaben sind ein Hinweis darauf, dass Selbstbestäubung innerhalb dieser Arten in verschiedenen Populationen in unterschiedlichem Ausmaß auftritt, mehrfach unabhängig entstanden ist und als Anpassung an Bestäubermangel oder eine stark schwankende Bestäuberdichte angesehen werden kann. Eine solche flexible Anpassung des Reproduktionssystems auf sich ändernde Umweltbedingungen findet sich auch bei Untersuchungen von LLOYD (1965), WYATT (1984b), MOTTEN (1986) und FISHMAN (2001).

Eine auf Basis der morphologischen und reproduktionsbiologischen Blütendaten erstellten Clusteranalyse ergab eine klare verwandtschaftsübergreifende Auftrennung der untersuchten Alsinoideae-Arten in zwei unterschiedliche blütenbiologische Typen. Der erste Typ beinhaltete Arten mit großen bis mittelgroßen Blüten und einem fakultativ xenogamen bis fakultativ autogamen Reproduktionssystem. Dazu zählten die Arten *Cerastium tomentosum, C. arvense, C. fontanum, Stellaria holostea, S. nemorum* und *Myosoton*

aquaticum. Der zweite blütenbiologische Typ wurde von Arten mit mittelgroßen bis kleinen Blüten und einem fakultativ autogamen bis obligat autogamen Reproduktionssystem gebildet. Zu diesen zählten aus der *Stellaria-Cerastium* Gruppe die Arten *Cerastium brachypetalum, C. glomeratum, C. semidecandrum, Stellaria alsine, S. media* und *Holosteum umbellatum*. Aus der *Arenaria*-Gruppe wurden alle in die Untersuchung mit einbezogenen Arten (*Arenaria serpyllifolia, Minuartia hybrida* und *Moehringia trinervia*) zu diesem zweiten Blütentyp gerechnet. Da aus den Gattungen *Arenaria* und der Gattung *Minuartia* jedoch auch Vertreter mit größeren Blüten bekannt sind (FRIEDRICH 1979, SEYBOLD 1990, LAUBER & WAGNER 1996), lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit auch in diese Verwandtschaftsgruppe einige Arten dem ersten blütenbiologischen Typ zuordnen. *Stellaria graminea* wird zwar dem zweiten Blütentyp zugeordnet, bildet innerhalb dieser Gruppe aber zusammen mit der aus der Unterfamilie der Caryophylloideae herangezogenen Vergleichsart *Silene rupestris* ein selbständiges Cluster. Damit stehen diese Arten als einzige fakultativ autogamen Arten innerhalb des zweiten blütenbiologischen Typs den obligat autogamen Arten dieser Gruppe gegenüber.

Ein *t*-Test nach STUDENT für unabhängige Stichproben ergab für alle in die Clusteranalyse mit einbezogenen morphologischen und reproduktionsbiologischen Merkmale höchstsignifikante Unterschiede zwischen den zwei Hauptgruppen, was darauf schließen läßt, dass alle Merkmale mehr oder weniger stark zur Gruppentrennung beitragen. Diese Vermutung wurde durch eine anschließende Diskriminanzanalyse auf Basis der in die Clusteranalyse mit einbezogenen Merkmale bestätigt. Die durchgehend sehr hohen partiellen Wilks-Lambda-Werte zeigen, dass alle Merkmal annähernd gleicher Maßen in das Modell mit eingingen, das sich insgesamt sehr gut zur Trennung der Blütentypen eignete. Dennoch waren einzelne Merkmale etwas stärker an der Auftrennung der Gruppen beteiligt als andere.

Morphologisch war der erste Blütentyp vor allem durch eine Kelchblattbreite über 2 mm definiert. Auch die Staubblattzahl, ein Merkmal, das sowohl für die morphologische, als auch für die reproduktionsbiologische Charakterisierung der Blüten eine große Rolle spielt, ging recht stark in das Modell mit ein. Die Staubblattzahl entsprach in allen Arten des ersten Blütentyps der für die Caryophyllaceae üblichen Grundzahl von zehn. Nur in ganz seltenen Fällen konnte in dieser Gruppe eine Reduktion der Staubblattzahl durch die Umwandlung eines Staubblattes in ein steriles Staminodium beobachtet werden. Die Vertreter des zweiten Blütentyps wiesen eine wesentlich größere Variationsbreite in der Staubblattzahl auf. Die mittlere Staubblattzahl schwankte hier zwischen 3,7 (*S. media*) und 10,0 (*S. graminea, C. brachypetalum, Moehringia trinervia*). Damit war in dieser Gruppe

gleichzeitig auch die Pollenkornzahl pro Blüte wesentlich größeren Schwankungen unterworfen. Weitere morphologische Merkmale, die an der Einteilung der Arten in die verschiedenen Blütentypen maßgeblich beteiligt waren, waren die Fruchtknotenlänge und die Griffelzahl. Die Bedeutung der Griffelzahl für das Modell ist dabei wohl eher auf eine ungleichmäßige Auswahl der untersuchten Alsinoideae-Arten zurückzuführen. Da es aus technischen Gründen nicht möglich war aus allen Verwandtschaftsgruppen gleich viele groß-, mittel- und kleinblütige Arten in die Untersuchung mit einzubeziehen, waren in der ersten Gruppe überproportional viele Vertreter aus der fünfgriffligen Verwandtschaftsgruppe der Gattungen *Cerastium* und *Myosoton* vertreten, während in der zweiten Gruppe überproportional viele Vertreter dreigriffliger Arten zu finden waren. Erstaunlicherweise spielten die auffälligen morphologischen Merkmale „Blütendurchmesser“ und „Kronblattfläche“ innerhalb des Modells eine untergeordnete Rolle. Arten mit ähnlichem Blütendurchmesser wurden aufgrund der unterschiedlichen Ausbildung ihrer weiteren Merkmale einmal der ersten Gruppe (*Cerastium fontanum* mit einem Blütendurchmesser von 9,2 mm) und einmal der zweiten Gruppe (*Stellaria graminea* mit einem mittleren Blütendurchmesser von 11,8 mm) zugeordnet. Eine Ursache für die schlechtere Eignung dieser Merkmale für die Gruppenzuordnung der Arten ist mit Sicherheit die erhöhte Variabilität aufgrund der hohen genotypischen und phänotypischen Plastizität der untersuchten Arten, die ja im Zusammenhang mit der Blütenmorphometrie bereits diskutiert wurde.

Reproduktionsbiologisch wurden die Gruppen vor allem durch die Anzahl der Staubblätter, die Pollenkornzahl pro Blüte und die Pollen-Ovula-Rate charakterisiert. Auch der mit der Blütengröße leicht positiv korrelierte Pollenkorndurchmesser und die mit der Blütengröße leicht negativ korrelierte Pollenkornvitalität gingen in die Gruppentrennung mit ein. Insgesamt trugen jedoch die reproduktionsbiologischen Merkmale weniger zur Gruppentrennung bei als die morphologischen Merkmale.

Innerhalb der ersten Gruppe ist die Abspaltung von *Stellaria holostea* im wesentlichen auf die gegenüber den anderen Arten dieser Gruppe stark erhöhte Pollen-Ovula-Rate zurückzuführen. Innerhalb der zweiten Gruppe läßt sich die Bildung der Untergruppen in erster Linie auf die Griffelzahl zurückführen. Hier scheinen also phylogenetische Aspekte eine weit größere Rolle zu spielen als ökologisch-reproduktionsbiologische Fakten.

Betrachtet man die Lebensformen, so sind alle in die Untersuchung mit einbezogenen annuellen Arten (*Arenaria serpyllifolia, Cerastium brachybetalum, C. glomeratum, C. semidecandrum, Holosteum umbellatum, Minuartia hybrida* und *Stellaria media*)

ausnahmslos dem zweiten Blütentyp zugeordnet und besitzen alle ein obligat autogames Reproduktionssystem. Die Vertreter des ersten Blütentyps setzten sich dagegen ausnahmslos aus ein- bis mehrjährigen (*Myosoton aquaticum*) und ausdauernden Vertretern (*Cerastium tomentosum, C. arvense, C. fontanum, Stellaria holostea* und *S. nemorum*) zusammen. Zwar sind einige mehrjährige bzw. ausdauernde Vertreter auch in der zweiten Gruppe zu finden *(Moehringia trinervia, Stellaria alsine* und *S. graminea*), nie aber annuelle Vertreter in der ersten Gruppe. Dies bestätigt die abgeleitete Stellung der kleinblütigen, obligat autogamen Alsinoideae-Arten. Auch der bereits von LLOYD (1980) formulierte positive Zusammenhang zwischen spontaner Selbstbestäubung und einer annuellen Lebensform wird damit für die untersuchten Alsinoideae-Arten bestätigt.

Dass Selbstbestäubung bei annuellen Arten im Schnitt häufiger auftritt als bei mehrjährigen oder ausdauernden Arten hat mehrere Gründe. Diese stehen fast alle in unmittelbarem Zusammenhang mit der Notwendigkeit einer frühzeitigen Reproduktion, die durch starke r-Selektion favorisiert wird (BOCQUET 1968, AARSSEN 2000). So führt zum Beispiel die Notwendigkeit einer schnellen Blütenreifung bei annuellen Arten zu der Bildung kleinerer Blüten und damit zu einer stärkeren Überschneidung sowohl in der Anordnung als auch in der Reifezeit der Sexualorgane. Letzteres muß zwangsläufig zu einer höheren, zufällig herbeigeführten Selbstbestäubungsrate führen (GUERRANT 1989). Zudem ziehen annuelle Arten eine größere Reproduktionssicherung aus spontaner Selbstbestäubung was ihnen einen Vorteil bei der Besiedlung neuer, weit entfernter Habitate, in denen eventuell keine geeigneten Sexualpartner vorhanden sind, verschafft (STEBBINS 1957). Auch kann die frühe Blütezeit die für viele annuelle Arten notwendig ist um ihren Reproduktionszyklus zu vollenden, eine Ursache für mangelnde Bestäuber sein (SCHEMSKE et al. 1978, MOTTEN 1982, WYATT 1986). Aufgrund ihrer kleineren Blüten haben annuelle Arten meist auch eine geringere Konkurrenzfähigkeit und leiden deshalb häufig unter einem Mangel an Bestäubern (WYATT 1984a). Neben der Hypothese der Reproduktionssicherung, die davon ausgehen, dass die Selbstbestäubung selbst selektioniert wird, spielt bei den Überlegungen zur Evolution der Selbstbestäubung auch die alternative Vorstellung eine Rolle, dass die Selektionierung hinsichtlich einer beschleunigten Entwicklung (Reproduktion) erfolgt und Selbstbestäubung damit sekundär korreliert ist. Da die Zeit bis zur Blütenreife und zur Ovula-Befruchtung in fremdbestäubten Arten länger dauert als in selbstbestäubten Arten, bleibt annuellen Arten häufig nicht genug Zeit ihre fremdbestäubten Samenanlagen in reife Samen zu verwandeln, so dass Selbstbestäubung bei Vertretern dieser Lebensform automatisch gefördert wird (AARSSEN 2000). ZAHNG (2000) konnte zudem anhand von Rechenmodellen zeigen, dass

Selbstbestäubung an sich unter bestimmten Umständen die Evolution hin zu einer annuellen Lebensweise begünstigen kann.

Die auf Grundlage der Clusteranalyse beschriebenen Blütentypen decken sich im wesentlichen mit der bereits von mehreren Autoren (UGBOROGHO 1977, CHINNAPPA & MORTON 1984, ANKEI 1989, LUNDQVIST 1990, HILL et al. 1992, LUNDQVIST 1994, 1995, MAGNUSSEN et al. 1997) getroffenen Einteilung der Alsinoideae in stammesgeschichtlich ältere, mehrjährige bis ausdauernde Arten mit relativ großen, auffälligen, pollenreichen Blüten, die auf Insekten als Pollenüberträger angewiesen sind, um ihre Fortpflanzung zu sichern und in abgeleitete, kleinblütige, einjährige Arten mit vorwiegend autogamem Reproduktionssystem. Die großblütigen Arten, die blütenmorphologisch und reproduktionsbiologisch dem hier beschriebenen ersten Blütentyp entsprechen, kommen in relativ stabilen Ökosystemen vor, während es sich bei den kleinblütigen Arten des hier beschriebenen zweiten Blütentyps überwiegend um Vertreter der Ruderalvegetation handelt, die unter instabilen Umweltbedingungen anzutreffen sind. Diese Arten investieren tendenziell mehr Energie in den generativen Anteil ihrer oberirdischen Biomasse und können sich durch spontane Selbstbestäubung ausreichend und schnell reproduzieren. Die erfassten Daten und das Ergebnis der Clusteranalyse bestätigen, dass innerhalb der untersuchten Alsinoideae-Gattungen die kleinblütigen obligat autogamen Arten mehrfach unabhängig voneinander aus den großblütigen, fakultativ xenogamen bis fakultativ autogamen Arten entstanden sind, eine Vermutung die bereits von MÖSCHL (1938) anhand von morphologischen und ROHWEDER (1939) anhand von karyologischen Untersuchungen geäußert wurde. Dass diese Entwicklung aber noch längst nicht abgeschlossen ist zeigen Arten wie *Cerastium fontanum* und *Stellaria graminea*, die sich nicht eindeutig einem bestimmten Blütentyp zuordnen lassen, sondern eine Zwischenstellung zwischen den verschiedenen Blütentypen einnehmen. Auch die widersprüchlichen Angaben zum Reproduktionssystem einiger großblütiger Alsinoideae-Arten weisen darauf hin, dass flexible Reaktionen auf sich ändernde Umweltbedingungen möglich sind.

5.2 Lock- und Reizmittel

Als Reizmittel werden in der Blütenbiologie alle optischen, olfaktorischen und taktilen Signale bezeichnet, die dazu dienen potentielle Bestäuber auf eine Blüte aufmerksam zu machen und anzulocken (HEß 1990). Die Blütenfarbe und der Blütenduft spielen dabei für die Fernanlockung von Insekten die größte Rolle. Da die Tiere jedoch eine von uns Menschen stark abweichende Sinnesphysiologie aufweisen, ist es wichtig fundierte Grundkenntnisse

über die Sinnesphysiologie und die Wahrnehmungspsychologie von Bestäubern zu haben, um die Signale, die Blüten aussenden, richtig interpretieren zu können.

Das Besucherspektrum fast aller im Rahmen der vorliegenden Untersuchung bearbeiteten Alsinoideae-Arten setzte sich hauptsächlich aus Vertretern der Ordnungen Hymenoptera und Diptera zusammen. Diese besitzen im Vergleich zum Menschen ein in kurzwelligere Lichtbereiche verschobenes Farbwahrnehmungsspektrum, das die Tiere dazu befähigt ultraviolettes Licht als Farbeindruck wahrzunehmen (KEVAN et al. 1996). Die Blüten der hier untersuchten Alsinoideae-Arten wiesen für den Menschen den Farbeindruck „Reinweiß“ oder „helles Grünweiß“ auf. Dabei konnte kein wesentlicher Unterschied zwischen Arten des ersten und des zweiten Blütentyps festgestellt werden. Auf die Blütenbesucher wirken solche weißen Blüten jedoch in den seltensten Fällen wirklich weiß. Meist besitzen sie ein mehr- oder weniger stark ausgeprägtes UV-Muster, welches die Blüten für die Insekten zumindest stellenweise farbig erscheinen läßt (KEVAN et al. 1996). Die Untersuchungen zur UV-Reflexion in der vorliegenden Arbeit aber auch die Untersuchungen von BURR & BARTHLOTT (1993) zeigen, dass dies auch für viele mitteleuropäischen Alsinoideae-Arten der Fall ist, insbesondere für die fakultativ xenogamen bis fakultativ autogamen Arten des ersten Blütentyps. Während die Blütenblätter eine mehr oder weniger stark ausgebildete UV-Reflexion aufweisen, die durch luftgefüllte Strukturen in der Epidermis zustande kommen (KUGLER 1963, MAYER eigene Beobachtungen), ist das Blütenzentrum meist stark UV-absorbierend. Damit entsteht in den Außenbereichen der Blüten vermutlich ein auch für Insekten weißer Farbeindruck der dadurch zustande kommt, dass die Blütenblätter in den Außenbereichen alle Wellenlängen des für die Bestäuber wahrnehmbaren Lichtspektrums (also auch UV-Licht) gleichmäßig reflektieren. Das stark UV-absorbierende Blütenzentrum liefert für die Menschen einen gelben Farbeindruck der durch die Färbung der Antheren zustande kommt. Auch für Insekten bildet das UV-absorbierende Blütenzentrum einen gut wahrnehmbaren Farbkontrast zu den weißen, UV-reflektierenden äußeren Blütenbereichen (LUNAU 1996). Im Gegensatz dazu war bei den obligat autogamen Vertreter des zweiten Blütentyps nicht immer ein deutliches UV-Muster zu sehen.

Innerhalb der Ordnung Hymenoptera ist das Farbwahrnehmungsvermögen vor allem für die Honigbiene hervorragend untersucht (MENZEL 1990, VOROBYEV & BRANDT 1997). Da die Sinnesphysiologie der Farbwahrnehmung für alle Hymenoptera ähnlich ist (CHITTKA et al. 1992) kann aber angenommen werden, dass der für die Honigbiene beschriebene Farbeindruck der untersuchten Blüten auch auf andere Blütenbesucher aus dieser Ordnung übertragen werden kann. KEVAN et al. (1996) postulierten, dass ein „bienenweißer“

Farbeindruck, wie er durch die UV-reflektierenden, weißen, äußeren Blütenblattbereiche der untersuchten Alsinoideae-Arten zustande kommt, für Hymenopteren vor einem ebenfalls reflektierenden Hintergrund nur sehr schwer wahrnehmbar ist, da diese im Gegensatz zu Menschen nicht zwischen Helligkeitsunterschieden differenzieren können. In einer neueren experimentellen Studie wiesen HEMPEL DE IBARRA et al. (2000) dagegen nach, dass Bienen ein weißes, UV-reflektierendes Ziel vor einem grünen Hintergrund, dessen UV-Reflexion in etwa der von Laubwerk entspricht, sehr wohl gut erkennen und diese Kombination auch erlernen können, auch wenn aus den Untersuchungen nicht geschlossen werden kann, dass diese Farbkombination für Bienen besonders attraktiv ist. Insgesamt herrscht in Bezug auf die Wahrnehmbarkeit von „bienenweißen“ Blüten vor grünem Hintergrund aber noch erhebliche Uneinigkeit unter den Experten (siehe z. B. VOROBYEV et al. 1999, CHITTKA 1999, 1999). Sicher ist aber, dass der jeweilige Untergrund auf dem die Pflanzen wachsen für die Wahrnehmbarkeit und damit für die evolutive Entwicklung der Blütensignale eine Rolle zu spielen scheint (GUMBERT 2000). Selbst im Falle einer eher ungünstigen Farbkombination kann eine regelmäßige Symmetrie der Blüten und ein unregelmäßiger Blütenumriss, wie er bei vielen Alsinoideae-Arten zu finden ist, den Hymenopteren die Wahrnehmbarkeit der Blüten jedoch ganz erheblich erleichtern (KEVAN & BAKER 1983, KEVAN et al. 1996). Gleiches gilt auch für das stark UV-absorbierende, für Menschen gelb gefärbtes Blütenzentrum der großblütigen Alsinoideae, da diese Farbkombination einen Schlüsselreiz für viele pollensammelnde und pollenfressende Insekten darstellt (JONES & BUCHMANN 1974, LUNAU 1996).

Im Gegensatz zu den Hymenopteren ist über die Farbwahrnehmung von Dipteren (mit Ausnahme der Schwebfliegen) relativ wenig bekannt. Es wird aber angenommen, dass Fliegen (z. B. die Stubenfliege) ein Farbwahrnehmungssystem besitzen, das völlig anders organisiert ist als das von Bienen (MENZEL 1990). Mit Dipterenblumen und deren Wirkung auf Fliegen hat sich KUGLER (1938, 1950, 1952, 1955, 1956) recht ausführlich beschäftigt. Er konnte nachweisen, dass die Blütenfarbe für untrainierte, im Labor gezüchtete Fliegen zunächst einmal keine große Rolle für den Blütenbesuch spielt. In Kombination mit einem für Fliegen attraktiven Geruch wurden jedoch gelbe Blütenattrappen am häufigsten angeflogen. In Kombination mit Aas- oder Kotgeruch gewannen braune oder purpurbraune Modelle an Reizwert. Neben Dipteren aus den Familien Tachinidae und Calliphoridae (KUGLER 1956), zeigen auch verschiedene Vertreter der Syrphidae (KUGLER 1950, LUNAU & WACHT 1997, SUTHERLAND et al. 1999) eine spontane Bevorzugung gelber und orangefarbener Modelle. Auch weiße Blüten werden häufig angeflogen (KUGLER 1955, 1956). Neuere Untersuchungen

zum Farbsehen von *Hylemya antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) zeigten, dass diese Tiere weiße Farbe mit einer maximalen Reflexion im längerwelligen Bereich (400-800 nm) gegenüber allen anderen Farben bevorzugen. Hohe Strahlung im kurzwelligen Bereich (320-400 nm) üben aber eher eine hemmende Wirkung auf die Tiere aus (ISHIKAWA et al. 1985). Für Schwebfliegen konnte LUNAU (1996) nachweisen, dass UV-Reflexion eine wichtige Rolle beim Blütenbesuch spielt, da UV-Reflexion den Rüsselausrollreflex der Fliegen hemmt. Daraus folgt, dass eine Reflexion im Gelb-Grün Bereich mit kombinierter UV-Absorption wie sie auch im Zentrum aller untersuchten Alsinoideae-Blüten zu finden ist auf diese Tiere besonders attraktiv wirkt und den Rüsselausrollreflex optimiert. Die Tatsache, dass das Blütenzentrum eine besonders wichtige Rolle für blütenbesuchende Dipteren darstellt, bestätigen auch die Untersuchungen von GOLDING et al. (1999), die belegen dass eine positive Reaktion von Schwebfliegen der Art *Episyrphus balteatus* weder mit der Kronblattzahl noch mit der Kronblattfläche, sondern mit der Antherenzahl positiv korreliert ist. DINKEL & LUNAU (2001) konnten nachweisen, dass die Schwebfliege *Eristalis tenax* ein gelbes Blütenzentrum auf weißen Blütenattrappen in 91% der Fälle findet. Blüten mit unregelmäßigem Blütenumriss, wie viele Alsinoideae-Arten sie aufweisen, werden von Fliegen gegenüber Blüten mit gleichmäßigem Umriß eindeutig bevorzugt (KUGLER 1956, JOHNSON & DAFNI 1998). Von besonderer Attraktivität für Fliegen sind glänzende Objekte auf der Blütenoberfläche die Flüssigkeitstropfen simulieren sollen (KUGLER 1952). Die Kombination von weißen Kronblättern mit einem gelben Blütenzentrum, wie sie bei allen Alsinoideen anzutreffen ist, scheint also auch auf Fliegen eine sehr hohe Anziehungskraft auszuüben, die durch den aufgrund der tiefen Kronblattspalten sehr unregelmäßigen Blütenumriss und die stark reflektierenden Kelchblattinnenseiten, die zwischen den Kronblattbasen hindurchschimmern und so den Eindruck von Flüssigkeitstropfen auf dem Blütengrund erwecken, noch erheblich verstärkt wird. Die UV-Reflexion der äußeren Kronblattbereiche hemmt den Rüsselausrollreflex, wohingegen dieser durch das UV-absorbierende, gelbe Blütenzentrum gefördert wird.

Insgesamt läßt sich sagen, dass eine Farbkombination mit UV-absorbierendem Blütenzentrum und UV-reflektierenden äußeren Blütenorgane wie sie bei einem Großteil der Alsinoideae gefunden werden können wahrscheinlich das ursprüngliche Grundmuster darstellt, mit dem die Angiospermen ihre Blüten den bestäubenden Insekten optisch signalisieren (LEINS 2000). Dies paßt zu der Tatsache, dass es sich bei den an den Alsinoideae hauptsächlich beobachteten Fliegen und kurzrüssligen Bienen um stammesgeschichtlich relativ alte Blütenbesucher handelt (PROCTOR et al. 1996) und bestätigt die ursprünglichere

Stellung der Alsinoideae gegenüber den abgeleiteteren Caryophylloideae innerhalb der Familie der Caryophyllaceae.

Neben der Blütenfarbe dient der Blütenduft als wichtiges Fernanlockungsmittel für blütenbesuchende Insekten und kann diese in einzelnen Fällen sogar bei weitem an Bedeutung übertreffen (DOBSON 1994). Aber auch vorwiegend optisch orientierte Insekten nutzen den Blütenduft um sich auf kurze Distanzen zu orientieren und sich für die Landung auf einer bestimmten Blüte zu entscheiden (FRISCH 1923, KUGLER 1932, BOLWIG 1954, DOBSON 1994, DOBSON et al. 1999). Blütendüfte bestehen zumeist aus einer Mischung von Isoprenoiden, Fettsäurederivaten, benzonoiden Verbindungen und Stickstoffverbindungen. Jede Substanzklasse wird wiederum durch verschiedene Komponenten mit unterschiedlichen funktionellen Gruppen (Hydrocarbone, Aledehyde, Ketone, Alkohole, Säuren und Ester) repräsentiert. Meist wird der Duft einer Pflanzenart durch einige wenige Substanzen dominiert, jedoch kann die Zahl und die Zusammensetzung der Komponenten sowohl innerhalb einer Art als auch zwischen verschiedenen Arten sehr stark variieren (KNUDSEN et al. 1993, DOBSON 1994, AZUMA et al. 2001). Informationen über die Blütenduftinhaltsstoffe der Caryophyllaceae gehen auf die Arbeiten von KNUDSEN & TOLLSTEN (1993), ERHARDT & JÄGGI (1995), JÜRGENS (1997) und JÜRGENS et al. (2002a) zurück. Allerdings beziehen sich alle diese Angaben nur auf Vertreter der Unterfamilie der Caryophylloideae. Über Duftbestandteile der Alsinoideae ist bisher nur eine Arbeit von LAZARI et al. (2000) bekannt. Diese beschäftigt sich jedoch nicht speziell mit dem Blütenduft der untersuchten Art, sondern mit den Duftkomponenten aller oberirdischen Pflanzenteile, die mittels Dampfdestillation aus diesen isoliert wurden. Eine vergleichende Analyse des Blütenduftes mehrerer Alsinoideae-Arten mittels Headspace-Technik und anschließender Gaschromatographie und Massenspektrometrie wurde in der vorliegenden Arbeit zum ersten Mal durchgeführt.

Die in die Untersuchung mit einbezogenen Alsinoideae-Arten waren nach menschlichem Ermessen duftlos. Die Analysen ergaben jedoch 103 verschiedene Substanzen im Blütenduft der untersuchten Arten. Von diesen wurden 62 eindeutig identifiziert bzw. lagen in mindestens einer Probe in einem relativen Anteil von über 5% an der Gesamtmenge aller in dieser Probe gefundenen Verbindungen vor. Bei den identifizierten Substanzen handelte es sich größtenteils um unspezifische Verbindungen wie verschiedene Alkane, Alkohole, Benzaldehyd oder die Monoterpene α-Pinen und Limonen die in den Blütendüften der unterschiedlichsten Arten nachgewiesen werden können (KNUDSEN et al. 1993). Diese generalistischen Komponenten können als Basissignal für das Vorhandensein von Blüten gedeutet werden (KNUDSEN 1993). Quantitative Unterschiede in der Menge der vorhandenen

Komponenten könnten laut der Autorin für die Blütenbesucher ausreichen, um zwischen den verschiedenen Taxa zu unterscheiden. Jedoch reichten die in der vorliegenden Arbeit analysierten Duftproben sowohl in ihrer Quantität als auch in ihrer Qualität nicht aus, um statistisch signifikante Unterschiede zwischen der Duftzusammensetzung einzelner Arten zu erhalten. Auch konnte die Duftabnahme an den untersuchten Alsinoideae-Arten aufgrund der geringen Größe der Pflanzenindividuen nicht immer an Einzelblüten erfolgen. Häufig wurden mehrere Triebe als Ganzes von einer geruchsfreien Plastiktüte umhüllt und das Duftröhrchen vor mehreren Einzelblüten in Stellung gebracht. Es kann also durchaus sein, dass einzelne Komponenten im Duftbouquet der untersuchten Arten nicht direkt von den Blüten stammen, sondern von den Blättern und anderen grünen Pflanzenteilen abgegeben wurden. Tatsächlich sind einige der gefundenen Substanzen wie z. B. die C_6-Komponenten 5-Hexen-2-on und 4-Hexen-1-ol, sowie α-Pinen und Caryophyllen auch als Bestandteil des „grünen“ Pflanzenduftes bekannt und wurden im Duftbouquet von Blättern nachgewiesen (KNUDSEN et al. 1993, AZUMA et al. 1999). Die Dominanz der generalistischen Komponenten, die in stark variierender Anzahl und Menge vorkamen, bestätigt jedoch, dass es sich bei den Alsinoideae um Pflanzen mit einem sehr unspezialisierten Bestäubungssyndrom handelt (KNUDSEN 1993). Die große Anzahl von Fettsäurederivaten ist typisch für tagblütige Vertreter mit leichtem, für Menschen angenehmen Geruch. Insgesamt war der Blütenduft bei allen untersuchten Arten nur sehr schwach ausgeprägt was in der Tatsache zum Ausdruck kommt, dass nur in einem Drittel der analysierten Proben überhaupt Substanzpeaks nachgewiesen werden konnten, die zum Teil nur sehr schwach und undeutlich ausgeprägt waren. Der Blütenduft scheint also innerhalb der Alsinoideae für die Fernanlockung der Insekten keine große Rolle zu spielen. Es kann aber vermutet werden, dass er als olfaktorisches Signal für die Nahorientierung der blütenbesuchenden Hymenopteren und Dipteren durchaus von Bedeutung ist.

Pollenkörner weisen eine eigene Duftzusammensetzung auf, die sich in der Zusammensetzung der Komponenten vom Duftbouquet der ganzen Blüten unterscheidet (BERGSTRÖM et al. 1995, DOBSON et al. 1996). Da in der vorliegende Arbeit bei der Duftabnahme im Feld aus methodischen Gründen nicht auf eine Trennung zwischen Blüten und Pollenkörnern geachtet werden konnte, ist zu vermuten, dass das analysierte Duftbouquet der zwittrigen Alsinoideae-Arten aus einer Mischung von Blütenduft und Pollenduft zusammengesetzt ist. KIRK (1985a), DOBSON (1987) und DOBSON et al. (1996) konnten nachweisen, dass Pollenduft von pollenfressenden und pollensammelnden Insekten dazu verwendet wird zwischen Pflanzenarten zu unterscheiden und die Qualität der Belohnung in den jeweiligen Blüten zu beurteilen. Interessant ist in diesem Zusammenhang das

Vorkommen von Anisaldehyd, einem aromatischen Aldehyd, das auf pollenfressende Thysanopteren und hier besonders auf die Art *Thrips tabaci*, die auch regelmäßig in den untersuchten Alsinoideae-Blüten zu finden war, eine besonders starke Anziehungskraft ausübt (KIRK 1985, MURAI 2000). Neben den von Insekten als attraktiv empfundenen Duftkomponenten enthält Pollenduft jedoch auch Substanzen wie z. B. aliphatische Ketone, die nachweislich eine abschreckende Wirkung auf Insekten ausüben und wohl dazu dienen, nicht bestäubende, pollenfressende Insekten und pathogene Organismen abzuschrecken (DOBSON & BERGSTRÖM 2000). Eine diesbezüglich interessante Substanz im Blütenduft der Alsinoideae ist 5-methyl-3-Heptanon, das in einer Probe von *Stellaria holostea* in recht beachtlichen Mengen nachgewiesen werden konnte. Methylierte Heptanone sind häufig Bestandteil von Alarmpheromonen in verschiedenen Ameisenarten und es wird vermutet, dass sie von Blüten produziert werden, um Ameisen abzuschrecken (HULL & BEATTIE 1988). Gerade im Botanischen Garten, dem Standort an dem die entsprechende Duftprobe entnommen wurde, konnten besonders viele Ameisen in Blüten von *S. holostea* beobachtet werden. Es wäre also durchaus denkbar, dass die Pflanzen an diesem Standort eine Substanz zur Abschreckung der Ameisen produzieren.

Während Reizmittel zur Fernanlockung der Blütenbesucher dienen, werden Substanzen, die den Bestäubern als „Belohnung“ für ihren Blütenbesuch geboten werden, als Lockmittel bezeichnet. Dies umfaßt sowohl Nahrung in Form von Pollen, Nektar oder Pflanzengewebe als auch die Bereitstellung von Nistmaterial, eines Schlafplatzes oder eines attraktiven Treffpunktes zum Finden eines geeigneten Kopulationspartners. Das stammesgeschichtlich älteste Lockmittel für Blütenbesucher ist Pollen (PROCTOR et al. 1996). Er dient seit jeher als reichhaltiges Nahrungsmittel für Insekten. Die ersten Blütenbesucher waren dementsprechend pollenfressende Insekten, die auf der Nahrungssuche von einer Blüte zur nächsten flogen, sich dabei mit Pollen einstäubten und so als Überträger der männlichen Geschlechtsprodukte fungierten. Um die energieaufwendige Produktion von Pollenkörnern als Lockmittel zu reduzieren, gingen die Pflanzen im Laufe der Zeit dazu über, den Pollen vor den Blütenbesuchern zu verstecken und den mit weniger Energieaufwand zu produzierenden Nektar als Belohnung für die Blütenbesucher anzubieten. Dies führte schließlich zu der Entwicklung spezialisierter Nektarblumen mit tiefem Kelch oder Sporn, die von langrüssligen Bienen und Faltern, aber auch von Vögeln und Fledermäusen auf der Nahrungssuche ausgebeutet werden und den Pollen dabei unbemerkt auf den Blütenbesuchern abladen. Die Blüten der Alsinoideae bieten ihren Besuchern sowohl Pollen als auch Nektar als Nahrungsquelle an. Dies äußert sich in der großen Bandbreite der Blütenbesucher, die von

pollenfressenden Thysanoptera und Coleoptera bis hin zu ausschließlich nektartrinkenden, langrüssligen Fliegen der Familie Empididae und Bombyliidae, langrüssligen Hymenopteren und Tagfaltern reicht.

Damit die Pollenkörner, die von den pollensammelnden und pollenfressenden Insekten aus den Blüten entnommen werden, am Körper der Tiere haften bleiben, sind sowohl bei den Blütenpflanzen als auch bei den Insekten Einrichtungen vorhanden, die eine erfolgreiche Übertragung der Pollenkörner einer Blüte auf die Narbe einer anderen Blüte ermöglichen. Auf Seite des Insektenpartners sind dafür vor allem die Behaarung, bei pollensammelnden Hymenopteren aber auch spezielle Pollensammeleinrichtungen verantwortlich. Auf der Pflanzenseite wird die Wahrscheinlichkeit der Pollenadhäsion am Insektenkörper durch den dickflüssigen, auf der Pollenoberfläche liegenden Pollenkitt, durch die Oberflächenstruktur der Pollenkörner selbst oder durch Viscinfäden erhöht (DAUMANN 1966, HESSE 1980a, b, 1982). Unter dem Rasterelektronenmikroskop konnte an frischen Pollenpräparaten der untersuchten Alsinoideae-Arten Pollenkitt auf der Pollenkornoberfläche nachgewiesen werden. Für fotographische Aufnahmen wurden jedoch Pollenkörner aus Blüten verwendet, die in Alkohol gelagert und anschließen getrocknet worden waren, so dass hier kein Pollenkitt mehr vorhanden und die Oberflächenstruktur der Pollenkörner gut zu sehen war. Wie auf Tafel 1 zu sehen ist, war die Oberfläche aller Pollenkorntypen der Alsinoideae deutlich bewarzt. Die Pollenkörner von *Stellaria holostea* wiesen sogar stachelähnliche Strukturen auf. Die Sturkturierung der Pollenkörner erleichtert die Haftung des Pollenkitts auf der Pollenkornoberfläche und verstärkt die Adhäsion der Pollenkörner am Insektenkörper (SCOTT & IRWIN 1983).

Der Nektar wird in drüsenförmigen Nektarien an der Basis der episepalen Staubblätter produziert. Die Stamina der Alsinoideae sind basal zu einem Ring verwachsen, der das Nektardrüsengewebe enthält. Dieses bildet einen geschlossenen Drüsenring an der Innenseite des Staminaltubus, dehnt sich aber zwischen den Staubblättern bis auf die Außenseite aus und bildet oft auffällige und charakteristische „schwalbennestartige“ Anhänge an der abaxialen Seite der Kelchstaubblätter (MATTFELD 1938, ZANDONELLA 1967, ROHWEDER 1970). Bereits den frühen Blütenbiologen waren diese Anhänge als Organe der Nektarabsonderung bekannt (MUELLER 1881, KNUTH 1898-1905). Diese nektarabsondernden Staubblattanhänge sind innerhalb der untersuchten Alsinoideae-Arten unterschiedlich ausgebildet. Die Palette reicht von flachen Einbuchtungen im Zentrum bei *Stellaria holostea, S. nemorum* und *S. graminea* bis hin zu tiefen, z. T. sogar röhrenförmig ausgebildeten Einbuchtungen bei *S. media* und Vertretern der Gattungen *Cerastium, Arenaria* und *Moehringia*. Die Form der abaxialen

Anhänge der Kelchstaubblätter wird von ZANDONELLA (1967) für die Arten *Cerastium tomentosum, C. arvense, C. glomeratum, C. brachypetalum, Stellaria holostea, S. nemorum, S. graminea* und *S. media*, und von ROHWEDER (1970) für die Arten *Moehringia trinervia* und *Myosoton aquaticum* bestätigt. Die Nektarproduktion erfolgt wie auch bei den Caryophylloideae durch starre Saftspalten, die vorzugsweise in den Vertiefungen der Nektardrüsen an der Außenseite der Kelchstaubblätter ausgebildet sind (ZANDONELLA 1967, ROHWEDER 1970). Dies gilt außer für die bei ZANDONELLA (1967) und ROHWEDER (1970) genannten Arten auch für die Arten *Cerastium fontanum, C. semidecandrum, Holosteum umbellatum, Stellaria alsine* und *Arenaria serpyllifolia*. Wo solche Vertiefungen nicht oder nur wenig entwickelt sind, wie etwa bei *Stellaria holostea, S. nemorum, S. graminea* und *Minuartia hybrida*, liegen die Saftspalten frei an der Oberfläche, allerdings auch zentral und nicht immer, wie von ZANDONELLA (1967) behauptet, an der Außenseite der episepalen Drüsenhöcker.

Während der Nektarabnahme im Freiland wurde beobachtet, dass in den meisten Blüten kaum Nektar vorhanden war. Nur ganz vereinzelt wurden Blüten angetroffen, die eine größere Nektarmenge enthielten. Eine „reichliche Honigabsonderung“ wie sie von KNUTH (1898-1905) beschrieben wurde, konnte selbst unter Abschirmungsbedingungen nur an *Myosoton aquaticum* beobachtet werden. Bei dieser Art sammelte sich der Nektar in Form von großen glänzenden Tropfen im schüsselförmigen Blütenboden an. Eine hohe Variabilität der Nektarproduktionsrate von Blüten im Freiland ist seit langem bekannt und wurde z. B. von FEINSINGER (1978) für kolibribesuchte Pflanzen in Costa Rica ausführlich beschrieben. Ein solches Nektarproduktionsmuster kann entweder genetisch festgelegt sein oder seine Ursache in natürlichen Gegebenheiten wie einem regen Absammeln durch ständigen Blütenbesuch haben, wobei einige Blüten von den Blütenbesuchern übersehen werden (CRUDEN et al. 1983). Auch Eintrocknungs- oder Verdunstungsprozesse wären denkbar. Beide Voraussetzungen träfen vor allem für trockene, warme Standorte wie den Botanischen Garten Ulm zu, an denen die Blüten regelmäßig von Ameisen besucht werden oder stark von Thysanopteren befallen sind. Allerdings war der Anteil an nektarhaltigen Blüten auch morgens, kurz nach der Blütenöffnung und tagsüber an schattigen, feuchten Standorten mit geringer Besucherfrequenz eher gering. Dies spricht für eine genetische Festlegung der Nektarproduktionsrate, die sich im Laufe der Evolution so herausgebildet hat, dass die Pflanzen mit einem möglichst geringen Energieaufwand eine ausreichende Anzahl von Bestäubern an die Blüten locken, um ihrer Reproduktion zu sichern. Die Bestäuber sind gezwungen viele verschiedene Blüten aufzusuchen um letztendlich an einer einzigen reichlich

Nahrung zu erhalten. Dazu paßt auch das vor allem an *Stellaria graminea* beobachtete Phänomen der glänzenden Kelchblattinnenseiten, die zwischen den Kronblättern hervorschimmern und in den schüsselförmigen Blüten den Eindruck von glänzenden Nektartropfen am Blütengrund erwecken. Da glänzende Objekte in den Blüten vor allem auf Fliegen sehr attraktiv wirken (KUGLER 1952), könnte es sich hierbei um eine Vortäuschung von Nektar handeln, wodurch die Insekten an die Blüten gelockt werden.

Eine Analyse der drei Nektarhauptzucker Glucose, Fructose und Saccharose mittels HPLC (High Performance Liquid Chromatography) ergab für alle Arten eine klare Hexosedominanz, wobei immer etwas mehr Fructose als Glucose in den Nektarproben enthalten war. Saccharose konnte nur in sehr geringen Mengen nachgewiesen werden und fehlte in zwei Arten ganz. Dieses Ergebnis paßt zu den Angaben von BAKER & BAKER (1983), die für Blüten, die von kurzrüssligen, unspezialisierten Bienen und Fliegen besucht werden, eine überwiegende Hexosedominanz angeben. Allerdings mahnen die Autoren selbst gerade für diese Blütengruppe zur Vorsicht. Kurzrüsslige Bienen würden wahrscheinlich auch sehr gut mit saccharosereichem Nektar zurecht kommen, erhalten diesen jedoch nicht, da sie meist mit Blüten der Brassicaceae und Asteraceae assoziiert sind, die eben vorwiegend hexosedominanten Nektar aufweisen. Innerhalb der Caryophyllaceae wurde bei Nektaruntersuchungen in der Unterfamilie der Caryophylloideae kein direkter Zusammenhang zwischen der Zuckerzusammensetzung und dem Bestäubungssyndrom gefunden (WITT 1994, 2003). Wahrscheinlicher ist daher eher ein indirekter Zusammenhang wie er von PLOWRIGHT (1987) postuliert wurde. Laut diesem Autor verdunstet der flüssigere, saccharosereiche Nektar leichter als der dickflüssigere hexosereiche Nektar und ist deshalb überwiegend in Blüten mit langer, enger Kelchröhre zu finden, in denen er tief verborgen und damit besser vor Verdunstung geschützt ist. Hexosereicher Nektar ist dagegen eher in offenen Blüten oder Blüten mit geringer Kelchröhrenlänge zu finden. Tatsächlich konnte ein solcher Zusammenhang der Zuckerzusammensetzung mit der Kelchblattlänge in der Untersuchung von WITT (2003) für Vertreter der Caryophylloideae bestätigt werden. Allerdings scheint dieser Zusammenhang je nach taxonomischer Gruppe unterschiedlich stark ausgeprägt zu sein.

5.3 Blütenbesucher und Bestäuber

Insgesamt konnten Blütenbesucher aus fast allen Ordnungen der Insekten an den untersuchten Alsinoideae-Blüten beobachtet werden. Am häufigsten traten Vertreter der Thysanoptera, Diptera und kurzrüsslige, unspezialisierte Vertreter aus der Ordnung Hymenoptera als Blütenbesucher auf. Aber auch Käfer wurden regelmäßig auf den Blüten beobachtet. Damit entsprach das Besucherspektrum auf hoher taxonomischer Ebene im wesentlichen den in der Literatur für Vertreter der Alsinoideae gemachten Angaben (SPRENGEL 1793, MÜLLER 1881, KNUTH 1898-1905, LOEW 1899, SCHULZ 1906b, FRITSCH 1906-1933, UGBOROGHO 1977, FRIEDRICH 1979, SOBEY 1981, LEVESQUE & BURGER 1982, CHINAPPA & MORTON 1984, CAMPBELL 1985, CAMPBELL & MOTTEN 1985, STRYKSTRA 1989, SCHÄFER 2002). Auf Familien-, Gattungs- oder sogar Artebene wurden in der vorliegenden Untersuchung jedoch ganz erhebliche Unterschiede zu den in der Literatur angegebenen Beobachtungen gefunden. Auch gab es zwischen den einzelnen Arten und innerhalb einer Art zwischen verschiedenen Standorten ganz wesentliche Unterschiede in der Zusammensetzung des Besucherspektrums.

Coleopteren stellten bei keiner der 16 untersuchten Arten die dominante Besuchergruppe, was bestätigt, dass Käfer, anders als in den Tropen, in kühl-temperierten Klimazonen keine größere Rolle bei Bestäubungsvorgängen spielen (PROCTOR et al. 1996). Dennoch waren Vertreter dieser Ordnung an fast allen Arten und Standorten in geringer Anzahl in den Blüten vertreten (s. auch SCHÄFER 2002). Am regelmäßigsten wurden Käfer aus der Gattung *Amara* (Carabidae), sowie Vertreter der Familien Cryptophagidae, Staphylinidae und Nitidulidae gefunden. Die Tiere aus der Gattung *Amara* wurden vor allem beim Fressen des befruchteten Gynoeceums größerblütiger Alsinoideae beobachtet. Sie scheinen für die Bestäubung keine Rolle zu spielen, sondern eher einen negativen Einfluss auf die befallenen Pflanzenpopulationen zu haben. Cryptophagidae wurden am Standort Silbertal am frühen Vormittag in größeren Mengen eng zusammengedrängt in Blüten von *S. nemorum* beobachtet, woraus geschlossen werden kann, dass die Käfer diese Blüten als Schlafplatz nutzten. Obwohl sie dabei sowohl mit den Antheren als auch mit den Narben in Kontakt kamen, scheint eine Rolle als Bestäuber aufgrund ihrer Biologie (die Tiere kommen laut HARDE & SEVERA (1981) hauptsächlich in verrottendem, organischen Material vor und ernähren sich von Pilzen) nicht sehr wahrscheinlich. Beim Pollenfressen und Nektartrinken wurden vor allem Vertreter aus der Familie Nitidulidae beobachtet. Die Tiere kamen dabei regelmäßig in Kontakt mit den Reproduktionsorganen und wiesen Pollenkörner auf der gesamten vorderen Körperhälfte auf. Es ist also durchaus vorstellbar, dass diese Käfer einen, wenn auch eher geringen Beitrag zur Selbst- und Fremdbestäubung einzelner Blüten leisten.

Hinweise darauf, dass zumindest *Meligethes aeneus*, ein häufig auf Blüten anzutreffender Vertreter der Familie Nitidulidae, eine gewissen Rolle bei der Bestäubung seiner Wirtspflanzen spielt, finden sich auch bei CROWSON (1988).

Thysanopteren oder Thripse sind sehr kleine, geflügelte Insekten mit spezialisierten, asymmetrischen, stechend-saugenden Mundwerkzeugen, die häufig als Pflanzenschädlinge auftreten (PROCTOR et al. 1996). Einige Arten werden jedoch auch regelmäßig in Blüten gefunden, wo sie den größten Teil ihres Lebens verbringen, aktiv auf- und zwischen den Reproduktionsorganen umherkrabbeln und sich dabei von Pollenkörnern und Nektar ernähren (KIRK 1984b, PROCTOR et al. 1996). In der vorliegenden Arbeit stellten Thysanopteren die individuenreichsten Blütenbesucher dar. Sie wurden vor allem am Standort BG Ulm Anzucht in den Blüten von *Cerastium fontanum*, *C. brachypetalum*, *C. glomeratum*, *Myosoton aquaticum* und *Stellaria media*, sowie am Standort BG Ulm Freiland in Blüten von *Stellaria graminea* in großer Menge gefunden. Ihr Vorkommen in den Blüten scheint also weniger von der speziellen Artzugehörigkeit oder Blütengröße der Wirtspflanze, als vielmehr von verschiedenen Klima- und Standortfaktoren abhängig zu sein. Die Rolle von Thysanopteren als Bestäuber wurde bisher in der bestäubungsbiologischen Literatur oft vernachlässigt. Dies mag an der geringen Größe der Insekten liegen, die deshalb in den Blüten gerne übersehen oder aber nicht als „passende“ Bestäuber erkannt werden. Auch wird die Bedeutung von Pollenkörner als Nahrungsgrundlage für Thysanopteren, sowie ihre Fähigkeit zwischen verschiedenen Blüten zu wechseln oft unterschätzt (KIRK 1997). Dass die Tiere jedoch aktiv von Blüte zu Blüte fliegen und dabei auch Pollenkörner zwischen ihren Körperhaaren tragen, und so für einigen Pflanzenarten wichtige Selbst- und Fremdbestäuber darstellen, konnte von verschiedenen Autoren für die unterschiedlichsten Pflanzenarten und Ökosysteme nachgewiesen werden (z. B. SHAW 1914, ANNAND 1926, HAGERUP 1950, 1954, HAGERUP & HAGERUP 1953, HASLERUD 1974, SYED 1979, ANANTHAKRISHNAN 1982, ANNADURAI & VELAYUDHAN 1986, VELAYUDHAN & ANNADURAI 1986, STRYKSTRA 1989, BAKER & CRUDEN 1991, HOWARD et al. 1995, KIRK 1997). KIRK (1988) und ENDRESS (1994) postulieren, dass Blüten, die bevorzugt von Thysanopteren besucht werden mittelgroß und gelb oder weiß gefärbt sind, süß duften und kleine oder mittelgroße Pollenkörner besitzen. Nektar kann laut diesen Autoren vorhanden sein oder auch nicht und die Blüten haben häufig eine kompakte Struktur, die den Tieren einen gewissen Schutz gewährleistet. Dieses „Syndrom“ ist jedoch nicht klar abgegrenzt und überlappt mit mehreren anderen Bestäubungssyndromen, z. B. dem für Käfer- oder Bienenbestäubung (KIRK 1997). Auch trifft diese Beschreibung auf viele Pflanzenarten zu, denen ein sogenanntes „generalistisches“ Bestäubungssyndrom

zugesprochen wird. Die Alsinoideae passen in vieler Hinsicht recht gut in diese Beschreibung hinein. Durch ihre Kombination von weißer und gelber Farbe mit geringem UV-Anteil wie sie im Zentrum größerer Alsinoideae-Blüten und an kleineren Blüten zum Teil in Gänze angetroffen wird, wirken die Blüten besonders attraktiv für Thysanopteren (KIRK 1984a). Auch konnte Anisaldehyd, eine Substanz die gerade auf die in den Alsinoideae-Blüten gefundene Thysanopterenart *Thrips tabaci* besonders attraktiv wirkt (KIRK 1985a, MURAI 2000), im Blütenduft von mindestens einer Alsinoideae-Art eindeutig nachgewiesen werden. Die in den Alsinoideae-Blüten beobachteten Thysanopteren waren zum Teil am ganzen Körper dick mit Pollenkörnern eingestäubt und kamen regelmäßig mit den Reproduktionsorganen der Blüten in Berührung. Es ist also anzunehmen, dass die Tiere zumindestens die spontane Selbstbestäubungsrate innerhalb der Blüten erhöhen und für den signifikant höheren Samenansatz von *Cerastium fontanum, C. brachypetalum, C. glomeratum, Myosoton aquaticum, Stellaria graminea* und *Stellaria media* im Freiland mit verantwortlich sind. Mit Sicherheit gilt dies für die obligat autogamen Arten *C. brachypetalum* und *C. glomeratum* bei denen Thysanopteren 94% bzw. 90% aller beobachteten Blütenbesucher ausmachten. Aber auch ein aktiver Beitrag der Tiere zur Geitono- bzw. Xenogamie ist durchaus vorstellbar und konnte von STRYKSTRA (1989) für *Stellaria media* auch bereits nachgewiesen werden.

Dipteren stellen nach den Hymenopteren die zweitgrößte Ordnung blütenbesuchender und bestäubender Insekten weltweit dar (LARSON et al. 2001) und sind in der Lage mit ihren zum Teil sehr spezialisierten Mundwerkzeugen Nektar aufzunehmen und Pollen zu fressen (PROCTOR et al. 1996). Fliegen, die sich in Bezug auf die von ihnen besuchten Blüten häufig als Generalisten erweisen, können so einen wichtigen Beitrag zur Reproduktionsbiologie der entsprechenden Pflanzenarten liefern und Bienen in der Effektivität der Pollenübertragung sogar übertreffen (KEARNS 2001). Die Vorherrschaft von Fliegen in arktischen und alpinen Ökosystemen macht sie für Pflanzen, die in diesen Ökosystemen wachsen, besonders bedeutsam (MÜLLER 1881, ELBERLING & OLESEN 1999). An den Blüten der hier untersuchten Alsinoideae-Arten wurden insgesamt Vertreter aus 20 Dipterenfamilien beobachtet. Die am häufigsten und am konstantesten anzutreffenden Blütenbesucher waren dabei Tanzfliegen aus der Familie Empididae. Diese räuberischen Insekten besitzen lange, schmale, stechende Mundwerkzeuge, die sich hervorragend dazu eignen Nektar aus kleinen Blüten, mit enger Kronröhre auszubeuten (PROCTOR et al. 1996). Aber auch flache oder schüsselförmige Blüten mit offen präsentiertem Nektar werden gerne angeflogen. Empididae stellten nach den Thysanopteren die zweitgrößte Gruppe der im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen

beobachteten Blütenbesucher dar. Welche Rolle Tanzfliegen bei der Bestäubung von Pflanzen spielen ist aber noch nicht eindeutig geklärt. In der Literatur finden sich Hinweise darauf, dass die Tiere durchaus als effektive Bestäuber einzelner Arten in Frage kommen (DOWNES 1970, KEVAN 1972, 1973, PATT et al. 1989, PHILIPP et al. 1990, PROCTOR et al. 1996) und die Beobachtungen der vorliegenden Arbeit bestätigen, dass dies auch für einen Großteil der untersuchten Alsinoideae-Arten der Fall ist. Empididae wurden an fast allen Arten und Standorten beim Nektartrinken an den Blüten beobachtet. Dabei tauchten sie mit ihrer gesamten vorderen Körperhälfte in die Blüten ein und kamen so regelmäßig mit den Reproduktionsorganen in Kontakt. Beim Abflug waren Rüssel, Kopf und Prothorax dicht mit Pollenkörnern belegt. Da die Fliegen sehr aktiv waren und häufig zwischen den Blüten hin und her wechselten, kann angenommen werden dass sie sehr effektive Bestäuber für viele Alsinoideae-Arten darstellen. Lediglich an Blüten der Arten *Cerastium brachypetalum, C. semidecandrum* und *Holosteum umbellatum* konnten nie Empididae beobachtet werden. Als Ursache hierfür wird für die letztgenannten Arten die sehr frühe Blütezeit (März bis April) vermutet, während die Blüten von *C. brachypetalum*, einer Art die gleichzeitig mit verschiedenen anderen Arten in der Anzucht des Botanischen Gartens blühte, vermutlich zu wenig auffällig waren um in der konkurrenzstarken Umgebung die Aufmerksamkeit der Fliegen zu erwecken. Neben den Empididae gelten Syrphidae und Muscidae als die bedeutendsten Blütenbesucher innerhalb der Ordnung Diptera (PROCTOR et al. 1996, LARSON et al. 2001). Dies konnte durch die Beobachtungen im Rahmen der vorliegenden Arbeit bestätigt werden. Nach den Empididae stellten Vertreter der Muscidae die zweithäufigste Dipterengruppe an Blüten der Alsinoideae. Sie kamen vor allem an den alpinen Standorten Silbertal und Obergurgl vor, was die Aussage von ELBERLING & OLESEN (1999) und LARSON et al. (2001) bestätigt, die darauf hinweisen, dass diese Fliegenfamilie vor allem in alpinen und arktischen Regionen eine wichtige Besuchergruppe darstellt. Die Tiere wurden dabei beobachtet wie sie, um an den Nektar zu gelangen, tief in das Zentrum frisch geöffneter Blüten von *Cerastium arvense* und *Stellaria nemorum* hinein tauchten und dabei auf der gesamten vorderen Körperhälfte mit Pollen eingestäubt wurden, den sie im Verlauf der weiteren Nahrungssuche auf Narben benachbarter Blüten abstreiften. Eine effektive Bestäubung von Hochgebirgspflanzen durch Vertreter der Muscidae wurde unter anderem von PHILIPP et al. (1990) und ERHARDT (1993) nachgewiesen. Syrphidae wurden in weit geringerer Zahl als Empididae und Muscidae an fast allen Arten und Standorten beobachtet. Sie besuchten regelmäßig Blüten um Nektar zu trinken und Pollen zu fressen, dessen Nährstoffe sie für die Entwicklung ihrer Fortpflanzungsorgane benötigen (PROCTOR et al.

1996, LARSON et al. 2001). Wie viele anderen Diptera, Coleoptera und Hymenoptera sind Schwebfliegen extrem polyphag und besuchen ein weites Spektrum mitteleuropäischer Pflanzen aus den Familien der Ranunculaceae, Rosaceae, Apiaceae und Asteraceae, deren flache, offenen Blüten oder Infloreszenzen ein reiches Angebot an Nektar und Pollen besitzen und auch von kurzrüssligen Arten gut ausgebeutet werden können (BRANQUART & HEMPTINNE 2000). Eine besonders breite Nischenausnutzung zeigen dabei die Arten *Episyrphus balteatus, Melanostoma scalare, Meliscaeva cinctellata, Platycheirus albimanus, P. peltatus, Scaeva pyastri* und *Sphaerophoria scripta*, also Vertreter die in der vorliegenden Untersuchung auch regelmäßig auf Alsinoideae-Blüten beobachtet wurden. Dass Syrphidae als effektive Bestäuber tätig sein können wurde in vielen Untersuchungen nachgewiesen (SCHMID 1970, KEVAN 1972, 1973, LEVESQUE & BURGER 1982, KEVAN et al. 1993, WARNCKE et al. 1993). Auch für die offenen, leicht zugänglichen Blüten der Alsinoideae ist eine Pollenübertragung durch blütenbesuchende Syrphidae wahrscheinlich, da diese beim Blütenbesuch regelmäßig sowohl mit den männlichen als auch mit den weiblichen Blütenorganen in Kontakt kamen. Chloropidae (Halmfliegen) waren die vierthäufigsten Blütenbesucher innerhalb der Dipteren. Dieser Effekt beruhte aber vor allem auf den Beobachtungen an Blüten von *Cerastium arvense* am Standort Göttingen, wo diese Tiere in großer Zahl zu finden waren. An allen anderen Standorten wurden Halmfliegen nur sehr sporadisch in Alsinoideae-Blüten beobachtet. Chloropidae zählen zu der mehr als 50 Familien umfassenden Gruppe der Acalyptratae, kleinen, unscheinbaren, schwer zu bestimmenden Fliegen, die in der Literatur selten als Blütenbesucher aufgeführt sind. Aufgrund ihrer geringen Größe ist aber anzunehmen, dass die Tiere häufig übersehen wurden und eine größere Rolle als Blütenbesucher und Bestäuber spielen als bisher angenommen wurde (LARSON et al. 2001). Hinweise auf Chloropidae als mögliche Bestäuber von Araceae und Orchidaceae finden sich bei NILSSON (1979) und PATT et al. (1995). UGBOROGHO (1977) beschreibt die Bestäubungsbiologie von *C. arvense* schon aufgrund ihrer Blütenstruktur als eindeutig generalistisch (s. auch SHAW & TAYLOR 1986). Selbst kleine Besucher können laut diesem Autor eine Bestäubung dieser Art bewirken Es ist also anzunehmen, dass die kleinen Halmfliegen am Standort Göttingen einen, wenn auch aufgrund ihrer geringen Körpergröße nur geringen, Beitrag zur Fremdbestäubung von *Cerastium arvense* leisteten. Die am höchsten spezialisierten Blütenbesucher innerhalb der Dipteren, die Bombyliidae, konnten nur sehr sporadisch an Alsinoideae-Blüten beobachtet werden. Sie flogen auf die Blüten zu und beprobten sie kurz, wobei der Besuch sich aber meist auf wenige Millisekunden beschränkte, bevor sich die Tiere anderen Nahrungsquellen zuwandten. Dies entspricht den von KNOLL

(1921) erstmals durchgeführten und von KASTINGER & WEBER (2001) bestätigten Versuchsansätzen, die belegen, dass für die Fernanlockung der Tiere optische Signale eine Rolle spielen, während die Nahorientierung anhand von olfaktorischen Signalen erfolgt. Da eine weiße Blütenfarbe neben Blau und Violett für die Tiere durchaus attraktiv ist (KASTINGER & WEBER 2001), werden die weißen Alsinoideae-Blüten direkt angeflogen. Jedoch scheint das olfaktorische Signal das die Blüten aussenden und die Menge des produzierten Nektars nicht auszureichen, um die Tiere über längere Zeit an den Blüten zu halten. Eine Ausnahme bildete *Stellaria holostea*, die in der Anzucht des Botanischen Gartens Ulm recht häufig von *Bombylius major* angeflogen wurde. Da die Tiere hier innerhalb der Population von Blüte zu Blüte flogen, ist anzunehmen dass sie dabei auch zur Pollenübertragung zwischen den Blüten beitrugen.

Blütenbesucher aus der Ordnung Hymenoptera waren vor allem durch kurzrüsslige Bienen (Fam. Apidae) und durch Ameisen (Fam. Formicidae) vertreten. Bei den Bienen handelte es sich um solitäre Vertreter aus den Unterfamilien Andreninae (*Andrena* spp.) und Halictinae (*Halictus* spp., *Lasioglossum* spp., *Sphecodes* spp.), die an den Standorten Laushalde und Botanischer Garten Anzucht besonders häufig beim Pollensammeln und Nektartrinken an Alsinoideae-Blüten beobachtet werden konnten. Da die Tiere eine relativ hohe Blütenkonstanz aufweisen (PROCTOR et al. 1996) und beim Sammeln regelmäßig mit den Reproduktionsorganen in Kontakt kamen, ist zu vermuten dass sie an den genannten Standorten erheblich zur Selbst- und Fremdbestäubung der Arten beitragen. Im Besonderen gilt dies für die sehr früh im Jahr blühende Art *Holosteum umbellatum*, an der Halictinae die einzigen Blütenbesucher waren, die in nennenswerter Anzahl beobachtet werden konnten. Viel häufiger als Bienen wurden Ameisen an den Blüten der untersuchten Alsinoideae-Arten gefunden. Sie stellten nach den Thysanopteren und den Empididae die dritthäufigste Besuchergruppe. Das Vorkommen dieser Tiere beschränkte sich jedoch vor allem auf die Standorte Botanischer Garten Anzucht und Laushalde. An allen anderen Standorten wurden vergleichsweise wenig Ameisen an den Blüten beobachtet. Obwohl Ameisen regelmäßig Blüten besuchen, werden sie traditionellerweise als schlechte oder uneffektive Bestäuber und häufig als bloße Nektarräuber angesehen. Dies führte dazu, dass Bestäubungsvorgänge durch Ameisen in der Literatur deutlich unterrepresentiert sind (BEATTIE et al. 1984). Ein Hauptargument gegen eine effektive Ameisenbestäubung sind die Metapleuraldrüsen. Diese produzieren antibiotikaähnliche Substanzen, mit denen sich die Tiere einreiben, um sich selbst und ihre Larven vor fungizieden und bakteriellen Infekten zu schützen (MASCHWITZ et al. 1970, MASCHWITZ 1974) und die sich negativ auf die Vitalität von Pollenkörnern auswirken,

wenn diese in Kontakt mit dem Ameisenkörper kommen (BEATTIE et al. 1984, 1985, HULL & BEATTIE 1988, PEAKALL 1989, PEAKALL & BEATTIE 1989, PEAKALL et al. 1990, 1991, GOMEZ & ZAMORA 1992). Weiterhin werden die geringe Größe der Tiere sowie ihre glatte Körperoberfläche, an der Pollenkörner nur schlecht haften bleiben und durch Putzbewegungen leicht entfernt werden können, genannt (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Es wird auch argumentiert, dass der Aktionsradius der Ameisen, weil sie nicht fliegen sondern laufen, für eine effektive Fremdbestäubung zu gering sei (VAN DER PIJL 1955, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Trotz der Fülle von Argumenten, die gegen Ameisen als Bestäuber von Blütenpflanzen sprechen, berichtete HICKMANN (1974) zum ersten Mal über die effektive Bestäubung einer Pflanze (*Polygonum cascadense*) durch Arbeiterinnen der Ameisenart *Formica argentea*. HICKMAN (1974) konnte aus seinem *Polygonum-Formica*-System zehn allgemeingültige Voraussetzungen für ein Syndrom der Ameisenbestäubung ableiten, die er für vier weitere Pflanzen-Ameisen-Systeme bestätigen konnte. Seit damals wurde an 18 weiteren Arten Ameisenbestäubung beobachtet, wobei ein Großteil dieser Beobachtungen auch experimentell überprüft wurde (PETERSEN 1977, 1981, SVENSSON 1985, PEAKALL 1989, PEAKALL & BEATTIE 1989, GÓMEZ & ZAMORA 1992, GARCÍA et al. 1995, RAMSEY 1995, GÓMEZ et al. 1996, PUTERBAUGH 1998, GÓMEZ 2000, SCHÜRCH et al. 2000). Dass Ameisen einen positiven Effekt auf die Reproduktionsbiologie der obligat autogamen Art *Arenaria serpyllifolia* ausüben, indem sie zum einen die Selbstbestäubungsrate erhöhen, zum anderen aber auch aktiv zur Fremdbestäubung beitragen können, wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit nachgewiesen (MAYER & GOTTSBERGER 2002). Sowohl *A. serpyllifolia* als auch *Minuartia hybrida* und *Moehringia trinervia*, zwei weitere obligat autogame Arten, deren Blüten überwiegend von Ameisen besucht wurden, zeigten eine ganze Reihe von Merkmalen, wie sie von HICKMAN (1974) als typisch für das Syndrom der Ameisenblütigkeit beschrieben wurden. Dass Ameisen jedoch auch als mögliche Bestäuber der größerblütigen, obligat autogamen bis obligat xenogamen Arten *Cerastium arvense* und *Stellaria holostea* in Frage kommen, bewies SCHÄFER (2002). Nach ihren Untersuchungen waren im Mittel 13 Ameisenbesuche an Blüten von *C. arvense* nötig um einen maximalen Samenansatz zu erzielen. Bei einem mittleren Samenansatz von 57,7% dieser Art am Standort Botanischer Garten Anzucht, verringert sich diese Zahl erheblich, um so mehr als hier neben Ameisen auch noch Fliegen der Familie Empididae in ähnlich hoher Zahl an den Blüten beobachtet wurden. An warmen, trocken Standorten wie der Anzucht des Botanischen Gartens und dem Standort Laushalde, an denen Ameisen in großer Menge vorkommen und während des ganzen Tages auf Futtersuche an Blüten verschiedener Alsinoideae-Arten beobachtet werden können,

ist es also mehr als wahrscheinlich, dass die Tiere einen ganz erheblichen Beitrag zur Selbst- und Fremdbestäubung dieser Arten leisten.

Trotz der Dominanz einzelner Besuchergruppen ist es interessant, dass sich die Zusammensetzung des Besucherspektrums und die Häufigkeit mit der einzelne Morphospezies die Blüten frequentierten sowohl zwischen einzelnen Arten eines Standortes, als auch zwischen verschiedenen Populationen einer Art sehr stark unterschieden. Eine solche Variabilität im Besucherspektrum kommt vor allem bei generalistischen Arten häufig vor und wurde in der Literatur bereits mehrfach beschrieben (z. B. MOTTEN 1986, HERRERA 1988, HORVITZ & SCHEMSKE 1990, PETTERSSON 1991, WILSON & THOMSON 1991, DIERINGER 1992, ELLIS & ELLIS-ADAM 1993, PELLMYR & THOMPSON 1996, WASER et al. 1996, MAHY et al. 1998, GÓMEZ & ZAMORA 1999, JOHNSON & STEINER 2000, LAMBORN & OLLERTON 2000, OLESEN 2000). Die Bestäuber variieren dabei sowohl in der relativen und absoluten Häufigkeit des Blütenbesuchs (SCHEMSKE & HORVITZ 1984, HERRERA 1987, SCHEMSKE & HORVITZ 1989, HORVITZ & SCHEMSKE 1990, DIERINGER 1992, FISHBEIN & VENABLE 1996) als auch in ihrer Effektivität als Bestäuber (MOTTEN et al. 1981, MOTTEN 1986, KEARNS & INOUYE 1994). Aufgrund der ausführlichen Bestäuberbeobachtungen konnten diese Unterschiede in der vorliegenden Arbeit gut herausgearbeitet werden. Als Maßzahl für die unterschiedliche Zusammensetzung der Besucherspektren wurde der Ähnlichkeitsindex nach Sorenson herangezogen. Die Häufigkeitsunterschiede mit denen einzelne Morphospezies die Blüten frequentierten wurden mittels eines Chi^2-Testes untersucht. Die Ähnlichkeit in der Zusammensetzung des Besucherspektrums war sowohl zwischen den Arten eines Standortes als auch zwischen verschiedenen Populationen einer Art eher gering und die Häufigkeiten mit denen einzelne Morphospezies die Blüten einer Art frequentierten wiesen sowohl zwischen den Arten eines Standortes als auch zwischen verschiedenen Populationen einer Art höchst signifikante Unterschiede auf. Dies spricht dafür, dass sowohl der Standort als auch die Artzugehörigkeit einer Pflanze einen ganz erheblichen Einfluss auf die Zusammensetzung des Besucherspektrums und auf die Häufigkeit mit der die Blüten einzelner Arten frequentiert werden ausüben. MCCALL & PRIMACK (1992) geben jahreszeitliche Licht- und Temperarturschwankungen als Hauptursache für die inter- und intraspezifische Variation in der Zusammensetzung des Besucherspektrums von Blütenpflanzen an. KASTINGER & WEBER (2001) konnten z. B. an Hummelschwebern nachweisen, dass die tageszeitliche Aktivität der Tiere stark vom kurzfristigen und kleinräumigen Witterungsbedingungen abhängig ist, da die Tiere ihre Flugaktivität sofort einstellen, wenn ein Standort z. B. durch vorüberziehende Wolken kurzfristig beschattet wird. Auch änderte sich die Artenzusammensetzung dieser

Tiergruppe an einzelnen Standorten im Verlauf der Vegetationsperiode. Da an den einzelnen Beobachtungsstandorten ganz unterschiedliche Klimabedingungen herrschten und es aus logistischen Gründen auch nicht möglich war, mehrere Arten eines Standortes parallel und damit unter exakt den gleichen äußeren Bedingungen zu beobachten, ist hier tatsächlich eine der Hauptursache für die hohe Variabilität im Besucherspektrum der untersuchten Alsinoideae-Arten zu vermuten. Mit Sicherheit spielen aber auch Konkurrenzeffekte zwischen einzelnen, parallel blühenden Arten für die Variabilität im Besucherspektrum eine Rolle (CAMPBELL 1985, MOTTEN 1986). Die starken Schwankungen in der Zusammensetzung des Besucherspektrums machen es unwahrscheinlich, dass eine oder einige wenige Arten als Hauptbestäuber einer Pflanzenart auftreten. Vielmehr muß sich die entscheidende Betrachtungsebene auf funktionell ähnliche taxonomische Gruppen beziehen, deren Artenzusammensetzung zwischen verschiedenen Jahren ganz erheblich variieren kann, die zusammengenommen aber in ihrer relativen Wichtigkeit für die Pflanze konstant bleiben (LAMBORN & OLLERTON 2000).

In Bezug auf die Besuchsfrequenz an den Blüten konnte kein Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Häufigkeit der Blütenbesuche festgestellt werden. Dieser Faktor scheint ebenfalls eher von den jeweiligen Standortbedingungen abhängig zu sein. So wurden z. B. an *Stellaria nemorum* am Standort Radweg Neu-Ulm – Wiblingen kaum Blütenbesucher beobachtet, während an den Standorten Silbertal und Obergurgel sehr viele Individuen diese Art frequentierten. Interessant ist jedoch der positive Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Anzahl der insgesamt an den Blüten beobachteten Morphospezies. Je größer die Blüten waren, desto mehr verschiedene Morphospezies konnten beim Blütenbesuch beobachtet werden. Dies galt sowohl für die Gesamtzahl aller beobachteten Morphospezies, als auch für die Zahl der Morphospezies die einen Anteil von über 5% an der Gesamtzahl der Blütenbesucher hatte. Dies läßt darauf schließen, dass die Arten mit größeren Blüten attraktiver sind und von einer größeren Anzahl verschiedener Insektenarten wahrgenommen werden können. Dies erscheint logisch, wenn man bedenkt, dass die größerblütigen Vertreter aufgrund ihres fakultativ xenogamen bis fakultativ autogamen Reproduktionssystems weit eher auf Insekten zu einer erfolgreichen Reproduktion angewiesen sind als die kleinblütigen, obligat autogamen Vertreter des zweiten Blütentyps. Ein Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Größe der Bestäuber konnte dagegen nicht festgestellt werden. Zwar waren in der Gattung *Cerastium* entsprechende Tendenzen zu erkennen, diese konnten aber für die Gattung *Stellaria* nicht nachgewiesen werden. Auch über

alle untersuchten Arten hinweg konnte kein Zusammenhang zwischen der Blütengröße und der Größe der Blütenbesucher registriert werden.

Insgesamt wurden im Mittel 22,5 Morphospezies an einer Pflanzenart gefunden, davon waren durchschnittlich 3,2 Morphospezies mit einer Häufigkeit > 5 % an einer Pflanzenart vertreten, der Rest wurde nur sehr vereinzelt an den Blüten beobachtet. Die regelmäßig an den Blüten beobachteten Morphospezies entstammten im Mittel 2,0 verschiedenen Insektenordnungen. Diese Ergebnisse entsprechen im Wesentlichen den Angaben wie sie von ELLIS & ELLIS-ADAM (1993) und OLESEN (2000) für generalistische Bestäubungssysteme gemacht wurden. Ein Hinweis auf ein bestimmtes Bestäubungssyndrom ließ sich vor allem bei den Vertretern des ersten Blütentyps somit nicht nachweisen. Das Besucherspektrum der untersuchten Arten setzte sich vielmehr aus einigen, sehr häufigen Morphospezies und vielen verhältnismäßig seltenen Morphospezies zusammen. Damit bestand hier ein Interaktionsnetz, mit einem Kern aus starken Interaktionen und einem großen Netzwerk schwächerer Beziehungen, wie es auch bereits für andere als generalistisch bezeichnete, mutualistische Beziehungen (SCHEMSKE 1976, MOTTEN 1983, LINDSEY 1984, CAMPBELL 1985, LINDSEY & BELL 1985, MOTTEN 1986, JORDANO 1987, HERRERA 1988, FISHBEIN & VENABLE 1996, GÓMEZ & ZAMORA 1999) beschrieben wurde. Einer der Vorteile eines solchen Interaktionsnetzes ist der mögliche Austausch jedes Mitglieds der mutualistischen Gruppe gegen eine anderes, falls eine Änderung der Umweltbedingungen dies nötig machen sollte. Dies erlaubt es der jeweiligen Pflanzenart die lokalen Bestäuberbedingungen in Hinblick auf unterschiedliche Pollenvektoren sowohl im Raum als auch in der Zeit maximal auszunutzen. Dadurch wird für die Pflanzen eine flexible Reaktion auf sich verändernde Umweltbedingungen möglich, die sich bei vielen Vertretern dieses Blütentyps auch in einer starken Variabilität der Blütengröße und einem flexiblen Reproduktionssystem widerspiegelt. Durch die gute Zugänglichkeit der Blüten für viele verschiedenen Insektenarten ist gleichzeitig an den jeweiligen Standorten eine ausreichende Nahrungsversorgung für die unterschiedlichsten Insektengruppen gewährleistet.

Im Gegensatz zu den Vertretern des ersten Blütentyps, läßt sich bei den meisten Vertretern des zweiten Blütentyps, aufgrund ihrer Blütenmerkmale, eine ausgesprochene Anpassung an ein autogames Reproduktionssystem vermuten. Diese ist bei den kleinblütigen Arten der Gattung *Cerastium* mit ihrer relativ engen Blütenform, welche die räumliche Nähe von Antheren und Narben noch verstärkt, besonders ausgeprägt, während Arten mit kleinen, offenen Blüten wie *Arenaria serpyllifolia*, *Minuartia hybrida* und mit einigen Einschränkungen *Moehringia trinervia* auch hervorragend in das Schema des von HICKMAN

(1974) postulierten Syndroms der Ameisenblütigkeit passen (MAYER & GOTTSBERGER 2002). Dennoch konnte auch bei diesen Arten, vor allem aber bei Blüten von *M. hybrida*, eine ausgesprochen starke Annäherung der Staubblätter an die Narbenäste beobachtet werden, wobei sich die Filamente eng an den Fruchtknoten anschmiegten und damit den Antheren einen problemlosen Kontakt mit den leicht überhängenden Narbenästen ermöglichen. Andererseits wurden in zwei der drei kleinblütigen Vertretern der Gattung *Cerastium* regelmäßig eine große Anzahl von Thysanopteren beobachtet, die nachweislich einen positiven Einfluß auf den Samenansatz dieser Arten hatten. Eine Kombination aus einem obligat autogamen Reproduktionssystem, in Verbindung mit einer kleinen, regelmäßig in den Blüten der entsprechenden Art anzutreffenden Insektenart, die sowohl die Autogamie verstärken, als auch Geitonogamie und Xenogamie herbeiführen kann, scheint also bei den meisten Arten des zweiten Blütentyps am besten dazu geeignet zu sein, einen optimalen Samenansatz herbeizuführen. Viele Alsinoideae, besonders die abgeleiteten, kleinblütigen Arten des zweiten Blütentyps sind also aufgrund ihres Reproduktionssystems, ihrer phänotypischen Plastizität und ihres großen, heterogenen Genpols der durch Polyploidie und Fremdbestäubung hervorgerufen wird, bei der Besiedelung gestörter Habitate besonders erfolgreich. Die empfindliche Balance, welche die Art zwischen Selbst- und Fremdbestäubung aufrecht erhält, ist dabei von größter Bedeutung. Selbstung erlaubt Samenansatz, selbst wenn nur ein einziges Individuum oder ein einziger Genotyp vorhanden sind. Fremdbestäubung hält dagegen einen großen Genpol aufrecht und sichert so den konstanten Selektionsprozess einer großen Bandbreite genetischer Individuen. Dies ermöglicht es der Art zu konkurrieren und sich an sich ändernde Umweltbedingungen anzupassen und damit neue Möglichkeiten auszunutzen, sobald sich diese ergeben. Dies stellt eine der wichtigsten Voraussetzungen für eine evolutive Weiterentwicklung dar.

Um letztendlich festzulegen, welchen genauen Beitrag die unterschiedlichen Besuchergruppen zur Selbst- und Fremdbestäubung einzelner Alsinoideae-Arten leisten, wäre es wünschenswert gewesen, im Rahmen der vorliegenden Arbeit die Effektivität der einzelnen Besuchergruppen an den verschiedenen Standorten besser und ausführlicher zu untersuchen. Dies war leider aus zeitlichen Gründen nicht möglich, jedoch fand SCHÄFER (2002) für *Cerastium arvense* am Standort Botanischer Garten Anzucht heraus, dass Dipteren hier die effektivsten Blütenbesucher darstellten. Sie hatten einer medianen Verweildauer von 16,0 Sekunden pro Blüte, besuchten im Mittel drei Blüten in Folge und benötigten nur eine Sekunde um von einer Blüte des Bestandes zur nächsten zu gelangen. Und selbst wenn ausführliche Untersuchungen zur Effektivität der einzelnen Bestäuberarten vorliegen würden,

wäre es aufgrund der starken Variation in der Zusammensetzung des Besucherspektrums der einzelnen Arten schwierig, eine abschließende Aussage über den Grad von Generalismus oder Spezialismus der untersuchten Alsinoideae-Arten zu machen. Da sowohl die zeitlichen als auch die räumlichen Komponenten nicht vernachlässigt werden dürfen, müßte jede der 33 untersuchten Pflanzenpopulation für sich in Zusammenhang mit ihrem jeweiligen Standort diskutiert werden (vgl. OLESEN 2000). Sicher ist jedoch, dass Unterschiede in der Bestäubungseffektivität verschiedener Morphospezies durch unterschiedlich starke Frequentierung der Blüten ausgeglichen werden können (HERRERA 1987, 1989). So kamen KEARNS & INOUYE (1994) in ihrer Untersuchung zur Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie von *Linum lewisii*, einer Pflanze mit ähnlichem Bestäubungssyndrom wie *Cerastium arvense* zu dem Ergebniss, dass kleine Bienen zwar effektivere Pollenüberträger von *L. lewisii* sind, die Mehrzahl der übertragenen Pollenkörner jedoch aufgrund der höheren Besucherraten auf Fliegenbesuch zurückzuführen ist. Da aufgrund des offenen, schüsselförmigen Blütenbaues der Alsinoideae die unterschiedlichsten Blütenbesucher eine Bestäubung der Blüten herbeiführen können, ist also zu vermuten, dass die funktionelle Gleichheit von sehr unterschiedlichen Bestäubern dazu beiträgt das generalistische Bestäubungssystem der untersuchten Alsinoideae-Arten aufrecht zu erhalten.

5.4 Schlußfolgerung und Vergleich mit den Caryophylloideae

Vergleichende morphologische Untersuchung verschiedener Caryophyllaceae-Arten finden sich bei einer Fülle von Autoren (LUEDERS 1907, KRAFT 1916, PAX 1927, PAX & HOFFMANN 1934; ROHWEDER 1934, ROHWEDER 1970, FRIEDRICH 1979, BITTRICH 1993). Zweck dieser Untersuchungen war aber in den meisten Fällen die Klärung der taxonomischen Stellung und Begrenzung der Unterfamilien innerhalb der Caryophyllaceae. Eine Einbeziehung der Blütenmorphologie in vergleichende ökologische und reproduktionsbiologische Fragestellungen fehlte jedoch weitgehend (siehe aber PAX 1927, MATTFELD 1939, ROHWEDER 1939).

Diese Lücke wurde in den letzten Jahren vor allem durch blütenmorphologische sowie bestäubungsökologische und reproduktionsbiologische Untersuchungen an einer großen Anzahl von Vertretern aus der Unterfamilie der Caryophylloideae geschlossen (JÜRGENS 1994, WITT 1994, JÜRGENS et al. 1996, JÜRGENS 1997, GRETHER 1998, WITT et al. 1999, WOLFF et al. 1999, SCHMIED 2000, BOPP 2002, WITT 2003). Innerhalb dieser Unterfamilie lassen sich tagblütige, nachtblütige und selbstende Vertreter unterscheiden, die meist eine recht enge Anpassung, an ihr jeweiliges Bestäubungssyndrom aufweisen, die sich sowohl in

der Blütenmorphologie, als auch in der Ausprägung der Lock- und Reizmittel der verschiedenen Arten widerspiegelt (z. B. MEUSEL & MÜHLENBERG 1979, JÜRGENS 1997). Insgesamt lassen die Blütenform und –farbe, die Nektarproduktionsrate und der Blütenduft der Caryophylloideae auf eine enge Bindung an abgeleitete Blütenbesucher wie langrüsslige Bienen, Hummeln und vor allem Tag- oder Nachtfalter schließen, eine Beobachtung, die in vielen Untersuchungen bestätigt werden konnte (BRANTJES & LEEMANS 1976, MEUSEL & MÜHLENBERG 1979, JÜRGENS et al. 1996, SCHMIED 2000, BOPP 2002). Sogar Vögel wurden in dieser Unterfamilie als Bestäuber registriert (FENSTER & DUDASH 2001).

Eine Ausweitung der blütenmorphologischen, bestäubungsökologischen und reproduktionsbiologischen Untersuchungen auf die Unterfamilie der Alsinoideae, wie sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführt wurde, ergab hier in morphologischer und reproduktionsbiologischer Hinsicht eine deutliche Trennung in zwei Blütentypen. Diese deckten sich im wesentlichen mit der bereits von verschiedenen Autoren (UGBOROGHO 1977, CHINNAPPA & MORTON 1984, ANKEI 1989, LUNDQVIST 1990, HILL et al. 1992, LUNDQVIST 1994, 1995, MAGNUSSEN et al. 1997) beschriebenen Einteilung der Alsinoideae in stammesgeschichtlich ältere, mehrjährige bis ausdauernde Arten mit relativ großen, auffälligen, pollenreichen Blüten, die auf Insekten als Pollenüberträger angewiesen sind um ihre Fortpflanzung zu sichern, und in abgeleitete, kleinblütige, einjährige Arten mit vorwiegend autogamem Reproduktionssystem. Die Lock- und Reizmittel aller Alsinoideae sind im Gegensatz zu den Caryophylloideae eher unspezialisiert und kommen wahrscheinlich dem ursprünglichen Grundmuster, mit dem die Angiospermen ihre Blüten den bestäubenden Insekten optisch und olfaktorisch signalisierten, sehr nahe. Dies paßt zu der Tatsache, dass es sich bei den an den untersuchten Alsinoideae hauptsächlich beobachteten Insekten um Fliegen und kurzrüssligen Bienen handelt, die zu den stammesgeschichtlich ältesten Blütenbesuchern gehören (PROCTOR et al. 1996). Zwischen den zwei blütenmorphologischen und reproduktionsbiologischen Gruppen der Alsinoideae war kein wesentlicher Unterschied in Bezug auf die Blütenfarbe und die Nektarzusammensetzung zu erkennen. Die Untersuchungen zum Blütenduft waren nicht umfangreich genug um einen eventuell vorhandenen, statistisch belegbaren Unterschied zwischen Vertretern der unterschiedlichen Blütentypen herauszuarbeiten. Das Besucherspektrum der untersuchten Alsinoideae war insgesamt sehr heterogen. Zwar wurden die Blüten aller Arten an allen Standorten von den gleichen Insektenordnungen besucht, die Zusammensetzung des Besucherspektrums auf Familien-, Gattungs- und Artebene unterschied sich jedoch zwischen den Arten und den Standorten ganz erheblich. Allerdings scheinen Mikroklima und Standortfaktoren bei der

Zusammensetzung des jeweiligen Besucherspektrums eine wesentliche größere Rolle zu spielen als die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Blütentyp. Trotz der Unterscheidung von zwei Blütentypen haben die Alsinoideae insgesamt sehr offene, schüsselförmige Blüten, die den unterschiedlichsten Insekten eine gute Zugänglichkeit zum Pollen und zum Nektar ermöglichen. Beim Pollensammeln und Nektartrinken kommt der allergrößte Teil der Blütenbesucher in beiden Blütentypen regelmäßig mit den Fortpflanzungsorganen in Kontakt und kann durch die Stellung der Antheren und der Griffel, die häufig auf annähernd gleicher Höhe liegen, sowohl Geitonogamie und Xenogamie als auch, bei kleinblütigen, nur schwach proterandrischen Vertretern, Autogamie herbeiführen. Auffällig war aber, dass die größerblütigen Arten von einer größeren Anzahl unterschiedlicher Morphospezies besucht wurden während kleinblütige Arten meist nur von einer oder zwei Besucherarten dominiert waren. Dies weist darauf hin, dass die Vertreter des ersten Blütentyps allein aufgrund ihrer Größe eine deutlich erhöhte Attraktivität aufweisen, die eine größere Anzahl unterschiedlicher Insektenarten zu einem Blütenbesuch animiert.

Trotz der deutlichen Unterschiede zwischen den Alsinoideae und den Caryophylloideae, welche die abgeleitete Stellung der Caryophylloideae auch im blütenbiologischen Bereich bestätigen, ist innerhalb der Caryophyllaceae dennoch vereinzelt ein starker Habitatparallelismus zwischen Vertretern beider Unterfamilien zu beobachten. Viele Arten der Gattungen *Gypsophylla, Dianthus, Saponaria* etc. (Caryophylloideae) sind im vegetativen Zustand kaum von Vertretern der Gattungen *Cerastium, Arenaria* oder *Minuartia* zu unterscheiden (McNeill 1962). Da alle diese Gruppen in einem ähnlichen geographischen und ökologischen Habitat weit verbreitet sind, mag diese Tatsache nicht allzu sehr überraschen. Ein Vergleich der im gleichen Habitat vorkommenden Arten *Cerastium arvense* und *Silene rupestris* am Standort Obergurgl bestätigte, das beide Arten dort im wesentlichen auch von den gleichen Insektengruppen besucht wurden. Die Berechnung des Ähnlichkeitsindexes nach Sorenson ergab für diese beiden Arten am Standort Obergurgl immerhin 0,7, was für eine recht hohe Ähnlichkeit der Arten in Bezug auf ihr Bestäuberspektrum spricht. Trotzdem ergab ein direkter Vergleich der Häufigkeiten mit der die einzelnen Morphospezies die Blüten besuchten einen signifikanten Unterschied zwischen den Arten. *Cerastium arvense* wurde insgesamt häufiger frequentiert und scheint somit eine größere Attraktivität auf die Blütenbesucher aufzuweisen als *Silene rupestris*. Blütenmorphologisch sind sich die beiden Arten zwar auf den ersten Blick nicht sehr ähnlich, da die Blüten von *C. arvense* wesentlich größer und offener sind als die Blüten von *S. rupestris*, weswegen die Blüten von *C. arvense* auch zum ersten Blütentyp gerechnet werden,

während *S. rupestris* zusammen mit den kleinblütigen, obligat autogamen Alsinoideae-Arten im zweiten Blütentyp clustert. Trotz dieser offensichtlichen Unterschiede ähneln sich beide Arten jedoch in ihren Lock- und Reizmitteln ganz erheblich und in Bezug auf die Anzahl der Samenanlagen und der Pollen-Ovula-Rate sind beide Arten praktisch identisch. Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass die Blütenmorphologie dieser eher generalistischen Arten für die Blütenbesucher nur eine untergeordnete Rolle spielt, vorausgesetzt die Blüten sind klein genug um den Bestäubern auch in engröhrigen Arten einen ausreichend guten Zugang zu Nektar und Pollen zu ermöglichen.

Innerhalb der Caryophyllaceae lässt sich also die Aussage von WASER et al. (1996) sehr schön nachvollziehen, die der Meinung sind, dass man sich Bestäubungssysteme als ein Kontinuum vorstellen muß, welches von Generalisation bis hin zu extremer Spezialisation reicht, wobei eine moderate Generalisation eher die Regel als die Ausnahme darstellt. Die Übergänge zwischen den einzelnen Stufen sind fließend und können sich in Anpassung an die jeweiligen Umweltbedingungen durchaus ändern und sich längerfristig auch in der Blütenmorphologie und dem Reproduktionssystem der Arten widerspiegeln. Um die einzelnen Netzwerke besser verstehen und genaue Aussagen darüber treffen zu können, wie groß die Beiträge der einzelnen Blütenbesucher zum Reproduktionserfolg verschiedener Arten an ihrem jeweiligen Standorten sind, wären jedoch experimentelle Untersuchungen zur Effektivität einzelner Blütenbesucher im Freiland von essentieller Bedeutung (HERRERA 1989, KEARNS & INOUYE 1994, JOHNSON & STEINER 2000). Solche Untersuchungen wurden an Vertretern der Caryophyllaceae bisher nur sehr vereinzelt an einigen wenigen Arten oder Standorten durchgeführt (z. B. SCHÄFER 2002), da sie mit einem großen Zeitaufwand und extremen methodischen Anforderungen gerade bei sehr kleinblütigen, nachtblütigen oder stark selbstenden Arten verbunden sind. Dennoch wären ausführliche Untersuchungen zur Bestäubungseffektivität sowohl auf taxonübergreifender Ebene als auch auf der Ebene von Pflanzengesellschaften ein wichtiger Ansatzpunkt und gleichzeitig eine große Herausforderung für zukünftige Untersuchungen.

6. Zusammenfassung

6.1 Zusammenfassung

Aufgrund der morphologischen und reproduktionsbiologischen Daten können innerhalb der Unterfamilie der Alsinoideae zwei Blütentypen unterschieden werden. Zum einen sind dies offensichtlich stammesgeschichtlich ältere Vertreter mit größeren Blüten und einem fakultativ autogamen bis fakultativ xenogamen Reproduktionssystem. Diese Arten sind mehrjährig, wachsen in stabilen Ökosystemen und sind für eine erfolgreiche Reproduktion auf Bestäuber angewiesen. Die zweite Gruppe besteht aus stammesgeschichtlich jüngeren Vertreter mit kleinen Blüten und einem obligat autogamen Reproduktionssystem. Diese Arten sind einjährig, wachsen in instabilen Ökosystemen, investieren tendenziell mehr Energie in den generativen Anteil ihrer oberirdischen Biomasse und können sich durch spontane Selbstbestäubung ausreichend und schnell reproduzieren. Dennoch wirken sich Bestäuberbesuche nachweislich positiv auf den Samenansatz aller obligat autogamen Arten aus. Alle untersuchten Vertreter der Alsinoideae besitzen weiße, mehr oder weniger stark UV-reflektierende Kronblätter und ein gelb-grünes, UV-absorbierendes Blütenzentrum, das für Insekten eine besondere Signalwirkung aufweist. Die für Insekten schlechte Wahrnehmbarkeit der weißen Kronblätter wird durch den radiärsymmetrischen Blütenbau und den unregelmäßigen Blütenumriss gemindert. Der Blütenduft ist bei allen untersuchten Arten nur sehr schwach ausgeprägt und sehr variabel. Er spielt für die Fernanlockung der Insekten vermutlich keine Rolle. Die im Blütenduft der Alsinoideae identifizierten Substanzen sind typisch für tagblütige Vertreter mit leichtem, für Menschen angenehmen Geruch. Der Nektar aller untersuchten Arten ist hexosedominant. Damit haben die Alsinoideae eine Zuckerzusammensetzung, die bei offenen Blüten mit frei zugänglichen Nektarien und einem generalistischen Bestäubungssyndrom häufig ist. Das Bestäuberspektrum der Alsinoideae ist sehr variabel. Insgesamt wurden 131 Morphospezies aus sieben Insektenordnungen beobachtet. Hauptblütenbesucher waren Thysanoptera (Fransenflügler), Empididae (Tanzfliegen), Muscidae (Echte Fliegen), Syrphidae (Schwebfliegen), Formicidae (Ameisen) und kleine unspezialisierte Apidae (Bienen). Aus den Untersuchungen geht hervor, dass die Zusammensetzung des Bestäuberspektrums in erster Linie vom Standort der beobachteten Pflanze, aber auch von der Blütezeit abhängig ist und dass auch die Artzugehörigkeit eine gewisse Rolle spielt. Auf Grund dieser grossen Variabilität können keine allgemeingültigen Aussagen über die Zusammensetzung des Bestäuberspektrums der untersuchten Alsinoideae gemacht werden. Auch die Frage nach dem Grad der Generalisierung oder Spezialisierung der

einzelnen Arten lässt sich ohne ausführliche Untersuchungen zur Effektivität einzelner Besuchergruppen an den jeweiligen Pflanzenstandorten nicht zufriedenstellend beantworten. Im Gegensatz zu den Caryophylloideae gibt es innerhalb der Alsinoideae trotz der offensichtlichen Existenz unterschiedlicher Blütentypen keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen Blütentyp und Bestäuber. Daher können alle Arten gleichermaßen von den unterschiedlichsten Insekten als Nahrungsquelle genutzt werden. Gleichzeitig können alle Arten von den unterschiedlichsten Insekten als Pollenüberträger profitieren. Dieses komplexe Interaktionsnetz erlaubt es den jeweiligen Pflanzenarten die lokalen Bestäuberbedingungen in Hinblick auf unterschiedliche Pollenvektoren sowohl im Raum als auch in der Zeit maximal auszunutzen. Dadurch wird für die Pflanzen eine flexible Reaktion auf sich verändernde Umweltbedingungen möglich, worin vermutlich einer der Hauptgründe für den großen kosmopolitischen Besiedlungserfolg vieler Alsinoideae-Arten zu sehen ist. Insgesamt wurde in der vorliegenden Arbeit die bereits durch morphologische und karyologische Untersuchungen festgestellte ursprüngliche Stellung der Alsinoideae innerhalb der Familie der Caryophyllaceae auch auf breiter blütenmorphologischer, reproduktionsbiologischer und ökologischer Basis bestätigt.

6.2 Summary

In a comparative study 14 morphological and 6 reproductive flower characters of 16 European species of Alsinoideae were studied. Using a cluster-analyse made it possible to distinguish between two different types within this subfamily of the Caryophyllaceae. One one hand there are evolutionary older species with larger flowers and a facultative autogamous to facultative xenogamous reproductive system. These species are perennial and grow under fairly stable environmental conditions. For an effective reproduction they depend on insect pollinators. The second flower type is exhibited by various derived species which have small flowers and an obligatory autogamous reproductive system. Species of this group mostly show annual life forms. They grow under instable ecological conditions, investigate more energy in their generative parts of their aboveground biomass and reproduce fairly well through spontaneous autogamy. In the present investigation it could be shown, however, that flower visitors had a significant positive effect on seed production of these species. Concerning flower color all investigated species show human-white flowers with UV-reflecting petals, a color combination described as bee-white in literature. The yellow-green UV-absorbent center seems to be especially attractive for flower visiting insects. For insects flower perception is facilitated by the radial symmetry and the highly irregular outline of the flowers. Scent

production is only weak and very variable in all investigated species, and appears to have attracting effects only at close-range. The identified scent components are typical for many diurnal, pleasant smelling species. The nectar of all species showed a clear hexose dominance which is typical for open flowers with easy accessible nectaries and a generalistic pollination syndrome. The pollinator spectrum of Alsinoideae was very variable and in total 131 different morphospecies out of 7 insect orders were observed visiting the flowers. The main flower visitors were Thysanoptera, Empididae, Formicidae, Muscidae, Syrphidae and small unspecialized bees of the subfamilies Halictinae and Andreninae. Statistical analysis proved that habitat conditions and flowering time are the main reasons for the high variability in the pollinator spectrum. Also intrinsic differences of species play a certain role. In contrast to most Caryophylloideae, in Alsinoideae there exists no clear correlation between different flower types and certain pollinators. Most species can be visited and pollinated by the most different pollinators. These complex network of interactions allows the plant species an optimal use of different insect pollen vectors in space and time; this is also their basis for flexiblity adapt to changing environmental conditions. Most of the Alsinoideae-species thus have a high colonizing ability. In the present study the more primitive position of the Alsinoideae within the family Caryophyllaceae could be confirmed based on flower morphological, reproductive and ecological characteristics.

7. Literaturverzeichnis

AARSSEN, L.W. (2000): Why are most selfers annuals? A new hypothesis for the fitness benefit of selfing. – Oikos **89**: 606-612.

ACKERMAN, J.D. (1995): Convergence of filiform pollen morphologies in seagrasses: functional mechanisms. – Evolutionary Ecology **9**: 139-153.

AIZEN, M.A., SEARCY, K.B. & MULCAHY, D.L. (1990): Among and within-flower comparison of the pollen tube growth following self- and cross-pollination in *Dianthus chinensis* (Caryophyllaceae). – American Journal of Botany **77**: 671-676.

AKHALKATSI, M. & WAGNER J. (1996): Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. – Flora **191**: 161-168.

ANANTHAKRISHNAN, T.N. (1982): Thrips and pollination biology. – Current Science **51**: 168 172.

ANKEI, T. (1989): Phenology and life cycles of *Stellaria* (Caryophyllaceae) with special reference to the evolution on their life forms. – Journal of Phytogeography and Taxonomy **37**: 43-52.

ANNADURAI, R.S. & VELAYUDHAN, R. (1986): Pollination potential of thrips (Insecta: Thysanoptera) in some fabaceous plants. – Proceedings of the Indian Academy of Science (Animal Sciences) **95**: 745-750.

ANNAND, P.N. (1926): Thysanoptera and the pollination of flowers. – American Naturalist **60**: 177-182.

ARROYO, M.T.K. (1973): Chiasma frequency evidence on the evolution of autogamy in *Limnanthes floccosa* (Limnanthaceae). – Evolution **27**: 679-688.

AZUMA, H., TOYOTA, M. & ASAKAWA Y. (2001): Intraspecific variation of floral scent chemistry in *Magnolia kobus* DC. (Magnoliaceae). – Journal of Plant Research **114**: 411-422.

BAKER, H.G. (1961): The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. – Quaterly Review of Biology **36**: 64-73.

BAKER, H.G. (1967): The evolution of weedy taxa in the *Eupatorium microstemon* species aggregate. – Taxon **16**: 293-300.

BAKER, H.G. (1974): The evolution of weeds. – Annual Review of Ecology and Systematics **5**: 1-24.

BAKER, H.G. & BAKER, I. (1983): Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator

type. – In: JONES C.E. & LITTLE, R.J. [eds.]: *Handbook of Experimental Pollination Biology*, pp. 117-141, Scientific and Academic Editions, New York.

BAKER, J.D. & CRUDEN, R.W. (1991): Thrips mediated self-pollination of two facultatively xenogamous wetland species. – American Journal of Botany **78**: 959-963.

BEATTIE, A.J., TURNBULL, C., KNOX, R.B. & WILLIAMS, E.G. (1984): Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. – American Journal of Botany **71**: 421-426.

BEATTIE, A.J., TURNBULL, C., HOUGH, T., JOBSON, S. & KNOX, R.B. (1985): The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretion: evidence and some evolutionary implications. – American Journal of Botany **72**: 606-614.

BELLMANN, H. (1995): *Bienen, Wespen, Ameisen*. – Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co., Stuttgart.

BERGSTRÖM, G., DOBSON, H.E.M. & GROTH, I. (1995): Spatial fragrance patterns within the flowers of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae). – Plant Systematics and Evolution **195**: 221-242.

BITTRICH, V. (1993): Caryophyllaceae. In: KUBITZKI, K., ROHWER, J. G. & BITTRICH, V. [eds.]: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. II Flowering Plants, Dicotyledons, pp 206-236, Springer-Verlag, Berlin.

BOLWIG, N. (1954): The role of scent as a nectar guide for honeybees on flowers and an observation on the effect of colour on recruits. – British Journal of Animal Behaviour **1**: 81.

BOCQUET, G. (1968): Cléistogamie et évolution chez les *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Boquet (Caryophyllaceae). – Candollea **23**: 67-80.

BOLICK, M.R. (1990): The pollen surface in wind-pollination with emphasis on the Compositae. – Plant Systematics and Evolution **5**: 39-51.

BOPP, S.A. (2002): Parasitismus oder Symbiose? - Beziehungen zwischen *Hadena bicruris* Hufn. (Lepidoptera, Noctuidae) und ihren Wirtspflanzen. - Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm.

BORTZ, J. (1989*): Statistik für Sozialwissenschaftler*. – 3. Auflage, Springer-Verlag, Berlin.

BOTHE, G. (1994): *Schwebfliegen*. – Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung (DJN), Hamburg.

BRANQUART, E. & HEMPINNE, J.-L. (2000): Selectivity in the exploitation of floral resources by hoverflies (Diptera: Syrphinae). – Ecography **23**: 732-742.

BRANTJES, N.B.M. (1976): Riddles around the pollination of *Melandrium album* (Mill.)

Garcke (Caryophyllaceae) during the oviposition by *Hadena bicruris* Hufn. (Noctuidae) I und II. – Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akadademie van Wetenschappen, Series C. **79**: 1-27.

BRANTJES, N.B.M. & LEEMANS, J.A.A.M. (1976): *Silene otites* (Caryophyllaceae) pollinated by nocturnal Lepidoptera and mosquitoes. – Acta Botanica Neerlandica **25**: 281-295.

BRAY, J.R. & CURTIS, C.T. (1957): An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. – Ecological Monographs **27**: 325-349.

BREWBAKER, J.L. (1967): The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in angiosperms. – American Journal of Botany **54**: 1069-1083.

BRIGGS, D., HODKINSON, H. & BLOCK, M. (1991): Precociously developing individuals in populations of chickweed [*Stellaria media* (L.) Vill.] from different habitat types, with special reference to the effects of weed control measures. – New Phytologist **117**: 153-164.

BRYSTING, A.K. & BORGEN, L. (2000): Isozyme analysis of the *Cerastium alpinum-C. arcticum* complex (Caryophyllaceae) supports a splitting of *C. arcticum* LANGE. – Plant Systematics and Evolution **220**: 199-221.

BRYSTING, A.K. & ELVEN, R. (2000): The *Cerastium alpinum-C. arcticum* complex (Caryophyllaceae): numerical analysis of morphological variation and a taxonomic revision of *C. arcticum* LANGE s.l. – Taxon **49**: 189-216.

BURR, B. & BARTHLOTT, W. (1993): Untersuchungen zur UV-Reflexion von Angiospermen. Teil 2. – Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz: 121. Franz Steiner Verlag, Stuttgart.

CAMPBELL, D.R.(1985): Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. – Ecology **66**: 544-553.

CAMPBELL, D.R. & MOTTEN, A.F. (1985): The mechanism of competition for pollination between forest herbs. – Ecology **66**: 554-563.

CHINNAPPA, C.C. & MORTON, J.K. (1984): Studies on the *Stellaria longipes* complex (Caryophyllaceae) - Biosystematics. – Systematic Botany **9**: 60-73.

CHRISTAL, A., DAVIES, D.H.K., VAN GARDINGEN, P.R. & BROWN, K. (1997): Germination ecology of *Stellaria media*. – 1997 Brighton Crop Protection Conference - Weeds: 485-490.

CHITTKA, L., BEIER, W., HERTEL, H. STEINMANN, E. & MENZEL, R. (1992): Opponent colour coding is a universal strategy to evalutate the photoreceptor inputs in Hymenoptera. – Journal of Comparative Physiology A **170**: 545-563.

CHITTKA, L. (1999): Bees, white flowers, and the color hexagon – a reassessment? No, not yet. – Naturwissenschaften **86**: 595-597.

COLASANTE, M. & LUCCHESE, F. (1995): *Stellaria media* (L.) Vill. *s. l.* (Caryophyllaceae): variabilità inter- ed intrapopolazionale. – Bolletino della Societa Sarda di Scienze Naturali **30**: 297-308.

COVAS, G. & SCHNACK, B. (1945): El valor taxonómico de la relación longitud del pistilo: volumen del grano de polen. – Darwiniana **7**: 80-90.

CROWSON, R.A. (1988): Meligethinae as possible pollinators (Coleoptera: Nitidulidae). – Entomologica Generalis **14**: 061-062.

CRUDEN, R.W. (1973): Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* (Nyctaginaceae). – Bulletin of the Torrey Botanical Club **97**: 89-91.

CRUDEN, R.W. (1977): Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. – Evolution **31**: 32-46.

CRUDEN, R.W. & JENSEN, K.G. (1979): Viscin threads, pollination efficiency and low pollen-ovule rates. – American Journal of Botany **66**: 875-879.

CRUDEN, R.W. & MILLER-WARD, S. (1981): Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. – Evolution **35**: 964-974.

CRUDEN, R.W., HERMANN, S.M. & PETERSON, S. (1983): Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. – In: BENTLEY, B. & THOMAS, E. [eds.]: *The Biology of Nectaries*, pp. 80-125, Columbia University Press, New York.

CRUDEN, R.W. & LYON, D.L. (1985): Correlations among stigma depth, style length, and pollen grain size: do they reflect function or phylogeny? – Botanical Gazette **146**: 143-149.

DARWIN, C. (1862a): On the two forms, or dimorphic conditions, in the species of *Primula* and their remarkable sexual relations. – Journal of the Linnean Society (Botany) **6**: 77-96.

DARWIN, C. (1862b): *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilised*. – John Murray, London.

DARWIN, C. (1876): *The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom*. – John Murray, London.

DAUMANN, E. (1966): Pollenkitt, Bestäubungsart und Phylogenie (*Trillium* L., *Paris* L. *Potamogeton* L., *Alisma* L.). – Novitates Botanicae Instit. Bot. Universitatis Carolinae Pragensis **31**: 19-28.

DELPINO, F. (1868-1869, 1873-1874): Ulteriori osservazione sulla dicogamia nel regno vegetale. 1-2. Bernardoni, Milano.

DESFEUX, C., MAURICE, S., HENRY, J.-P., LEJEUNE, B. & GOUYON, P.-H. (1996): Evolution of reproductive systems in the genus *Silene*. – Proceedings of the Royal Society London, Series B **263**: 409-414.

DIERINGER, G. (1992): Pollinator effectiveness and seed set in populations of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). – American Journal of Botany **79**: 1018-1023.

DINKEL, T. & LUNAU, K. (2001): How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use guides to locate food sources. – Journal of Insect Physiology **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*, Volume V, pp. 47-81, CRC Press, Boca Raton.

DOBSON H.E.M., GROTH, I. & BERGSTRÖM, G. (1996): Pollen advertisement: chemical contrasts between whole-flower and pollen odors. – American Journal of Botany **83**: 877-885.

DOBSON, H.E.M., DANIELSON, E.M. & VAN WESEP, I.D. (1999): Pollen odor chemicals as modulators of bumble bee foraging on *Rosa rugosa* Thunb. (Rosaceae). – Plant Species Biology **14**: 153-166.

DOBSON, H.E.M. & BERGSTRÖM, G. (2000): The ecology and evolution of pollen odors. – Plant Systematics and Evolution **222**: 63-87.

DOWNES, J.A. (1970): The feeding and mating behaviour of the specialized Empidinae (Diptera): observations on four species of *Rhamphomyia* in High Arctic and a general discussion. – The Canadian Entomologist **102**: 769-91.

ELBERLING, H. & OLESEN, J.M. (1999): The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. – Ecography **22**: 314-323.

ECKERT, C.G. & SCHAEFER, A. (1998): Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? – American Journal of Botany **85**: 919-924.

ELLIS, W.N. & ELLIS-ADAM, A.C. (1993): To make a meadow it takes a clover and a bee: the entomophilous flora of N.W. Europe and its insects. – Bijdragen tot de Dierkunde **63**: 193-220.

EMERY, R.J.N., CHINNAPPA, C.C. & CHMIELEWSKI, J.G. (1994): Specialisation, plant strategies and phenotypic plasticity in populations of *Stellaria longipes* along an elevational gradient. – International Journal of Plant Sciences **155**: 203-219.

ENDRESS, P.K. (1994): *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. – Cambridge University Press, Cambridge.

ERHARDT, A. & JÄGGI, B. (1995): From pollination by Lepidoptera to selfing: the case of *Dianthus glacialis* (Caryophyllaceae). – Plant Systematics and Evolution **195**: 67-76.

ERHARDT, A. (1993): Pollination of the edelweiss (*Leontopodium alpinum*). – Botanical Journal of the Linnean Society **111**: 229-240.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1979): *The Principles of Pollination Ecology*. – 3rd Edition, Pergamon Press, Oxford.

FEINSINGER, P. (1978): Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. – Ecological Monographs **48**: 269-287.

FELINER, G.N. (1994): Growth-form and taxonomy in *Arenaria* sect. *Plinthine* (Caryophyllaceae). – Taxon **43**: 45-50.

FENSTER, C.B. & DUDASH, M.R. (2001): Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica*. – Ecology **82**: 844-851.

FISHBEIN, M. & VENABLE, D.L. (1996): Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. – Ecology **77**: 1061-1073.

FISHMAN, L. (2001): Inbreeding depression in two populations of *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae) with contrasting mating system. – Heredity **86**: 184-194.

FRIEDRICH, H.-C. (1979) Caryophyllaceae. – In: HEGI, G. [ed.]: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa,* Band 3, Angiospermae/Dicotyledones 1 Teil 2, pp.763-1182, Paul Parey Verlag, Berlin,Hamburg.

FRISCH, K. VON (1923): Über die „Sprache“ der Bienen. – Zoologische Jahrbücher, Abteilung Allgemeine Zoologie und Physiologie **40**: 1.

FRITSCH, K. (1906): *Blütenbiologische Untersuchungen verschiedener Pflanzen der Flora von Steiermark*. – Verlag des Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark, Graz.

FRITSCH, K. (1927): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten der Steiermark 1906. – Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Abteilung I, Band **136**, Heft 9 und 10: 138.

FRITSCH, K. (1928 a): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten der Steiermark 1907. – Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Abteilung I, Band **137**, Heft 3 und 4: 229

FRITSCH, K. (1928 b): Die Bestäubungsverhältnisse von *Stellaria bulbosa* Wulf. – Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **45**: 665-668.

FRITSCH, K. (1929): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten der Steiermark 1909. – Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Abteilung I, Band **138**, Heft 3 und 4: 95

FRITSCH, K. (1930): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten der Steiermark 1910. – Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Abteilung I, Band **139**, Heft 8 bis 10: 604

FRITSCH, K. (1931): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten der Steiermark 1911. – Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Abteilung I, Band **140**, Heft 9 und 10: 826-827.

FRITSCH, K. (1933): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten der Steiermark 1914. – Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Abteilung I, Band **142**, Heft 8 bis 10: 244-245.

GARCÍA, M.B., ANTOR, R.J. & ESPALDER, X. (1995): Ant pollination of the palaeoendemic dioecious species *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). – Plant Systematics and Evolution **198**: 17-27.

GIBBS, P.E., MILNE, C. & CARILLO, M. (1975): Corellation between the breeding system and recombination index in five species of *Senecio*. – New Phytologist **75**: 619-626.

GOLDING, Y.C., SULLIVAN, M.S. & SUTHERLAND, J.P. (1999): Visits to manipulated flowers by *Episyrphus balteatus* (Dipera: Syrphidae): partitioning the signals of petals and anthers. – Journal of Insect Behaviour **12**: 39-45.

GÓMEZ, J.M. & ZAMORA, R. (1992): Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. – Oecologia **91**: 410-418.

GÓMEZ, J.M., ZAMORA, R., HODAR, J.A. & GARCÍA, D. (1996): Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. – Oecologia **105**: 236-242.

GÓMEZ, J.M. & ZAMORA, R. (1999): Generalisation vs. specialisation in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). – Ecology **80**: 796-805.

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. (2002): Self-pollination in *Euphrasia willkommii* Freyn (Scrophulariaceae), an endemic species from the alpine of the Sierra Nevada (Spain). – Plant Systematics and Evolution **232**: 63-71.

GREISSEL, R. (1989): Bestimmung der Vitalität einfacher und zusammengesetzter Pollenkörner mittels Kontrast-Fluoreszenz . – Leitz-Mitteilungen Band IX Nr. **5**: 180-184.

GRETHER, S. (1998): Bestäubung und Pollen-Stigma-Interaktionen bei *Saponaria officinalis* L. (Caryophylloideae, Caryophyllaceae). – Staatsexamensarbeit im Fachbereich Biologie an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm.

GRUNDT, H.H., BORGEN, L. & ELVEN, R. (1999): Aspects of reproduction of *Cerastium alpinum* on calcic and ultramafic soils in Central Norway. – Nordic Journal of Botany **19**: 447-453.

GUERRANT, E.O. (1989): Early maturity, small flowers and autogamy: a developmental connection? – In BOCK, J.H. & LINHART, Y.B. [eds.]: *The Evolutionary Ecology of Plants*, pp. 61-88, Westview Press, Boulder, Colorado.

GUGERLI, F. (1998): Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). – Oecologia **114**: 60-66.

GUMBERT, A. (2000): Signals of rewarding and non-rewarding flowers. – Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde des Fachbereiches Biologie, Chemie, Pharmazie der Freien Universität Berlin.

HAGERUP, O. (1950): Thrips pollination in *Calluna*. – Biologiske Meddelelser, Kongelige Danske Videnskabernes Selskab **18**: 1-16.

HAGERUP, E. & HAGERUP, O. (1953): Thrips pollination of *Erica tetralix*. – New Phytologist **52**: 1-7.

HAGERUP, O. (1954): Thrips-pollination in *Hypochoeris radicata*. – Nytt Magasin for Botanikk **3**: 55-58.

HARDE, K.W. & SEVERA, F. (1981): *Der Kosmos-Käferführer*. – Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co., Stuttgart.

HARDER, L.D. (1998): Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms with different pollination characteristics. – Biological Journal of the Linnean Society **64**: 513-525.

HASKELL, G. (1949): Variation in the number of stamens in the common chickweed. – Journal of Genetics **49**: 291-301.

HASLERUD, H.-D. (1974): Pollination of some Ericaceae in Norway. – Norwegian Journal of Botany **21**: 211-216.

HAUPT, J. & HAUPT, H. (1998): *Fliegen und Mücken: Beobachtung, Lebensweise*. – Naturbuch Verlag, Weltbild Verlag GmbH, Augsburg.

HEMPEL DE IBARRA, N., VOROBEYEV, M., BRANDT, R. & GIURFA, M. (2000): Detection of bright and dim colours by honeybees. – Journal of Experimental Biology **203**: 3289-3298.

HERRERA, C.M. (1987): Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. – Oikos **50**: 79-90.

HERRERA, C.M. (1988): Variation in mutualism: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. – Biological Journal of the Linnean Society **35**: 95-125.

HERRERA, C.M. (1989): Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" components in a plant pollinator system. – Oecologia **80**: 241-248.

HERRERA, C.M. (1996): Floral traits and plant adaption to insect pollinators: a devil´s advocate approach. – In LLOYD, D.G. & BARRET, S.C.H. [eds.]: *Floral Biology*, pp. 65-87, Chapman and Hall, New York.

HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. (1970): Evaluation of pollen viability by enzymatically enduced fluorescence. Intracellular hydrolysis of Fluorescindiacetate. – Stain Technology **45**: 115-120.

HEß, D. (1990): *Die Blüte*. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.

HESSE, M. (1980a): Zur Frage der Anheftung des Pollens an blütenbesuchende Insekten mittels Pollenkitt und Viscinfäden. – Plant Systematics and Evolution **133**: 135-148.

HESSE, M. (1980b): Pollenkitt in relation to pollination ecology. – Calicut University Research Journal **1**: 29-33.

HESSE, M. (1982): Zur Mechanik des Pollentransports durch blütenbesuchende Insekten. – Stapfia **10**: 99-110.

HICKMANN, J.C. (1974): Pollination by ants: a low-energy system. - Science **184**: 1290-1292.

HILL, J.P., LORD, E.M. & SHAW, R.G. (1992): Morphological and growth rate differences among outcrossing and self-pollinating races of *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). – Journal of Evolutionary Biology **5**: 559-573.

HINGSTON, A.B. & MCQUILLAN, P.B. (2000): Are pollination syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? – Australian Journal of Ecology **25**: 600-609.

HITZER, K. (1935): Die Bedingungen der Blütenbildung von *Stellaria media*. – Flora **129**: 309-335.

HOLSINGER, K.E. (1996): Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. – Evolutionary Biology **29**: 107-149.

HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. (1990): Spatiotemporal variation in insect mutualsists of a Neotropical herb. – Ecology **71**: 1324-1333.

HOWARD, F.W., NAKAHARA, S. & WILLIAMS, D.S. (1995): Thysanoptera as apparent pollinators of West Indies mahogany, *Swietenia mahagoni* (Meliaceae). – Annales des Sciences Forestières **52**: 283-286.

HULL, D.A. & BEATTIE, B.J. (1988): Adverse effects on pollen exposed to *Atta texana* and other North American ants: implications of ant pollination. – Oecologia **75**: 153.

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. – Applied Entomology and Zoology **20**: 20-26.

JENNINGS, W. & SHIBAMOTO, T. (1980): *Qualitative Analysis of Flavor and Fragrance Volatiles by GlassCapillary Gas Chromatography*. – Academic Press, New York.

JOHNSON, S.D. & DAFNI, A. (1998): Response of bee-flies to the shape and pattern of model flowers: implications for floral evolution in a Mediterranean herb. – Functional Ecology **12**: 289-297.

JOHNSON, S.D. & STEINER, K.E. (2000): Generalization versus specialization in plant pollination systems. – TREE **15**: 140-143.

JONES, C.E. & BUCHMANN, S.L. (1974): Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. – Animal Behaviour **22**: 481-485.

JORDANO, P. (1987): Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence and coevolution. – American Naturalist **129**: 657-677.

JÜRGENS, A. (1994): Wechselwirkungen zwischen *Silene*- und *Saponaria*-Arten und ihren Bestäubern. – Diplomarbeit im Fachbereich Biologie, Universität Giessen.

JÜRGENS, A., WITT, T. & GOTTSBERGER, G. (1996): Reproduction and pollination in Central European populations of *Silene* and *Saponaria* species. – Botanica Acta **109**: 316-324.

JÜRGENS, A. (1997): Blütenmorphologie, Reproduktionssysteme und Blütendüfte von *Silene*-, *Dianthus*-, *Saponaria*-, *Agrostemma*- und *Vaccaria*-Arten (Caryophyllaceae). – Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm.

JÜRGENS, A., WITT, T. & GOTTSBERGER, G. (2002a): Flower scent composition in night flowering *Silene* species (Caryophyllaceae). – Biochemical Systematics and Ecology **30**: 383-397.

JÜRGENS, A., WITT, T. & GOTTSBERGER, G. (2002b): Pollen grain numbers, ovule numbers And pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. – Sexual Plant Reproduction **14**: 279-289.

KASTINGER, CH. & WEBER, A. (2001): Bee-flies (*Bombylius* spp., Bombyliidae, Diptera) and the pollination of flowers. – Flora **196**: 3-25.

KEARNS, C..A. & INOUYE, D.W. (1993): *Techniques for Pollination Biologists*. – University Press of Colorado, Niwot, Colorado.

KEARNS, C.A. & INOUYE, D.W. (1994): Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). – American Journal of Botany **8**: 1091-1095.

KEARNS, C.A. (2001): North American dipteran pollinators: asessing their value and conservation status. – Conservation Ecology **5**: 5 [online] URL: http://www.consecol.org/vol5/iss1/art5.

KEVAN, P.G. (1972): Insect pollination of High Arctic flowers. – Journal of Ecology **60**: 831-847.

KEVAN, P.G. (1973): Flowers, insects and pollination ecology in the Canadian High Arctic. – Polar Record **16**: 667-674.

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 Company, New York.

KEVAN, P.G. & BAKER H.G. (1983): Insects as flower visitors and pollinators. – Annual Review of Entomology **28**: 407-453.

KEVAN, P.G., TIKHMENEV, E.A. & USUI, M. (1993): Insects and plants in the pollination ecology of the boreal zone. – Ecological Research **8**: 247-267.

KEVAN, P.G., GIURFA, M. & CHITTKA, L. (1996): Why are there so many and so few white flowers? – Trends in Plant Science **1**: 280-284.

KHALAF, M.K. & STACE, C.A. (2000): Breeding systems and relationship of the *Cerastium tomentosum* group. – Preslia (Praha) **72**: 323-344.

KIRK, W.D.J. (1984a): Ecological studies on *Thrips imaginis* Bagnall (Thysanoptera) in flowers of *Echium plantagineum* in Australia. – Australian Journal of Ecology **9**: 9-18.

KIRK, W.D.J. (1984b): Pollen-feeding in thrips (Insecta: Thysanoptera). – Journal of Zoology **204**: 107-117.

KIRK, W.D.J. (1985): Effects of some floral scents on host finding by thrips (Insecta: Thysanoptera). – Journal of Chemical Ecology **11**: 35-43.

KIRK, W.D.J. (1988): Thrips and pollination biology. – In: ANANTHAKRISHNAN, T.N. & RAMAN, A. [eds.]: *Dynamics of Insect-Plant Interaction. Recent Advances and Future Trends*, pp. 129-135, Oxford and IBH, New Delhi.

KIRK, W.D.J. (1993): Interspecific size and number variation in pollen grains and seeds. – Biological Journal of the Linnean Society **49**: 239-248.

KIRK, W.D.J. (1997): Feeding. – In: LEWIS, T. [ed.]: *Thrips as Crop Pests*, pp. 119-174, CAB International, Wallingford.

KNOLL, F. (1921): *Bombylius fuliginosus* und die Farbe der Blumen. – Abhandlungen der Zoologischen Gesellschaft Berlin **12**: 17.

KNOLL, F. (1926): *Insekten und Blumen*. – Verlag der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft, Wien.

KNUTH, P. (1898-1905): *Handbuch der Blütenbiologie* 1-3. – W. Engelmann, Leipzig.

KNUDSEN, J.T. (1993): Floral scent and pollination at different systematic levels. – Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Göteborg.

KNUDSEN, J.T. & TOLLSTEN, L. (1993): Trends in floral scent chemistry in pollination sydnromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. – Botanical Journal of the Linnean Society **113**: 263-284.

KNUDSEN, J.T., TOLLSTEN, L. & BERGSTRÖM, G. (1993): Floral scents – a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. – Phytochemistry **33**: 253-280.

KOBAKHIDZE, L.A. & GAMTSEMLIDZE, Z.G. (1997): Study of seed formation process of *Cerastium kazbek* (Caryophyllaceae). – Phytomorphology **47**: 119-126.

KORNERUP, A. & WANSCHER, J.H. (1981): *Taschenlexikon der Farben*. – Muster-Schmidt, Zürich, Göttingen.

KUGLER, H. (1932): Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln. IV. Der Duft als chemischer Nahfaktor bei duftenden und „duftlosen“ Blüten. – Planta / Archiv für wissenschaftliche Botanik (Abt. E der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie) **16**: 534-553.

KUGLER, H. (1938): Sind *Veronica chamaedrys* L. und *Circaea lutetiana* L. Schwebfliegenblumen? – Botanisches Archiv **39**: 147-165.

KUGLER, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlammfliege (*Eristalomyia tenax*). – Zeitschrift für vergleichende Physiologie **32**: 328-347.

KUGLER, H. (1952): Blütenökologische Untersuchungen mit Goldfliegen (Lucilien). – Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **64**: 327-341.

KUGLER, H. (1955): Zum Problem der Dipterenblumen. – Österreichische Botanische Zeitschrift **102**: 529-541.

KUGLER, H. (1956): Über die optische Wirkung von Fliegenblumen auf Fliegen. - Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **69**: 387-398.

KUGLER, H. (1963): UV-Musterung auf Blüten und ihr Zustandekommen. – Planta **59**: 296 329.

KUGLER, H. (1970): *Blütenökologie*. – Fischer Verlag, Stuttgart

KRAFT, E. (1916): Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung an Caryophyllaceen-Blüten. – Flora **109**: 283-356.

LAMBORN, E. & OLLERTON, J. (2000): Experimental assessment of the functional morphology of inflorescences of *Daucus carota* (Apiaceae): testing the ‘fly catcher effect’. – Functional Ecology 14: 445 –454.

LARSON, B.M.H., KEVAN, P.G. & INOUYE, D.W. (2001): Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. – Canadian Entomologist **133**: 439-465.

LASSÉRE, T.B., CARROL, S.B. & MULCAHY, D.L. (1996): Effects of pollen competition on offspring quality at varying stages of the life cycle in *Silene latifolia* POIRET (Caryophyllaceae). - Bulletin of the Torrey Botanical Club **123**: 175-179.

LAUBER, K. & WAGNER, G. (1996): *Flora Helvetica*. – Verlag Paul Haupt, Bern.

LAZARI, D.M., SKALTSA, H.D. & CONSTANTINIDIS, T. (2000): Volatile costituents of *Cerastium candidissimum*, a Greek endemic species. – Flavour and Fragrance Journal **15**: 174-176.

LEE, S. (1978): A factor analysis study of the functional significance of angiosperm pollen. – Systematic Botany **3**: 1-19.

LEINS, P. (2000): *Blüte und Frucht*. – Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

LEVESQUE, C.M. & BURGER, J.F. (1982): Insects (Diptera, Hymenoptera) associated with *Minuartia groenlandica* (Caryophyllaceae) on Mount Washington, New Hamshire, U.S.A., and their possible role as pollinators. – Arctic and Alpine Research **14**: 117-124.

LINDSEY, A.H. (1984): Reproductive biology of Apiaceae I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. – American Journal of Botany **71**: 375-387.

LINDSEY, A.H. & BELL, C.R. (1985): Reproductive biology of Apiaceae II. Cryptic specialization and floral evolution in *Thaspium* and *Zizia*. – American Journal of Botany **72**: 231-247.

LLOYD, D.G. (1965): Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). – Contribution from the Gray Herbarium **195**: 3-134.

LLOYD, D.G. (1980): Demographic factors and mating patterns in angiosperms. – In: SOLBRIG, O.T. [ed.]: *Demography and Evolution in Plant Populations*, pp. 67-88, Blackwell, Oxford.

LLOYD, D.G. (1987): Selection of offspring size at independence and other size-versus number strategies. – American Naturalist **129**: 800-817.

LOEW, E. (1899): Die Kleistogamie und das blütenbiologische Verhalten von *Stellaria media.* – Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg **171**: 169-183.

LUEDERS, H. (1907): Systematische Untersuchung über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. – Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeografie **40**, Beiblatt 91: 1-38.

LUNAU, K. (1996): Signalling functions of floral colour patterns for insect flower visitors. – Zoologischer Anzeiger **235**: 11-30.

LUNAU, K. & WACHT, S. (1997): Angeborene Blütenerkennung bei der Schwebfliege *Eristalis tenax* L. – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie **11**: 481-484.

LUNDQVIST, A. (1990): One-locus sporophytic S-gene system with traces of gametophytic pollen control in *Cerastium arvense* ssp. *strictum* (Caryophyllaceae). – Hereditas **113**: 203-215.

LUNDQVIST, A. (1994): „Slow“ and „quick“ S-alleles without dominance interaction in the sporophytic one-locus self-incompatibility system of *Stellaria holostea* (Caryophyllaceae). – Hereditas **120**: 191-202.

LUNDQVIST, A. (1995): Concealed genes for self-incompatibility in the carnation family Caryophyllaceae? – Hereditas **122**: 85-89.

LYRE, H.-H. (1957): Beiträge zur Biologie und Ökologie der Vogelmiere, *Stellaria media* (L.) CYR. – Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Landwirtschaft an der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim.

MAGURRAN, A.E. (1988): *Ecological Diversity and its Measurement*. – Princeton University Press, Princeton.

MACDONALD, S.E., CHINNAPPA, C.C. & REID, D.M. (1984): Studies on the *Stellaria longipes* complex: phenotypic plasticity. I. Response of stem elongation to temperature and photoperiod. – Canadian Journal of Botany **62**: 414-419.

MACDONALD, S.E. & CHINNAPPA, C.C. (1989): Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex. – American Journal of Botany **76**: 1627-1637.

MAGNUSSEN, L.S., WEIDEMA, I.R. & PHILIPP, M. (1997): Population genetic investigations of the perennial herb *Stellaria holostea* L. (Caryophyllaceae) restricted to deducious woodlands. – American Journal of Botany **84**, 6 Suppl.: 105.

MAHY, G., DE SLOOVER, J. & JACQUEMART, A.-L. (1998): The generalist pollination system and reproductive success of *Calluna vulgaris* in the Upper Ardenne. – Canadian Journal of Botany **76**: 1843-1851.

MASCHWITZ, U., KOOB, K. & SCHILDKNECHT; H. (1970): Ein Beitrag zur Funktion der Metathorakaldrüse der Ameisen. – Journal of Insect Physiology **16**: 387-404.

MASCHWITZ, U. (1974): Vergleichende Untersuchungen zur Funktion der Ameisenmetathorakaldrüse. – Oecologia **16**: 303-310.

MATTFELD, J. (1938): Über eine angebliche *Drymaria* Australiens nebst Bemerkungen über die Staminaldrüsen und die Petalen der Caryophyllaceae. – Feddes Report, Beiheft **100** (Festschrift BORNMUELLER): 147-164.

MATTFELD, J. (1939): Biologische und morphologische Blütenformen bei den Caryophyllaceen. – Notizblätter des Botanischen Gartens Berlin **14**: 470-482.

MATZKE, E.B. (1932): Flower variation and symmetry patterns in *Stellaria media*, and their underlying significance. – American Journal of Botany **19**: 477-507.

MAYER, E. (1997): Untersuchungen von Pollenvitalität und Pollenschlauchwachstum an Caryophyllaceae. – Diplomarbeit im Fachbereich Biologie an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm.

MAYER, E. & GOTTSBERGER, G. (2000): Pollen viability in the genus *Silene* (Caryophyllaceae) and its evaluation by means of different test procedures. – Flora **195**: 349-353.

MAYER, E. & GOTTSBERGER, G. (2002): Die Auswirkung von Ameisen auf den Reproduktionserfolg des Quendelblättrigen Sandkrautes (*Arenaria serpyllifolia*, Caryophyllaceae). – Botanische Jahrbücher der Systematik **124**: 31-47.

MCCALL, C. & PRIMACK, R.B. (1992): The influence of flower characteristics, weather, time of day and season on insect visitation rates in three plant communities. – American Journal of Botany **79**: 434-442.

MCNEILL, J. (1962): Taxonomic studies in the Alsinoideae: I. generic and infra-generic groups. – Notes from the Royal Botanic Garden Edingburgh **24**: 79-155.

MENZEL, R. (1990): Color vision in flower visiting insects. – Broschüre des Internationalen Büros der Kernforschungsanlage Jülich: 1-16.

MEUSEL, H. & MÜHLENBERG, H. (1979): Unterfamilie Silenoideae (Lindl) A. Br. – In: HEGI, G. [ed.]: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Band 3, Angiospermae/Dicotyledones 1 Teil 2, Paul Parey Verlag, Berlin, Hamburg

MÖSCHL, W. (1938): Morphologie einjähriger europäischer Arten der Gattung *Cerastium* (*Orthodon-Fugacia-Leiopetala*). – Österreichische Botanische Zeitschrift **87**: 249-272.

MOTTEN, A.F., CAMPBELL, D.R., ALEXANDER, D.E. & MILLER, H.L. (1981): Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. – Ecology **62**: 1278-1287.

MOTTEN, A.F. (1982): Autogamy and competition for pollination in *Hepatica americana* (Ranunculaceae). – American Journal of Botany **69**: 1296-1305.

MOTTEN, A.F. (1983): Reproduction of *Erythronium umbilicatum* (Liliaceae): pollination success and pollinator effectiveness. – Oecologia **59**: 351-359.

MOTTEN, A.F. (1986): Pollination ecology fo the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. – Ecological Monographs **56**: 21-42.

MÜLLER, H. (1873): *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider*. – W. Engelmann, Leipzig.

MÜLLER, H. (1881): *Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben*. – W. Engelmann, Leipzig.

MÜLLER, J. (1979): Form and function in angiosperm pollen. – Annals of the Missouri Botanic Garden **66**: 593-632.

MÜLLER, A., KREBS, A. & AMIET, F. (1997): *Bienen: Beobachtung, Lebensweise*. – Naturbuch Verlag, Weltbild Verlag GmbH, Augsburg.

MURAI, T., IMAI, T. & MEAKAWA, M. (2000): Methyl anthranilate as an attractant for two thrips species and the thrips parasitoid *Ceranisus menes*. – Journal of Chemical Ecology **26**: 2557-2565.

MURBECK, S. (1899): Die nordeuropäischen Formen der Gattung *Stellaria*. – Botaniska Notiser.

NIELSON, L.A. (1979): The pollination ecology of *Herminium monorchis* (Orchidaceae). – Botaniska Notiser **132**: 537-549.

NORMAN, J.K., WELLER, S.G. & SAKAI, A.K. (1997): Pollination biology and outcrossing rates in hermaphroditic *Schiedea lygatei* (Caryophyllaceae). – American Journal of Botany **84**: 641-648.

NÖTZOLD, R. (1993): *Käfer-Familien*. – Deutscher Jungendbund für Naturbeobachtung (DJN), Hamburg.

OLESEN, J.M. (2000): Exactly how generalised are pollination interactions? – Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie **39**: 161-178.

OLLERTON, J. (1996): Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. – Journal of Ecology **84**: 767-769.

OLLERTON, J. (1998): Sunbird surprise for syndromes. – Nature **394**: 726-727.

ORNDUFF, R. (1969): Reproductive biology in relation to systematics. – Taxon **18**: 121-133.

PATT, J.M., MERCHANT, M.W., WILLIAMS, D.R.E. & MEEUSE, B.J.D. (1989): Pollination biology of *Platanthera stricta* (Orchidaceae) in Olympic National Park, Washington. – American Journal of Botany **76**: 1097-1106.

PATT, J.M., FRENCH, J.C., SCHAL, C., LECH, J. & HARTMAN, T.G. (1995): The pollination biology of tuckahoe, *Peltandra virginica* (Araceae). – American Journal of Botany **82**: 1230-1240.

PAX, F. (1927): Zur Phylogenie der Caryophyllaceae. – Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie **61**: 223-241.

PAX, F. & HOFFMANN, K. (1934): Caryophyllaceae. – In: ENGLER, A. & PRANTEL, K. [eds.]: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, Band 16c, pp. 275-364, W. Engelmann, Leipzig.

PEAKALL, R. (1989): The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae): pollination by pseudocopulating male ants (*Myrmecia urens*, Formicidae). – Plant Systematics and Evolution **167**: 137-148.

PEAKALL, R. & BEATTIE, A.J. (1989): Pollination of the orchid *Microtis parviflora* R. Br. by flightless worker ants. – Functional Ecology **3**: 522-525.

PEAKALL, R., ANGUS, C.J. & BEATTIE, A.J. (1990): The significance of ant and plant traits for ant pollination in *Leporella fimbriata*. – Oecologia **84**: 457-460.

PEAKALL, R., HANDEL, S.N. & BEATTIE, A.J. (1991): The evidence for, and importance of ant pollination. - In: Huxley, C. & Cutler, D.F. [eds.]: *Ant-Plant Interactions*, pp. 421-433, Oxford University Press, Oxford.

PELLMYR, O. & THOMPSON, J.N. (1996): Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factors. – Oecologia **107**: 595-604.

PETERSEN, B. (1977): Pollination by ants in the alpine tundra of Colorado. – Trans Illinois State Academy of Science **70**: 349-355.

PETERSON, D. (1936): *Stellaria* Studien. Zur Zytologie, Genetik, Ökologie und Systematik der Gattung *Stellaria*, insbesondere der *media*-Gruppe. – Botaniska Notiser **88**: 281-419.

PETTERSON, M.W. (1991): Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option für unspecialization in *Silene vulgaris*. – Journal of Ecology **79**: 591-605.

PETTERSON, M.W. (1992): Pollination, oviposition and seed predation by flower visiting insects in bladder campions (*Silene vulgaris* L., Caryophyllaceae). – Summary Doct. Thesis, Uppsala University. Acta Univ. Uppsala.

PHILIPP, M., BÖCHER, J., MATTSSON, O. & WOODELL, S.R.J. (1990): A quantitative approach to sexual reproductive biology and population structure in some Arctic flowering plants: *Dryas integrifolia*, *Silene acaulis* and *Ranunculus nivalis*. – Meddelelser om Grönland, Bioscience **34**: 1-60.

PIJL, L. VAN DER (1955): Some remarks on myrmecophytes. - Phytomorphology **5**: 190-200.

PIJL, L. VAN DER (1961): Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. – Evolution **15**: 44-59.

PLITMAN, U. & LEVIN, D.A. (1983): Pollen-pistil relationships in the *Polemoniaceae*. – Evolution **37**: 957-967.

PLOWRIGHT, R.C. (1987): Corolla depth and nectar concentration: an experimental study. – Canadian Journal of Botany **65**: 1011-1013.

PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. (1996): *The Natural History of Pollination*. – Timber Press, Portland.

PUNT, W. & HOEN, P.P. (1995): The Northwest European Pollen Flora, 56: Caryophyllaceae. – Review of Palaeobotany and Palynology **88**: 83-272.

PUTERBAUGH, M.N. (1998): The roles of ants as flower visitors: experimental analysis in three alpine plant species. – Oikos **83**: 36-46.

RABELER, R.K. & BITTRICH, V. (1993): Suprageneric nomenclature in the Caryophyllaceae. – Taxon **42**: 857-863.

RAMSEY, M. (1995): Ant pollination of the perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). – Oikos **74**: 265-272.

RAO, C.R. (1995): *Linear Statistical Interference and its Applications*. – Wiley, New York.

REINÖHL, F. (1903): Die Variation im Androeceum der *Stellaria media* CYR. – Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der hohen naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Tübingen.

ROHWEDER, H. (1939): Weitere Beiträge zur Systematik und Phylogenie der Caryophyllaceen. – Botanisches Zentralblatt **59**, Beihefte B: 1-58.

ROHWEDER, O. (1970): Centrospermen-Studien. 4. Morphologie und Anatomie der Blüten, Früchte und Samen bei Alsinoideen und Paronychioideen *s. lat*. (Caryophyllaceae). – Botanische Jahrbücher **90**: 201-271.

ROSEN, W.G. (1973): Pistil-pollen interactions in *Lilium*. – In: HESLOP-HARRISON, J. [ed.]: *Pollen: Development and Physiology*, pp. 239-254, Butterworth, London.

RUNGE, F. (1994): *Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas*. – Aschendorff Verlag, Münster.

SAKAI, A.K., KAROLY, K. & WELLER, S.G. (1989): Inbreeding depression in *Schiedea globosa* and *S. salicaria* (Caryophyllaceae), subdioecious and gynodioecious Hawaiian species. – American Journal of Botany **76**: 437-444.

SALISBURY, E.J. (1964): *Weeds and Aliens*. - Collins, London.

SALISBURY, E.J. (1974): The variation in the reproductive organs of *Stellaria media* (*sensu stricto*) and allied species with special regard to their relative frequency and prevalent modes of pollination. – Proceedings of the Royal Society of London, Series B. **185**: 331-342.

SANDVIK, S.M., TOTLAND, O. & NYLÉHN, J. (1999): Breeding system and effects of plant size and flowering time on reproductive success in the alpine herb *Saxifraga stellaris* L. – Arctic, Antarctic and Alpine Research **31**: 196-201.

SCHAEFER, M. (1988): *Brohmer - Fauna von Deutschland*. – Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg.

SCHÄFER, S. (2002): Vergleichende Untersuchungen zur Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie von *Cerastium arvense* L. und *Stellaria holostea* L. (Caryophyllaceae). - Diplomarbeit im Fachbereich Biologie an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm.

SCHEMSKE, D.W. (1976): Pollination specificity in *Lantana camara* and *L. trifolia* (Verbenaceae). – Biotropica **8**: 260-264.

SCHEMSKE, D.W., WILLSON, M.E., 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.

SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. (1984): Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. – Science **225**: 519-521.

SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. (1989): Temporal variation in selection on a floral character. – Evolution **43**: 461-465.

SCHMID, R. (1970): Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). II. Pollination by syrphid flies. – Principes **14**: 39-49.

SCHMIED, M. (2000): Wechselbeziehungen zwischen *Silene*-Arten und nachtaktiven Faltern. – Diplomarbeit im Fachbereich Biologie an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm.

SCHOEN, D.J., MORGAN, M.T. & BATAILLON, T. (1996): How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. – Physiological Transactions of the Royal Society of London, Series B **351**: 1281-1290.

SCHUBERT, R., WERNER, K. & MEUSEL, H. (1991): *Rothmaler – Exkursionsflora*, Band 2, Gefäßpflanzen. – Volk und Wissen, Volkseigener Verlag Berlin.

SCHÜRCH, S., PFUNDER, M. & ROY, B.A. (2000): Effects of ants on the reproductive success of *Euphorbia cyparissias* and associated pathogenic rust fungi. – Oikos **88**: 6-12.

SCHULZ, A. (1906a): Die Bewegungen der Staubgefäße und Griffel sowie der Perianthblätter der einheimischen Alsinaceen-Arten während des Blühens. – Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **24**: 303-317.

SCHULZ, A. (1906b): Beiträge zur Kenntnis des Blühens der einheimischen Phanerogamen. IX. *Arenaria serpyllifolia* L. und *Moehringia trinervia* (L.). – Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **24**: 372-381.

SCOTT, T. & IRWIN, L. (1983): The beauty and biology of pollen. – The American Biology Teacher **45**: 366-370.

SEIFERT, B. (1996): *Ameisen: beobachten, bestimmen*. – Naturbuch Verlag, Weltbild Verlag GmbH, Augsburg.

SENGLAUB, K. & HANNEMANN, H.-J. (1981): *Stresemann – Exkursionsfauna für die Gebiete der DDR und der BRD*. Band 2/1 Wirbellose, Insekten - Erster Teil. – Volk und Wissen, Volkseigener Verlag Berlin.

SEYBOLD, S. (1990): Caryophyllaceae. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G [eds.]: *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs* Band 1, Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.

SHAW, H.B. (1914): Thrips as pollinators of beet flowers. – Department Bulletin of the United States Departement of Agriculture **104**: 1-12.

SHAW, D.C. & TAYLOR, R.J. (1986): Pollination ecology of an alpine fell-field community in the North Cascades. – Northwest Science **60**: 21-31.

SMITH, C.C. & FRETWELL, S.D. (1974): The optimal balance between size and number of offspring. – American Naturalist **108**: 499-501.

SOBEY, D.G. (1981): Biological flora of the British Isles - *Stellaria media* (L.) VILL. – Journal of Ecology **69**: 311-335.

SPRENGEL, C.K. (1793): *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. – Vieweg Verlag, Berlin.

STEBBINS, G.L. (1957): Self-fertilization and population variability in the higher plants. – American Naturalist **91**: 337-354.

STEBBINS, G.L. (1970): Adaptive radiation in Angiosperms. I. Pollination mechanisms.- Annual Review of Ecology and Systematics **1**: 307-326.

STRYKSTRA, R.J. (1989): Thrips as visitors and pollinators of *Stellaria media* L. – Acta Botanica Neerlandica **38**.

SUTHERLAND, J.P., SULLIVAN, M.S. & POPPY, G.M. (1999): The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. – Entomologia Experimentalis et Applicata **93**: 157-164.

SVENSSON, L. (1985): An estimate of pollen carryover by ants in a natural population of *Scleranthus perennis* L. (Caryophyllaceae). – Oecologia (Berlin) **66**: 373-377.

SYED, R.A. (1979): Studies on oil palm pollination by insects. – Bulletin of Entomological Research **69**: 213-224.

TORRES, C. (2000): Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae. – Sexual Plant Reproduction **12**: 365-370.

TURKINGTON, R., KENKEL, N.C. & FRANKO, G.D. (1980): The biology of Canadian Weeds 42. *Stellaria media* (L.) Vill. – Canadian Journal of Plant Science **60**: 981-992.

UGBOROGHO, R.E. (1974): North American *Cerastium arvense* L. IV. Phenotypic variation. – Phyton, **32**: 89-97.

UGBOROGHO, R.E. (1977): North American *Cerastium arvense* L.: taxonomy, reproductive system and evolution. – Phyton **35**: 169-187.

VEGTE, VAN DER F.W. (1978): Population differentiation and germination ecology in *Stellaria media* (L.) VILL. – Oecologia **37**: 231-245.

VELAYUDHAN, R. & ANNADURAI, R.S. (1986): Pollination potential of thrips (Insecta: Thysanoptera) in some solanaceous plants. – Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Science) **95**: 109-116.

VERKLEIJ, J.A.C., DE BOER, A.M. & LUGTENBORG, T.F. (1980): On the ecogenetics of *Stellaria media* (L.) VILL. and *Stellaria pallida* (DUM.) PIRÉ from abandoned arable field. – Oecologia **46**: 354-359.

VOGEL, S. (1954): *Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung*. – Fischer, Jena.

VONHOF, M.J. & HARDER, L.D. (1995): Size-number trade-offs and pollen production by papilonaceous legumes. – American Journal of Botany **82**: 230-238.

VOROBYEV, M. & BRANDT, R. (1997): How do insect pollinators discriminate colors. – Israel Journal of Plant Sciences **45**: 103-113.

VOROBYEV, M. (1999): Evolution of flower colors – a model agains experiments. – Naturwissenschaften **86**: 598-600.

VOROBYEV, M., HEMPEL DE IBARRA, N.; BRANDT, R. & GIURFA, M. (1999): Do "white" and "green" look the same to a bee? – Naturwissenschaften **86**: 592-594.

WARNCKE, E., TENDRUP, U., MICHELSEN, V. & ERHARDT, A. (1993): Flower visitors to *Saxifraga hirculus* in Switzerland and Denmark, a comparative study. – Botanica Helvetica **103**: 141-147.

WASER, N.M., CHITTKA, L., PRICE, M.V., WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. (1996): Generalisation in pollination systems, and why it matters. – Ecology **77**: 1043-1060.

WELLER, S.G., SAKAI, A.K., RANKIN, A.E., GOLONKA, A., KUTCHER, B. & ASHBY, K.E. (1998): Dioecy and the evolution of pollination systems of *Schiedea* and *Alsinodendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian Islands. – American Journal of Botany **85**: 1377-1388.

WHITEHEAD, F.H. & SINHA, R.P. (1967): Taxonomy and taximetrics of *Stellaria media* (L.) VILL, *S. neglecta* WEIHE, and *S. pallida* (DUM.) PIRÉ. – New Phytologist **66**: 769-784.

WILLIAMS, N.H. (1983): Floral fragrances as cues in animal behaviour. – In JONES, C.E. & LITTLE R.J. [eds.]: *Handbook of Experimental Pollination Biology*, pp. 50-72, Scientific and Academic Editions, Van Nostrand Reinhold Company, New York.

Williams, E.G. & Rouse, J.L. (1990): Relationships of pollen size, pistil length and pollen tube growth in *Rhododendron* and their influence on hybridization. – Sexual Plant Reproduction **3**: 7-17.

WILLIS, J.C. & BURKILL, I.H. (1895-1908): Flowers and insects in Great Britain. – I. Annals of Botany **9**: 227-273 (1895); II. Annals of Botany **17**: 313-349 (1903a); III. Annals of Botany **17**: 539-570 (1903b); IV. Annals of Botany **22**: 603-649 (1908).

WILSON, P., THOMSON, J.D. (1996): How do flowers diverge. – In: LLOYD, D.G. & BARRETT, S.C.H. [eds.]: *Floral Biology - Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants.* Chapman & Hall, New York.

WITT, T. (1994): Reproduktionsbiologie von *Silene*- und *Saponaria*-Arten (Caryophyllaceae) und ihr Blüten- und Nektarangebot. – Diplomarbeit im Fachbereich Biologie, Universität Giessen

WITT, T., JÜRGENS, A., GEYER, R. & GOTTSBERGER, G. (1999): Nectar and sugar composition in flowers of *Silene* and *Saponaria* species. – Plant Biology **1**: 334-345.

WITT, T. (2003): Reproduktionsbiologie von Caryophyllaceen unter besonderer Berücksichtigung der Nektarproduktion. – Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm.

WODEHOUSE, R.P. (1935): *Pollen Grains*. – McGraw-Hill, New York.

WOLFF, D., WITT, T. & GOTTSBERGER, G. (1999): Nektarproduktion, Blütenbesucher und Reproduktionserfolg der nachtblütigen *Saponaria officinalis* L. (Caryophyllaceae). – Tagungsband des 14. Symposium Biodiversität und Evolutionsbiologie, Jena: 214.

WYATT, R. (1981): Ant-pollination of the granite outcrop endemic *Diamorpha smalii* (Crassulaceae). – American Journal of Botany **68**: 1212-1217.

WYATT, R. (1984a): The evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (Caryophyllaceae). I. Morphological correlates. – Evolution **38**: 804-816.

WYATT, R. (1984b): The evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (Caryophyllaceae). III. Reproductive effort and pollen-ovule ratios. – Systematic Botany **9**: 432-440.

WYATT, R. (1984c): The evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (Caryophyllaceae). IV. Correlated changes in the gynoeceum. – American Journal of Botany **71**: 1006-1014.

WYATT, R. (1986): Ecology and evolution of self-pollination in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). – Journal of Ecology **74**: 403-418.

ZANDONELLA, P. (1967): Les nectaires des Alsinoideae: *Stellaria* et *Cerastium* sensu lato. – Comptes Rendus de l´Academie des Sciences, Paris: 2466-2469.

ZHANG, D.-Y. (2000): Resource allocation and the evolution of self-fertilization in plants. – The American Naturalist **155**: 187-199.

8. Anhang

Tab. A1: Mittelwerte und Standardabweichungen [mm bzw. mm^2] der gemessenen morphometrischen Parameter pro Population und pro Art (fett). ∅ = Blütendurchmesser, Cbb = Kronblattbreite, Cbfl = Kronblattfläche, Cbl = Kronblattlänge, Cbs = Tiefe der Kronblattspalte, DegSb = Anzahl der degenerierten Staubblältter, Fkb = Fruchtknotenbreite, FkGrl = Fruchtknoten-Griffel-Länge, Fkl = Fruchtknotenlänge, Grl = Griffellänge, Grz = Griffelzahl, Kbb = Kelchblattbreite, Kbl = Kelchblattlänge, Sbl = Staubblattlänge, Sbz = Staubblattzahl, n = Anzahl der vermessenen Blüten. 173

Tab. A2: Mittelwerte und Standardabweichungen der gemessenen reproduktionsbiologischen Parameter pro Population und pro Art (fett). Pk∅ = Pollenkorndurchmesser, PkAnt =Anzahl der Pollenkörner pro Anthere, PkBl = Anzahl der Pollenkörner pro Blüte, P/O-Rate = Pollen-Ovula Ratio, Reproduktionssystem = Reproduktionssystem nach CRUDEN (1977), SaBl = Anzahl der Samenanlagen pro Blüte, Sbz = Staubblattzahl, n = Anzahl der vermessenen Blüten. 175

Tab. A3: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer Samenansatz sowie relativer Fruchtansatz in unterschiedlichen Bestäubungsexperimenten pro Population und Art (fett). FrAEF = Fruchtansatz von abgeschirmten, emaskulierten und von Hand fremdbestäubten Blüten, FrAS = Fruchtansatz von abgeschirmten, von Hand selbstbestäubten Blüten, FrAU = Fruchtansatz von abgeschirmten, unbehandelten Blüten, FrFU = Fruchtansatz von freien, unbehandelten Blüten, SaAEF = Samenansatz von abgeschirmten, emaskulierten und von Hand fremdbestäubten Blüten, SaAS = Samenansatz von abgeschirmten, von Hand selbstbestäubten Blüten, SaAU = Samenansatz von abgeschirmten, unbehandelten Blüten, SaFU = Samenansatz von freien, unbehandelten Blüten, n = Stichprobenumfang. 177

Tab. A 4: Ergebnisse der Keimungsversuche im Januar 2001. Absolute Anzahl der gekeimten Samen in Abhängigkeit vom Zeitpunkt nach der Aussaat. AU = Samen aus abgeschirmten, unbehandelten Blüten, FU = im Freiland gebildete Samen, n = Anzahl der ausgesäten Samen. 179

Tab. A5: Pollenvitalität (FCR), Anzahl der gebildeten Pollenkörner pro Blüte (PkBlüte), Anzahl der auf den Narben gefundenen Pollenkörner pro Blüte (PkNarben), Gesamtbestäubungseffektivität, Anzahl der in den Griffeln gefundenen Pollenschläuche pro Blüte (PsGriffel), Pollenkeimungsrate (in vivo),

Gesamttrockengewicht aller oberirdischen Pflanzenteile (TG gesamt), Trockengewicht der generativen Pflanzenteile (TG gen.) und Anteil der generativen Pflanzenteile am Gesamttrockengewicht (%). MW±SD = Mittelwert ± Standardabweichung, n = Stichprobenumfang. 181

Tab. A6: Prozentuale Nektarzusammensetzung aller untersuchten Populationen und Arten. 183

Tab. A7: Bestäuberbeobachtungen. n_E = Anzahl der Beobachtungseinheiten; Min. = beobachtete Zeit in Minuten; n_{Bl} = Anzahl der beobachteten Blüten. 185

Abb. A1a-f: Blüten von *Cerastium tomentosum* mit einem Blütenbesucher der Familie Syrphidae (a), *C. arvense* mit einem Blütenbesucher der Familie Empididae (b), *C. fontanum* (c), C. *brachypetalum* (d), *C. glomeratum* (e) und *C. semidecandrum* (f). 198

Abb. A2a-f: Blüten von *Holosteum umbellatum* (a), *Myosoton aquaticum* mit einem Blütenbesucher aus der Familie Empididae (b), *Stellaria holostea* (c), *S. nemorum* (d), *S. graminea* mit einem Blütenbesucher aus der Familie Formicidae (e) und *S. alsine* (f). 199

Abb. A3a-e: Blüten von *Stellaria media* (a), *Arenaria serpyllifolia* mit Blütenbesuchern aus der Familie Formicidae (b), *Minuartia hybrida* (c), *Moehringia trinervia* (d) und *Silene rupestris* (e). 200

Tab. A1: Mittelwerte und Standardabweichungen [mm bzw. mm^2] der gemessenen morphometrischen Parameter pro Population und pro Art (fett). ∅ = Blütendurchmesser, Cbb = Kronblattbreite, Cbfl = Kronblattfläche, Cbl = Kronblattlänge, Cbs = Tiefe der Kronblattspalte, DegSb = Anzahl der degenerierten Staubblältter, Fkb = Fruchtknotenbreite, FkGrl = Fruchtknoten-Griffel-Länge, Fkl = Fruchtknotenlänge, Grl = Griffellänge, Grz = Griffelzahl, Kbb = Kelchblattbreite, Kbl = Kelchblattlänge, Sbl = Staubblattlänge, Sbz = Staubblattzahl, n = Anzahl der vermessenen Blüten.

Art	**Ø**	**n**	**Kbl**	**Kbb**	**Cbl**	**Cbb**	**Cbfl**	**Cbs**	**Fkl**	**Fkb**	**Sbl**	**Sbz**	**Grl**	**Grz**	**FkGrl**	**n**
C. tom. BG Ulm Anz.	21,7±2,3	10	7,1±0,5	2,2±0,3	13,6±1,1	7,4±0,8	70,2±16,2	4,4±0,6	2,0±0,3	1,6±0,2	5,0±0,3	10,0±0,4	3,5±0,7	5,0±0,0	5,6±0,9	20
Cerastium tomentosum	**21,7±2,3**	**10**	**7,1±0,5**	**2,2±0,3**	**13,6±1,1**	**7,4±0,8**	**70,2±16,2**	**4,4±0,6**	**2,0±0,3**	**1,6±0,2**	**5,0±0,3**	**10,0±0,4**	**3,5±0,7**	**5,0±0,0**	**5,6±0,9**	**20**
C. arv. Laushalde	15,4±2,1	20	6,2±0,4	2,2±0,1	10,5±0,8	5,7±0,6	34,6±8,6	2,9±0,3	1,9±0,2	1,6±0,2	4,2±0,4	9,8±0,6	2,6±0,5	5,0±0,0	4,6±0,6	20
C. arv. Göttingen	16,9±1,4	20	5,9±0,5	2,1±0,2	10,5±0,8	5,9±0,8	37,2±9,3	3,1±0,4	1,9±0,2	1,5±0,2	4,5±0,5	9,7±0,7	2,2±0,9	5,0±0,0	4,2±1,1	20
C. arv. Obergurgl	14,4±1,5	20	5,4±0,5	1,9±0,2	8,6±0,5	4,7±0,5	26,1±6,4	2,7±0,4	1,4±0,2	1,3±0,2	4,2±0,3	9,7±0,6	2,8±0,6	5,0 ±0,2	4,3±0,7	20
C. arv. BG Ulm Anz.	19,8±2,4	20	6,2±0,6	2,1±0,2	12,0±1,2	6,2±1,0	55,2±16,0	3,6±0,5	1,9±0,1	1,5±0,2	4,2±0,3	9,9 ±0,4	3,0±0,6	4,9±0,3	4,9±0,6	20
Cerastium arvense	**16,6±2,8**	**80**	**5,9±0,6**	**2,1±0,2**	**10,5±1,5**	**5,6±0,9**	**38,3±14,9**	**3,1±0,6**	**1,8±0,3**	**1,5±0,2**	**4,3±0,4**	**9,8±0,6**	**2,7±0,7**	**5,0±0,2**	**4,5±0,8**	**80**
C. font. Rotmoos	8,6±0,8	20	6,2±0,4	2,1±0,2	6,0±0,4	2,4±0,3	11,8±2,4	1,9±0,3	1,9±0,1	1,5±0,1	3,0±0,3	10,0±0,2	1,8±0,3	5,0±0,0	3,4±0,3	20
C. font. BG Ulm Anzucht	9,7±1,1	20	5,5±0,4	2,1±0,1	6,0±0,4	2,7±0,2	13,3±1,8	2,0±0,2	1,8±0,2	1,4±0,1	2,8±0,3	10,0±0,6	1,6±0,2	5,0±0,0	3,9±0,3	20
C. font. BG Ulm Freig.	9,4±1,1	20	6,4±0,4	2,2±0,2	6,7±0,8	2,7±0,2	14,9±3,0	2,0±0,3	2,0±0,2	1,5±0,3	3,2±0,4	10,2±0,4	1,9±0,1	5,0±0,0	3,7±0,3	20
Cerastium fontanum	**9,2±1,1**	**60**	**6,0±0,6**	**2,1±0,2**	**6,2±0,7**	**2,6±0,3**	**13,3±2,7**	**2,0±0,3**	**1,9±0,2**	**1,4±0,2**	**3,0±0,4**	**10,0±0,4**	**1,8±0,3**	**5,0±0,0**	**3,6±0,4**	**60**
C .glom. BG Ulm Anz.	6,5±0,8	20	4,5±0,4	1,2±0,1	4,9±0,5	1,7±0,2	7,1±1,8	1,1±0,1	1,3±0,1	0,9±0,1	1,6±0,1	10,0±0,0	0,9±0,1	5,0±0,0	2,2±0,2	20
C. glom. BG Ulm Anz. wild	6,8±1,1	20	4,6±0,4	1,2±0,2	4,6±0,6	1,7±0,3	6,9±2,3	1,2±0,2	1,4±0,2	0,9±0,1	1,8±0,3	9,9±0,3	0,8±0,2	5,0±0,0	2,2±0,4	20
Cerastium glomeratum	**6,7±1,0**	**40**	**4,6±0,4**	**1,2±0,2**	**4,7±0,6**	**1,7±0,3**	**7,0±2,0**	**1,2±0,2**	**1,4±0,2**	**0,9±0,1**	**1,7±0,2**	**9,9±0,2**	**0,8±0,2**	**5,0±0,0**	**2,2±0,3**	**40**
C. brach. BG Ulm Anz.	5,3±0,6	20	4,1±0,4	1,1±0,1	3,0±0,3	1,4±0,2	2,8±1,0	0,9±0,1	1,0±0,0	1,0±0,1	1,7±0,1	10,0±0,4	1,1±0,1	5,0±0,0	2,1±0,1	20
Cerastium brachypetalum	**5,3±0,6**	**20**	**4,1±0,4**	**1,1±0,1**	**3,0±0,3**	**1,4±0,2**	**2,8±1,0**	**0,9±0,1**	**1,0±0,0**	**1,0±0,1**	**1,7±0,1**	**10,0±0,4**	**1,1±0,1**	**5,0±0,0**	**2,1±0,1**	**20**
C. semidec. Gbhf Ulm	5,0±0,7	20	4,0±0,2	1,1±0,1	3,4±0,4	1,3±0,2	4,0±0,9	0,5±0,1	1,0±0,1	1,0±0,1	1,4±0,2	5,3±0,6	0,8±0,1	5,0±0,0	1,8±0,2	20
Cerastium semidecandrum	**5,0±0,7**	**20**	**4,0±0,2**	**1,1±0,1**	**3,4±0,4**	**1,3±0,2**	**4,0±0,9**	**0,5±0,1**	**1,0±0,1**	**1,0±0,1**	**1,4±0,2**	**5,3±0,6**	**0,8±0,1**	**5,0±0,0**	**1,8±0,2**	**20**
H. umb. Laushalde	7,3±0,9	30	4,0±0,3	1,9±0,1	4,9±0,2	2,0±0,1	8,6±0,8	-	1,6±0,2	1,1±0,1	2,3±0,2	4,4±1,2	1,1±0,1	3,0±0,2	2,7±0,3	20
Holosteum umbellatum	**7,3±0,9**	**30**	**4,0±0,3**	**1,9±0,1**	**4,9±0,2**	**2,0±0,1**	**8,6±0,8**	**-**	**1,6±0,2**	**1,1±0,1**	**2,3±0,2**	**4,4±1,2**	**1,1±0,1**	**3,0±0,2**	**2,7±0,3**	**20**
M. aquat. BG Ulm Anz.	14,5±1,0	20	5,0±0,4	2,6±0,4	6,5±0,4	3,8±0,5	15,1±4,4	5,6±0,4	2,0±0,1	1,6±0,2	3,3±0,2	10,0±0,2	1,8±0,5	4,8±0,4	3,8±0,5	20
Myosoton aquaticum	**14,5±1,0**	**20**	**5,0±0,4**	**2,6±0,4**	**6,5±0,4**	**3,8±0,5**	**15,1±4,4**	**5,6±0,4**	**2,0±0,1**	**1,6±0,2**	**3,3±0,2**	**10,0±0,2**	**1,8±0,5**	**4,8±0,4**	**3,8±0,5**	**20**
S. hol. Laushalde	19,7±2,5	20	7,7±0,4	2,6±0,3	11,1±0,5	5,3±0,4	38,9±6,3	5,4±0,4	1,9±0,1	1,7±0,3	5,1±0,3	10,0±0,0	3,6±0,5	3,0±0,0	5,5±0,6	20
S. hol. BG Ulm Anz.	20,5±3,6	20	7,8±0,9	2,9±0,4	12,7±1,0	6,7±0,5	64,1±11,1	7,1±1,4	2,1±0,3	1,8±0,2	5,6±0,2	10,0±0,0	3,5±0,3	2,9±0,3	5,6±0,5	20
Stellaria holostea	**20,1±3,1**	**40**	**7,7±0,7**	**2,7±0,4**	**11,9±1,1**	**6,0±0,9**	**51,5±15,6**	**6,2±1,3**	**2,0±0,2**	**1,8±0,3**	**5,3±0,4**	**10,0±0,0**	**3,5±0,4**	**3,0±0,2**	**5,6±0,5**	**40**
S. nem. Radweg	18,2±2,3	20	6,7±0,4	2,6±0,2	12,0±1,1	4,0±0,4	25,4±7,2	9,1±1,0	3,1±0,3	1,3±0,2	6,3±0,5	10,0±0,2	3,0±0,6	3,0±0,0	6,1±0,8	20
S. nem. Silbertal	18,5±2,2	20	6,7±0,9	2,2±0,2	11,8±1,1	3,6±0,4	23,7±7,4	8,8±0,8	3,0±0,4	1,2±0,2	5,8±0,6	9,8±0,5	2,8±0,8	3,0±0,2	5,8±0,9	20
S. nem Obergurgl	15,5±1,2	25	6,0±0,3	1,9±0,2	10,9±0,5	3,2±0,4	22,2±4,9	8,0±0,6	2,8±0,4	1,2±0,2	5,1±0,5	9,8±0,5	2,1±0,3	3,0±0,0	4,9±0,5	20
Stellaria nemorum	**17,2±2,3**	**65**	**6,5±0,7**	**2,2±0,4**	**11,5±1,0**	**3,6±0,5**	**23,8±6,6**	**8,6±1,0**	**3,0±0,4**	**1,2±0,2**	**5,7±0,7**	**9,9±0,4**	**2,6±0,7**	**3,0±0,1**	**5,6±0,9**	**≥59**
S. gram. Rimpach	11,9±1,7	20	4,3±0,5	1,3±0,1	5,4±0,7	3,0±0,4	9,3±3,7	4,9±0,6	1,2±0,2	1,0±0,0	3,4±0,3	10,0±0,7	2,0±0,5	3,0±0,2	3,2±0,6	20
S. gram. BG Ulm Anz.	12,1±0,7	10	4,3±0,5	1,3±0,2	5,3±0,5	2,1±0,4	6,2±2,8	4,8±0,6	1,3±0,2	0,9±0,1	3,7±0,4	10,0±0,0	2,0±0,3	3,0±0,0	3,3±0,4	20
S. gram. BG Ulm Freig.	11,6±1,0	10	4,9±0,4	1,4±0,2	5,7±0,4	3,1±0,4	10,6±3,2	5,2±0,3	1,4±0,1	1,0±0,0	3,9±0,5	10,0±0,0	2,5±0,5	3,0±0,0	3,9±0,6	20
Stellaria graminea	**11,8±1,3**	**50**	**4,5±0,6**	**1,3±0,2**	**5,5±0,5**	**2,7±0,6**	**8,7±3,7**	**5,0±0,6**	**1,3±0,2**	**1,0±0,1**	**3,7±0,4**	**10,0±0,4**	**2,2±0,5**	**3,0±0,1**	**3,5±0,6**	**60**

Fortsetzung **Tab. A1**:

Art	**Ø**	**n**	**Kbl**	**Kbb**	**Cbl**	**Cbb**	**Cbfl**	**Cbs**	**Fkl**	**Fkb**	**Sbl**	**Sbz**	**Grl**	**Grz**	**FkGrl**	**n**
S. als. Rotmoos	7,5±1,3	30	3,6±0,3	1,1±0,1	2,4±0,3	1,3±0,3	2,6±0,8	2,2±0,3	1,3±0,2	0,9±0,1	1,7±0,3	9,2±1,5	1,4±0,3	3,1±0,2	2,6±0,6	≥19
S. als. BG Ulm Anz.	5,7±1,0	20	3,0±0,2	1,0±0,1	1,9±0,4	1,1±0,4	1,7±0,9	1,6±0,4	1,1±0,2	0,8±0,1	1,4±0,2	9,7±0,7	1,0±0,2	3,2±0,4	2,2±0,3	≥8
Stellaria alsine	**6,8±1,5**	**50**	**3,3±0,4**	**1,0±0,1**	**2,2±0,4**	**1,2±0,3**	**2,3±1,0**	**2,0±0,4**	**1,2±0,2**	**0,9±0,1**	**1,5±0,3**	**9,5±1,2**	**1,2±0,3**	**3,1±0,3**	**2,4±0,5**	**≥27**
S. med. O27	5,0±0,6	15	3,8±0,7	1,7±0,2	2,8±0,3	1,2±0,3	2,9±1,3	2,1±0,3	1,5±0,2	1,1±0,1	1,7±0,2	3,5±0,8	0,6±0,2	3,0±0,0	2,1±0,3	≥23
S. med. BG Ulm Anz.	6,0±1,3	12	3,4±0,5	1,0±0,3	1,8±0,4	1,1±0,1	1,5±0,4	1,5±0,4	0,9±0,2	0,9±0,1	1,4±0,2	3,5±0,9	0,8±0,2	3,0±0,0	1,5±0,5	≥15
S. med. BG Anz. wild	6,5±1,0	22	4,4±0,4	1,8±0,3	3,2±0,3	1,9±0,2	5,0±0,9	2,5±0,3	1,5±0,2	1,1±0,1	1,7±0,2	4,2±1,5	0,7±0,2	3,0±0,0	2,1±0,3	20
Stellaria media	5,9±1,2	49	3,8±0,7	1,5±0,5	2,6±0,7	1,4±0,4	3,3±1,7	2,1±0,5	1,3±0,3	1,0±0,1	1,6±0,3	3,7±1,1	0,7±0,2	3,0±0,0	1,9±0,4	≥58
A. serp. Laushalde	5,5±0,5	20	3,5±0,3	1,1±0,1	2,1±0,2	1,0±0,1	1,7±0,2	-	0,9±0,1	0,8±0,1	1,5±0,1	9,9±0,3	0,9±0,1	3,0±0,0	1,9±0,1	20
A. serp. BG Ulm Anz.	5,6±0,7	20	3,4±0,3	1,0±0,1	1,9±0,2	0,9±0,1	1,4±0,2	-	0,8±0,1	0,7±0,1	1,3±0,1	10,0±0,4	0,6±0,1	3,0±0,0	1,4±0,2	20
Arenaria serpyllifolia	**5,5±0,6**	**40**	**3,4±0,3**	**1,1±0,1**	**2,0±0,2**	**1,0±0,1**	**1,6±0,3**	-	**0,9±0,1**	**0,7±0,1**	**1,4±0,1**	**9,9±0,3**	**0,8±0,2**	**3,0±0,0**	**1,6±0,3**	**40**
M. hybr. Laushalde	4,5±0,4	20	3,2±0,1	1,0±0,1	2,2±0,2	1,2±0,1	2,2±0,3	-	1,1±0,1	0,8±0,1	2,0±0,1	9,8±0,5	1,2±0,1	3,0±0,0	3,1±0,2	20
M. hybr. BG Ulm Anzucht	5,1±0,5	20	3,4±0,2	0,9±0,1	1,9±0,1	0,8±0,1	1,2±0,1	-	1,0±0,1	0,6±0,1	1,5±0,1	4,0±0,6	1,0±0,1	3,0±0,0	2,0±0,1	20
Minuartia hybrida	**4,8±0,4**	**40**	**3,3±0,2**	**0,9±0,1**	**2,1±0,2**	**1,0±0,2**	**1,7±0,5**	-	**1,1±0,1**	**0,7±0,1**	**1,7±0,3**	**6,9±3,0**	**1,1±0,1**	**3,0±0,0**	**2,5±0,6**	**40**
M. trin. BG Ulm Anz.	6,5±0,7	20	3,5±0,3	1,0±0,2	2,1±0,1	0,8±0,1	1,3±0,3	-	0,9±0,1	0,8±0,1	1,8±0,2	10,0±0,0	1,2±0,2	3,0±0,0	2,1±0,2	20
M. trin. Rotmoos	7,5±1,1	20	4,7±0,3	1,4±0,2	2,7±0,3	1,0±0,1	2,2±0,4	-	1,2±0,2	1,1±0,2	1,8±0,3	10,1±0,5	1,7±0,3	3,3±0,4	2,9±0,4	20
Moehringia trinervia	**7,0±1,1**	**40**	**4,1±0,7**	**1,2±0,2**	**2,4±0,4**	**0,9±0,2**	**1,8±0,6**	-	**1,1±0,2**	**1,0±0,2**	**1,8±0,3**	**10,1±0,3**	**1,5±0,3**	**3,1±0,3**	**2,5±0,5**	**40**
Si. rupestris Obergurgl	10,0±1,0	20	5,0±0,4	1,4±0,2	6,3±0,5	2,4±0,4	5,5±1,6	0,5±0,1	2,0±0,3	0,9±0,1	3,9±0,6	10,0±0,0	1,7±0,8	3,0±0,0	3,7±1,0	20
Silene rupestris	**10,0±1,0**	**20**	**5,0±0,4**	**1,4±0,2**	**6,3±0,5**	**2,4±0,4**	**5,5±1,6**	**0,5±0,1**	**2,0±0,3**	**0,9±0,1**	**3,9±0,6**	**10,0±0,0**	**1,7±0,8**	**3,0±0,0**	**3,7±1,0**	**20**

Tab. A2: Mittelwerte und Standardabweichungen der gemessenen reproduktionsbiologischen Parameter pro Population und pro Art (fett). Pk∅ = Pollenkorndurchmesser, PkAnt =Anzahl der Pollenkörner pro Anthere, PkBl = Anzahl der Pollenkörner pro Blüte, P/O-Rate = Pollen-Ovula Ratio, Reproduktionssystem = Reproduktionssystem nach CRUDEN (1977), SaBl = Anzahl der Samenanlagen pro Blüte, Sbz = Staubblattzahl, n = Anzahl der vermessenen Blüten.

Art	**PkØ**	**PkAnt**	**Sbz**	**PkBl**	**SaBl**	**P/O-Rate**	**Reproduktionssystem**	**n**	**Pollenvitalität**	**n**
C. tom. BG Ulm Anz.	30,0±3,2	873,1±160,1	10,0±0,4	8694,3±1656,5	38,3±5,8	229,0±41,5	fakultativ autogam	20	49,2 %	20
Cerastium tomentosum	**30,0±3,2**	**873,1±160,1**	**10,0±0,4**	**8694,3±1656,5**	**38,3±5,8**	**229,0±41,5**	**fakultativ autogam**	**20**	**49,2%**	**20**
C. arv. Laushalde	30,6±2,3	1083,3±202,1	9,8±0,6	10541,6±1962,2	47,1±6,9	227,1±50,1	fakultativ autogam	20	60,5%	20
C. arv. Göttingen	30,5±2,9	1267,0±476,0	9,4±0,9	11752,8±4568,2	49,9±7,5	237,5±88,2	fakultativ autogam	20	62,1%	20
C. arv. Obergurgl	26,0±2,6	1418,5±338,7	9,7±0,6	13763,3±3432,2	38,3±6,4	362,9±99,0	fakultativ autogam	20	78,9%	10
C. arv. BG Ulm Anz	26,5±3,6	1144,2±213,3	9,9±0,4	11315,4±2274,2	37,0±11,2	303,0±78,2	fakultativ autogam	20	48,2%	10
Cerastium arvense	**28,4±3,6**	**1228,2±345,8**	**9,7±0,7**	**11852,2±3383,4**	**43,1±9,8**	**282,4±96,8**	**fakultativ autogam**	**80**	**62,0%**	**60**
C. font. BG Ulm Anz.	27,2±4,1	358,5±71,6	10,0±0,6	3584,6±744,7	59,4±7,8	60,9±13,4	obligat autogam	20	38,6%	20
C. font. BG Ulm Freig.	28,8±6,8	366,7±64,6	10,2±0,4	3737,2±663,1	57,7±6,0	65,2±11,3	obligat autogam	20	50,5%	20
C. font. Rotmoos	29,4±5,0	340,5±63,3	10,0±0,3	3395,0±658,0	55,5±5,6	61,5±12,0	obligat autogam	20	53,7%	20
Cerastium fontanum	**28,5±5,5**	**355,2±66,4**	**10,1±0,4**	**3572,3±692,5**	**57,5±6,8**	**62,5±12,2**	**obligat autogam**	**60**	**47,6%**	**60**
C .glom. BG Ulm Anz.	22,0±1,7	222,6±83,5	10,0±0,0	2225,5±835,0	55,0±5,0	40,1±13,7	obligat autogam	20	57,7%	20
C. glom. BG Ulm Anz. wild	-	278,3±81,3	9,9±0,3	2755,7±820,0	62,1±6,5	43,9±10,0	obligat autogam	20	34,4%	10
Cerastium glomeratum	**22,0±1,7**	**250,4±86,1**	**9,9±0,2**	**2490,6±859,8**	**58,5±6,8**	**42,0±12,0**	**obligat autogam**	**40**	**45,9%**	**30**
C. brach. BG Ulm Anz.	29,2±2,7	74,5±21,5	9,3±0,9	698,0±227,1	40,2±6,2	17,6±6,0	obligat autogam	≥18	67,3%	20
Cerastium brachypetalum	**29,2±2,7**	**74,5±21,5**	**9,3±0,9**	**698,0±227,1**	**40,2±6,2**	**17,6±6,0**	**obligat autogam**	**≥18**	**67,3%**	**20**
C. semidec. Gbhf Ulm	20,6±1,9	356,0±59,3	5,2±0,4	1837,6±355,9	55,9±8,8	33,2±6,2	obligat autogam	20	81,0%	20
Cerastium semidecandrum	**20,6±1,9**	**356,0±59,3**	**5,2±0,4**	**1837,6±355,9**	**55,9±8,8**	**33,2±6,2**	**obligat autogam**	**20**	**81,0%**	**20**
H. umb. Laushalde	25,2±2,0	400,7±101,0	4,4±1,2	1594,4±527,2	52,4±10,7	31,4±11,0	oblilgat autogam	20	38,9%	22
Holosteum umbellatum	**25,2±2,0**	**400,7±101,0**	**4,4±1,2**	**1594,4±527,2**	**52,4±10,7**	**31,4±11,0**	**obligat autogam**	**20**	**38,9%**	**22**
M. aquat. BG Ulm Anz.	30,5±2,7	1104,9±197,9	10,1±0,2	11099,5±1967,5	63,2±10,0	176,1±19,3	fakultiativ autogam	20	68,3%	10
Myosoton aquaticum	**30,5±2,7**	**1104,9±197,9**	**10,1±0,2**	**11099,5±1967,5**	**63,2±10,0**	**176,1±19,3**	**fakultativ autogam**	**20**	**68,3%**	**10**
S. hol. BG Ulm Anz.	31,7±1,7	1791,0±356,9	10,0±0,0	17910,0±3569,4	10,0±0,7	1788,6±330,3	fakultativ xenogam	20	18,0%	20
S. hol. Laushalde	30,1±0,7	1499,6±238,4	9,9±0,4	14883,5±2612,2	10,6±1,1	1418,1±261,3	fakultativ xenogam	20	26,0%	20
Stellaria holostea	**30,9±1,5**	**1645,3±334,0**	**10,0±0,3**	**16396,8±3446,7**	**10,3±0,9**	**1603,4±348,8**	**fakultativ xenogam**	**40**	**22,0%**	**40**
S. nem. Radweg	35,2±1,0	877,1±183,6	10,0±0,2	8728,3±1850,6	42,0±6,2	214,2±62,7	fakultativ autogam	20	76,9%	20
S. nem. Silbertal	34,2±2,3	1002,8±215,1	9,8±0,5	9796,9±2057,9	40,4±5,6	243,5±48,2	fakultativ autogam	20	81,2%	20
S. nem. Obergurgl	32,6±1,0	896,5±123,3	9,8±0,5	8792,8±1360,4	32,6±3,6	276,9±51,2	fakultativ autogam	20	85,9%	10
Stellaria nemorum	**34,0±1,9**	**925,5±183,7**	**9,9±0,4**	**9106,0±1818,3**	**38,3±6,6**	**244,9±59,4**	**fakultativ autogam**	**60**	**80,4%**	**50**
S. gram. Rimpach	25,9±2,3	502,1±133,4	10,0±0,7	4890,8±1778,0	18,4±2,5	272,5±108,8	fakultativ autogam	20	64,4%	20
S. gram. BG Ulm Anz.	26,1±2,9	655,1±167,2	10,0±0,0	6125,8±1855,6	19,3±3,0	323,1±109,9	fakultativ autogam	20	75,6%	20
S. gram. BG Ulm Freig.	27,8±2,4	494,4±121,9	10,0±0,0	4943,8±1218,8	20,1±2,5	252,4±78,3	fakultativ autogam	20	72,9%	20
Stellaria graminea	**26,6±2,7**	**550,5±158,4**	**10,0±0,4**	**5320,1±1713,4**	**19,3±2,7**	**282,7±102,9**	**fakultativ autogam**	**60**	**71,0%**	**60**

Fortsetzung **Tab. A2**:

Art	**PkØ**	**PkAnt**	**Sbz**	**PkBl**	**SaBl**	**P/O-Rate**	**Reproduktionssystem**	**n**	**Pollenvitalität**	**n**
S. als. BG Ulm Anz.	27,6±3,5	179,5±46,9	9,7±0,7	1754,3±492,3	24,5±3,4	71,3±15,2	obligat autogam	20	81,4%	9
S. als. Rotmoos	26,5±3,5	209,3±68,8	9,2±1,5	1970,0±819,5	22,4±5,5	93,4±42,8	obligat autogam	20	91,8%	10
Stellaria alsine	**27,0±3,5**	**194,4±60,1**	**9,5±1,2**	**1862,1±676,2**	**23,5±4,6**	**82,3±33,6**	**obligat autogam**	**40**	**86,9%**	**19**
S. med. O27	35,1±2,6	201,6±34,9	3,7±0,9	732,4±215,6	12,3±2,0	60,7±18,3	obligat autogam	20	75,4%	10
S. med. BG Ulm Anz.	33,3±3,6	233,1±45,7	3,3±0,9	801,6±198,2	11,6±1,6	69,5±21,6	obligat autogam	20	-	-
S. med. BG Anz. wild	33,9±3,4	305,3±45,1	4,1±1,3	1255,4±421,3	13,4±2,2	97,1±40,3	obligat autogam	20	74,3%	20
Stellaria media	**34,1±3,3**	**246,6±60,3**	**3,7±1,1**	**929,8±373,5**	**12,4±2,0**	**75,9±32,2**	**obligat autogam**	**60**	**74,7%**	**30**
A. serp. BG Ulm Anz.	23,8±2,2	87,9±31,4	10,0±0,4	862,8±300,1	24,3±2,1	35,4±11,5	obligat autogam	20	50,0%	21
A. serp. Laushalde	24,1±1,9	115,8±22,2	9,9±0,3	1147,1±230,3	21,7±3,8	55,2±18,5	obligat autogam	20	20,7%	11
Arenaria serpyllifolia	**24,0±2,1**	**101,8±30,3**	**9,9±0,3**	**1005,0±300,7**	**22,9±3,3**	**45,3±18,2**	**obligat autogam**	**40**	**39,9%**	**32**
M. hybr. Laushalde	23,1±1,1	117,9±14,7	9,8±0,5	1155,6±155,0	28,0±2,8	41,4±5,6	obligat autogam	≥20	70,5%	10
M. hybr. BG Ulm Anzucht	-	221,0±28,5	4,0±0,6	886,5±201,6	26,1±1,9	34,4±9,1	obligat autogam	20	91,3%	10
Minuartia hybrida	**23,1±1,1**	**169,4±56,8**	**6,9±3,0**	**1021,1±223,8**	**27,0±2,5**	**37,9±8,3**	**obligat autogam**	**≥40**	**80,9%**	**20**
M. trin. BG Ulm Anz.	23,1±2,1	66,3±17,7	10,0±0,0	662,9±177,4	11,1±2,4	65,7±36,5	obligat autogam	≥16	63,1%	17
M. trin. Rotmoos	23,7±1,5	81,5±18,0	10,1±0,5	830,5±203,5	15,7±2,7	54,1±17,5	obligat autogam	≥18	81,7%	20
Moehringia trinervia	**23,4±1,8**	**74,1±19,3**	**10,1±0,4**	**748,9±207,8**	**13,4±3,4**	**59,9±28,8**	**obligat autogam**	**≥34**	**73,1%**	**37**
Si. rupestris Obergurgl	23,5±1,9	1227,2±178,7	10,0±0,0	12271,8±1786,9	40,8±7,0	309,6±68,6	fakultativ autogam	20	91,5%	10
Silene rupestris	**23,5±1,9**	**1227,2±178,7**	**10,0±0,0**	**12271,8±1786,9**	**40,8±7,0**	**309,6±68,6**	**fakultativ autogam**	**20**	**91,5%**	**10**

Tab. A3: Absoluter (Mittelwert ± Standardabweichung) und relativer Samenansatz sowie relativer Fruchtansatz in unterschiedlichen Bestäubungsexperimenten pro Population und Art (fett). FrAEF = Fruchtansatz von abgeschirmten, emaskulierten und von Hand fremdbestäubten Blüten, FrAS = Fruchtansatz von abgeschirmten, von Hand selbstbestäubten Blüten, FrAU = Fruchtansatz von abgeschirmten, unbehandelten Blüten, FrFU = Fruchtansatz von freien, unbehandelten Blüten, SaAEF = Samenansatz von abgeschirmten, emaskulierten und von Hand fremdbestäubten Blüten, SaAS = Samenansatz von abgeschirmten, von Hand selbstbestäubten Blüten, SaAU = Samenansatz von abgeschirmten, unbehandelten Blüten, SaFU = Samenansatz von freien, unbehandelten Blüten, n = Stichprobenumfang.

Art	**SaFU**	**%**	**n**	**SaAU**	**%**	**n**	**SaAS**	**%**	**n**	**SaAEF**	**%**	**n**	**FrFU**	**n**	**FrAU**	**n**	**FrAS**	**n**	**FrAEF**	**n**
C. tom. BG Ulm Anz.	19,4±14,3	50,6	20	0,0±0,0	0,0	20	2,3±5,4	7,0	20	12,5±9,4	33,1	15	36,7%	30	0,0%	20	20,0%	20	80,0%	15
Cerastium tomentosum	**19,4±14,3**	**50,6**	**20**	**0,0±0,0**	**0,0**	**20**	**2,3±5,4**	**7,0**	**20**	**12,5±9,4**	**33,1**	**15**	**36,7%**	**30**	**0,0%**	**20**	**20,0%**	**20**	**80,0%**	**15**
C. arv. Laushalde	(3,5±4,0)	7,4	20	0,0±0,0	0,0	20	-	-	-	-	-	-	41,5%	53	0,0%	20	-	-	-	-
C. arv. Göttingen	18,4±10,4	36,9	20	0,0±0,0	0,0	20	-	-	-	-	-	-	43,3%	30	0,0%	20	-	-	-	-
C. arv. Obergurgl	17,0±7,7	44,4	20	0,0±0,0	0,0	20	-	-	-	-	-	-	58,6%	29	0,0%	20	-	-	-	-
C. arv. BG Ulm Anz	19,1±8,2	57,7	20	0,0±0,0	0,0	17	-	-	-	-	-	-	92,6%	27	0,0%	17	-	-	-	-
Cerastium arvense	**14,5±10,1**	**36,5**	**80**	**0,0±0,0**	**0,0**	**77**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**66,7%**	**89**	**0,0%**	**77**	**-**	**-**	**-**	**-**
C. font. BG Ulm Anz.	36,5±19,4	61,4	35	39,7±14,6	66,8	36	-	-	-	-	-	-	93,1%	29	86,7%	30	-	-	-	-
C. font. BG Ulm Freig.	56,3±8,4	97,6	20	40,0±12,5	69,3	24	-	-	-	-	-	-	85,0%	20	100,0%	30	-	-	-	-
C. font. Rotmoos	57,7±7,3	104,0	20	40,3±12,5	72,6	20	-	-	-	-	-	-	86,7%	30	80,0%	30	-	-	-	-
Cerastium fontanum	**47,4±17,6**	**82,4**	**75**	**40,0±13,3**	**69,6**	**80**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**88,3%**	**79**	**88,9%**	**90**	**-**	**-**	**-**	**-**
C .glom. BG Ulm Anz.	58,9±8,6	107,1	20	45,2±9,8	83,7	15	-	-	-	-	-	-	92,9%	28	100%	10	-	-	-	-
C. glom. BG Ulm Anz.wild	53,8±5,7	87,7	20	48,2±11,0	78,7	19	-	-	-	-	-	-	94,7%	19	100%	10	-	-	-	-
Cerastium glomeratum	**56,4±7,6**	**97,6**	**40**	**46,9±10,4**	**80,9**	**34**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**93,8%**	**47**	**100%**	**20**	**-**	**-**	**-**	**-**
C. brach. BG Ulm Anz.	48,9±8,4	121,6	35	36,9±12,5	91,8	32	-	-	-	-	-	-	100,0%	28	86,7%	30	-	-	-	-
Cerastium brachypetalum	**48,9±8,4**	**121,6**	**35**	**36,9±12,5**	**91,8**	**32**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**100,0%**	**28**	**86,7%**	**30**	**-**	**-**	**-**	**-**
C. semidec. Gbhf Ulm	34,9±18,8	62,4	35	23,1±9,2	41,3	15	55,0±8,3	94,9	5	-	-	-	96,3%	27	50,0%	20	100,0%	5	-	-
Cerastium semidecandrum	**34,9±18,8**	**62,4**	**35**	**23,1±9,2**	**41,3**	**15**	**55,0±8,3**	**94,9**	**5**	**-**	**-**	**-**	**96,3%**	**27**	**50,0%**	**20**	**100,0%**	**5**	**-**	**-**
H. umb. Laushalde	56,4±12,3	107,6	29	46,9±13,5	89,5	17	-	-	-	-	-	-	95,7%	49	96,7%	30	-	-	-	-
Holosteum umbellatum	**56,4±12,3**	**107,6**	**29**	**46,9±13,5**	**89,5**	**17**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**95,7%**	**49**	**96,7%**	**30**	**-**	**-**	**-**	**-**
M. aquat. BG Ulm Anz.	59,9±14,2	94,8	35	19,4±12,2	30,7	36	46,3±16,0	67,8	8	44,8±19,8	65,7	10	96,6%	29	22,5%	40	80,0%	20	100,0%	10
Myosoton aquaticum	**59,9±14,2**	**94,8**	**35**	**19,4±12,2**	**30,7**	**36**	**46,3±16,0**	**67,8**	**8**	**44,8±19,8**	**65,7**	**10**	**96,6%**	**29**	**22,5%**	**40**	**80,0%**	**20**	**100,0%**	**10**
S. hol. BG Ulm Anz.	3,4±1,6	34,0	20	0,3±0,7	3,4	28	0,1±0,3	0,8	12	4,4±2,9	44,0	19	83,3%	30	8,7%	30	8,3%	12	88,9%	19
S. hol. Laushalde	2,4±1,2	22,6	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stellaria holostea	**2,9±1,5**	**28,2**	**40**	**0,3±0,7**	**3,4**	**28**	**0,1±0,3**	**0,8**	**12**	**4,4±2,9**	**44,0**	**19**	**83,3%**	**30**	**8,7%**	**30**	**8,3%**	**12**	**88,9%**	**19**
S. nem. Radweg	39,6±7,9	94,3	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	65,8%	38	-	-	-	-	-	-
S. nem. Silbertal	29,7±6,7	73,5	19	0,4±1,1	1,1	7	-	-	-	-	-	-	75,0%	16	14,3%	7	-	-	-	-
S. nem Obergurgl	11,2±6,4	34,4	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	58,6%	29	-	-	-	-	-	-
Stellaria nemorum	**24,2±13,3**	**63,2**	**49**	**0,4±1,1**	**1,1**	**7**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**66,5%**	**83**	**14,3%**	**7**	**-**	**-**	**-**	**-**

Fortsetzung **Tab. A3**:

Art	**SaFU**	**%**	**n**	**SaAU**	**%**	**n**	**SaAS**	**%**	**n**	**SaAEF**	**%**	**n**	**FrFU**	**n**	**FrAU**	**n**	**FrAS**	**n**	**FrAEF**	**n**
S. gram. Rimpach	12,0±2,6	65,2	20	0,3±0,8	1,2	20	0,0±0,0	0,0	10	5,7±3,9	28,2	7	51,5%	33	6,7%	30	0,0%	10	70,0%	10
S. gram. BG Ulm Anz.	7,9±5,0	40,9	47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	74,1%	27	-	-	-	-	-	-
S. gram BG Ulm Freig.	11,6±4,9	57,7	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75,0%	24	-	-	-	-	-	-
Stellaria graminea	**9,6±4,9**	**49,7**	**87**	**0,3±0,8**	**1,2**	**20**	**0,0±0,0**	**0,0**	**10**	**5,7±3,9**	**28,2**	**7**	**66,9%**	**84**	**6,7%**	**30**	**0,0%**	**10**	**70,0%**	**10**
S. als. BG Ulm Anz.	21,9±5,8	89,4	20	13,6±4,3	55,5	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S. als. Rotmoos	20,2±6,9	90,2	34	18,3±3,1	81,7	15	-	-	-	-	-	-	65,4%	26	90%	30	-	-	-	-
Stellaria alsine	**21,2±6,2**	**90,2**	**54**	**16,0±4,4**	**68,1**	**30**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**65,4%**	**26**	**90%**	**30**	**-**	**-**	**-**	**-**
S. med. O27	10,4±3,1	84,6	20	5,2±2,2	42,3	17	-	-	-	-	-	-	96,3%	27	63,3%	47	-	-	-	-
S. med. BG Ulm Anz.	9,6±1,3	82,8	20	7,0±1,8	60,3	15	-	-	-	-	-	-	73,3%	15	80,0%	15	-	-	-	-
S. med. BG Anz. wild	10,9±2,1	81,3	52	9,1±2,1	67,9	13	6,0±4,0	49,4	5	-	-	-	96,6%	32	75,0%	40	25,0%	20	-	-
Stellaria media	**10,5±2,3**	**84,7**	**92**	**6,9±2,5**	**55,6**	**45**	**6,0±4,0**	**49,4**	**5**	**-**	**-**	**-**	**88,7%**	**74**	**72,8%**	**102**	**25,0%**	**20**	**-**	**-**
A. serp. BG Ulm Anz.	23,7±5,4	97,5	34	22,3±4,4	91,8	20	-	-	-	-	-	-	92,9%	28	100,0%	30	-	-	-	-
A. serp. Laushalde	23,5±3,7	108,3	20	20,1±3,9	92,6	21	-	-	-	-	-	-	100,0,	20	93,3%	30	-	-	-	-
Arenaria serpyllifolia	**23,6±4,8**	**102,6**	**54**	**21,2±4,2**	**92,2**	**41**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**96,5%**	**48**	**96,7%**	**60**	**-**	**-**	**-**	**-**
M. hybr. Laushalde	27,7±4,2	99,3	20	22,0±4,6	81,0	9	-	-	-	-	-	-	89,7%	29	90,0%	10	-	-	-	-
M .hybr. BG Ulm Anz.	22,1±2,6	84,7	20	18,5±5,0	70,9	17	-	-	-	-	-	-	83,3%	30	63,3%	30	-	-	-	-
Minuartia hybrida	**24,8±4,5**	**92,2**	**40**	**19,7±5,1**	**75,1**	**26**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**86,5%**	**50**	**76,6%**	**40**	**-**	**-**	**-**	**-**
M. trin. BG Ulm Anz.	12,0±3,0	109,9	≥19	7,9±2,6	76,6	≥19	-	-	-	-	-	-	85,0%	20	95,0%	20	75,0%	20	-	-
M. trin. Rotmoos	16,2±4,1	109,2	≥19	11,3±4,2	78,9	≥18	13,5±3,9	92,2	8	-	-	-	89,5%	19	100,0%	30	100%	8	-	-
Moehringia trinervia	**14,1±4,1**	**109,6**	**≥38**	**9,3±3,7**	**77,0**	**≥37**	**13,5±3,9**	**92,2**	**8**	**-**	**-**	**-**	**87,3%**	**39**	**97,5%**	**50**	**87,5%**	**28**	**-**	**-**
Si. rupestris Obergurgl	48,2±9,6	122,1	20	0,7±2,2	16,3	10	18,2±9,2	44,8	6	16,0±10,8	36,0	6	48,1%	27	10,0%	10	60,0%	10	60,0%	10
Silene rupestris	**48,2±9,6**	**122,1**	**20**	**0,7±2,2**	**16,3**	**10**	**18,2±9,2**	**44,8**	**6**	**16,0±10,8**	**36,0**	**6**	**48,1%**	**27**	**10,0%**	**10**	**60,0%**	**10**	**60,0%**	**10**

Tab. A 4: Ergebnisse der Keimungsversuche im Januar 2001. Absolute Anzahl der gekeimten Samen in Abhängigkeit vom Zeitpunkt nach der Aussaat. AU = Samen aus abgeschirmten, unbehandelten Blüten, FU = im Freiland gebildete Samen, n = Anzahl der ausgesäten Samen.

Art	**Exp.**	**n**	**04.01.**	**05.01.**	**10.01.**	**11.01.**	**12.01.**	**13.01.**	**15.01.**	**16.01.**	**17.01.**	**18.01.**	**19.01.**	**22.01.**	**23.01.**	**24.01.**	**25.01.**	**26.01.**	**29.01.**	**30.01.**
C. tomentosum	FU	109	-	0	1	5	53	84	86	86	88	88	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm. Anz.																				
C. arvense	FU	117	-	0	3	51	89	99	99	105	108	109	-	-	-	-	-	-	-	-
Laushalde																				
C. arvense	FU	143	-	0	0	7	24	56	80	90	105	105	-	-	-	-	-	-	-	-
Obergurgl																				
C. arvense	FU	93	-	0	2	20	65	81	88	92	93	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz.																				
C. fontanum	FU	112	0	0	1	4	33	89	110	112	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz.	AU	120	0	0	0	0	57	114	118	120	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C. fontanum	FU	79	0	0	2	7	44	78	83	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Freil.	AU	90	0	0	1	35	69	93	97	97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C. fontanum	FU	140	0	0	1	6	33	85	121	132	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rotmoos	AU	175	0	0	0	55	112	165	183	183	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C. glomeratum	FU	330	-	0	69	201	223	290	325	330	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz.																				
C. glomeratum	FU	360	-	0	38	122	308	320	355	355	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz. wild																				
C. brachypetalum																				
BG Ulm Anz.	AU	161	-	0	1	65	125	127	154	159	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C. semidecandrum	FU	226	-	0	24	80	128	145	168	176	181	181	-	-	-	-	-	-	-	-
Gbhf. Ulm																				
H. umbellatum	FU	160	0	0	0	4	21	29	33	33	33	33	-	-	-	-	-	-	-	-
Laushalde	AU	116	0	0	0	2	19	36	53	62	77	77	-	-	-	-	-	-	-	-
M. aquaticum	FU	153	0	0	0	0	0	3	19	24	27	30	34	37	37	37	-	-	-	-
BG Ulm Anz.	AU	140	0	0	0	0	0	2	17	20	22	25	30	31	33	33	-	-	-	-
S. holostea	FU	46	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	8	8
BG Ulm Anz.																				
S. holostea	FU	50	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Laushalde																				
S. nemorum	FU	100	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	5	7	16	22	31	35	36
Radweg																				
S. nemorum	FU	81	-	0	0	0	0	0	1	2	6	13	17	29	30	35	35	-	-	-
Silebertal																				
S. nemorum	FU	88	-	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	5	8	12	15	16	18	23
Obergurgl																				

Fortsetzung **Tab. A4**:

Art	Exp.	n	04.01.	05.01.	10.01.	11.01.	12.01.	13.01.	15.01.	16.01.	17.01.	18.01.	19.01.	22.01.	23.01.	24.01.	25.01.	26.01.	29.01.	30.01.
S. graminea	FU	57	-	0	0	0	0	0	3	8	17	22	24	28	28	-	-	-	-	-
Rimpach																				
S. graminea	FU	158	-	0	0	0	3	5	17	27	34	48	69	80	80	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz.																				
S. graminea	FU	97	-	0	0	0	0	0	1	10	25	45	56	72	72	-	-	-	-	-
BG Ulm Freil.																				
S. alsine	FU	197	0	0	0	0	10	50	99	125	136	136	-	-	-	-	-	-	-	-
Rotmoos	AU	220	0	0	0	1	1	57	156	210	213	213	-	-	-	-	-	-	-	-
S. media	FU	75	0	0	4	25	55	63	66	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O27	AU	81	0	0	11	35	76	87	84	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S. media	FU	79	0	0	0	4	16	32	32	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz. wild	AU	71	0	0	0	26	64	70	70	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A. serpyllifolia	FU	202	0	0	4	86	176	172	187	187	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz.	AU	170	0	0	27	105	155	178	170	170	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A. serpyllifolia	FU	96	0	0	9	50	74	95	91	92	97	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Laushalde	AU	109	0	0	13	42	77	81	89	100	106	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. hybrida	FU	124	0	0	1	11	22	54	67	70	83	83	-	-	-	-	-	-	-	-
BG Ulm Anz.	AU	135	0	0	0	1	1	18	38	48	67	67	-	-	-	-	-	-	-	-
M. hybrida	FU	318	-	0	1	16	78	150	170	190	190	199	208	208	-	-	-	-	-	-
Laushalde																				
M. trinervia	FU	87	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	4	4	4	6	6	8	8
BG Ulm Anz.	AU	93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	14	18	20	23	27	32	33
M. trinervia	FU	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	5	11
Rotmoos	AU	107	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	9	19	26	26	35	41	51	51
Si. rupestris	FU	183	-	0	0	0	3	29	72	100	114	124	125	125	-	-	-	-	-	-
Obergurgl																				

Tab. A5: Pollenvitalität (FCR), Anzahl der gebildeten Pollenkörner pro Blüte (PkBlüte), Anzahl der auf den Narben gefundenen Pollenkörner pro Blüte (PkNarben), Gesamtbestäubungseffektivität, Anzahl der in den Griffeln gefundenen Pollenschläuche pro Blüte (PsGriffel), Pollenkeimungsrate (in vivo), Gesamttrockengewicht aller oberirdischen Pflanzenteile (TG gesamt), Trockengewicht der generativen Pflanzenteile (TG gen.) und Anteil der generativen Pflanzenteile am Gesamttrockengewicht (%). MW±SD = Mittelwert ± Standardabweichung, n = Stichprobenumfang.

Art	**Pollenvitalität (FCR)**	**n**	**PkBlüte (MW±SD)**	**n**	**PkNarben (MW±SD)**	**n**	**Bestäubungs-effektivität**	**PsGriffel (MW±SD)**	**n**	**Pollenvitalität (in vivo)**	**TG gesamt (g)**	**TG gen. (g)**	**%**
C. tom. BG Ulm Anz.	49,2%	20	8694,3±1656,5	20	49,7±51,8	20	0,0057	7,4±10,0	20	14,9%	2,3	0,5	20,5
Cerastium tomentosum	**49,2%**	**20**	**8694,3±1656,5**	**20**	**49,7±51,8**	**20**	**0,0057**	**7,4±10,0**	**20**	**14,9%**	**2,3**	**0,5**	**20,5**
C. arv. Laushalde	60,5%	20	10541,6±1962,2	20	18,9±26,9	20	0,0018	4,9±5,8	20	25,9%	1,3	0,2	17,6
C. arv. Göttingen	62,1%	20	11752,8±4568,2	20	3,5±8,2	19	0,0003	0,9±1,7	19	25,7%	2,0	0,2	11,9
C. arv. Obergurgl	78,9%	10	13763,3±3432,2	20	24,4±28,3	20	0,0018	2,3±2,7	20	9,4%	0,4	0,1	25,6
C. arv. BG Ulm Anz	48,2/	10	11315,4±2274,2	20	13,1±14,8	21	0,0012	3,5±3,9	21	26,7%	-	-	-
Cerastium arvense	**62,0%**	**60**	**11852,2±3383,4**	**80**	**15,1±22,3**	**80**	**0,0013**	**3,0±4,1**	**80**	**19,9%**	**1,2**	**0,2**	**18,4**
C. font. BG Ulm Anz.	38,6%	20	3584,6±744,7	20	56,1±72,5	20	0,0157	0,8±3,6	20	1,4%	3,4	0,8	24,6
C. font. BG Ulm Freig.	50,5%	20	3737,2±663,1	20	40,5±37,9	19	0,0108	5,3±7,1	19	13,1%	2,4	0,4	17,8
C. font. Rotmoos	53,7%	20	3395,0±658,0	20	28,6±38,2	20	0,0084	1,1±2,3	20	3,8%	1,1	0,2	21,1
Cerastium fontanum	**47,6%**	**60**	**3572,3±692,5**	**60**	**41,8±52,7**	**59**	**0,0117**	**2,3±5,1**	**59**	**5,5%**	**2,3**	**0,5**	**21,1**
C .glom. BG Ulm Anz.	51,7%	20	2225,5±835,0	20	51,0±57,9	38	0,0229	8,6±14,3	38	16,9%	2,7	0,6	20,7
C. glom. BG Ulm Anz.wild	34,4%	10	2755,7±820,0	20	29,0±50,9	19	0,0105	3,3±3,9	19	11,4%	1,2	0,5	37,1
Cerastium glomeratum	**45,9%**	**30**	**2490,6±859,8**	**40**	**43,7±55,9**	**57**	**0,0175**	**6,8±12,1**	**57**	**15,6%**	**2,0**	**0,5**	**28,9**
C. brach. BG Ulm Anz.	67,3%	20	698,0±227,1	20	18,8±14,3	20	0,0269	0,1±0,7	20	0,5%	1,9	0,5	24,7
Cerastium brachypetalum	67,3%	20	698,0±227,1	20	18,8±14,3	20	0,0269	0,1±0,7	20	0,5%	1,9	0,5	24,7
C. semidec. Gbhf Ulm	81,0%	20	1837,6±355,9	20	9,5±10,9	20	0,0052	0,9±2,3	20	9,5%	0,3	0,1	31,0
Cerastium semidecandrum	**81,0%**	**20**	**1837,6±355,9**	**20**	**9,5±10,9**	**20**	**0,0052**	**0,9±2,3**	**20**	**9,5%**	**0,3**	**0,1**	**31,0**
H. umb. Laushalde	38,9%	22	1594,4±527,2	20	37,3±34,0	13	0,0234	10,6±110,9	13	28,4%	0,7	0,2	30,9
Holosteum umbellatum	**38,9%**	**22**	**1594,4±527,2**	**20**	**37,3±34,0**	**13**	**0,0234**	**10,6±11,9**	**13**	**28,4%**	**0,7**	**0,2**	**30,9**
M. aquat. BG Ulm Anz.	38,3%	10	11099,5±1967,5	20	66,0±87,7	20	0,0059	13,7±17,3	20	20,7%	6,5	0,7	10,2
Myosoton aquaticum	**38,3%**	**10**	**11099,5±1967,5**	**20**	**66,0±87,7**	**20**	**0,0059**	**13,7±17,3**	**20**	**20,7%**	**6,5**	**0,7**	**10,2**
S. hol. BG Ulm Anz.	18,0%	20	17910,0±3569,4	20	3,2±4,9	20	0,0002	1,0±1,7	20	31,2%	2,7	0,7	24,5
S. hol. Laushalde	26,0%	20	14883,5±2612,2	20	1,2±3,3	20	0,0001	1,1±1,8	20	91,7%	1,5	0,3	21,1
Stellaria holostea	**22,0%**	**40**	**16396,8±3446,7**	**40**	**2,2±4,3**	**40**	**0,0001**	**1,1±1,8**	**40**	**50,0%**	**2,1**	**0,5**	**22,8**
S. nem. Radweg	76,9%	20	8728,3±1850,6	20	0,3±0,6	16	0,0000	0,06±0,3	16	20,0%	5,4	0,6	11,2
S. nem. Silbertal	81,2%	20	9796,9±2057,9	20	44,8±47,9	12	0,0046	8,1±6,4	12	18,1%	6,9	0,4	6,2
S. nem. Obergurgl	85,9%	10	8792,8±1360,4	20	45,5±52,7	13	0,0052	8,6±8,0	13	18,9%	4,2	0,3	6,7
Stellaria nemorum	**80,4%**	**50**	**9106,0±1818,3**	**60**	**27,7±44,3**	**41**	**0,0030**	**5,1±6,9**	**41**	**18,4%**	**5,5**	**0,4**	**8,1**
S. gram. Rimpach	64,4%	20	4890,8±1778,0	20	3,1±10,7	12	0,0006	0,7±2,3	12	22,6%	2,5	0,4	16,5
S. gram. BG Ulm Anz.	75,6%	20	6125,8±1855,6	20	0,6±1,5	11	0,0001	0,1±0,3	11	16,7%	1,7	0,4	21,8
S. gram. BG Ulm Freig.	72,9%	20	4943,8±1218,8	20	0,1±0,5	19	0,0000	0,1±0,4	19	100,0%	2,5	0,2	9,8
Stellaria graminea	**71,0%**	**60**	**5320,1±1713,4**	**60**	**1,1±5,7**	**42**	**0,0002**	**0,3±1,3**	**42**	**27,3%**	**2,2**	**0,3**	**16,0**

Fortsetzung **Tab. A5**:

Art	Pollenvitalität (FCR)	n	PkBlüte (MW±SD)	n	PkNarben (MW±SD)	n	Bestäubungs-effektivität	PsGriffel (MW±SD)	n	Pollenvitalität (in vivo)	TG gesamt (g)	TG gen. (g)	%
S. als. BG Ulm Anz.	81,4%	9	1754,3±492,3	20	17,7±37,2	11	0,0101	6,0±12,3	11	33,9%	1,8	0,4	19,3
S. als. Rotmoos	91,8%	10	1970,0±819,5	20	17,0±24,9	12	0,0086	4,7±5,0	12	27,6	0,4	0,0	8,0
Stellaria alsine	**86,9%**	**19**	**1862,1±676,2**	**40**	**17,3±30,6**	**23**	**0,0093**	**5,3±9,0**	**23**	**30,6%**	**1,1**	**0,2**	**13,6**
S. med. O27	75,4%	10	732,4±215,6	20	11,9±17,1	31	0,0162	1,0±2,2	31	8,4%	1,7	0,5	28,0
S. med. BG Ulm Anz.	-	-	801,6±198,2	20	35,3±45,5	7	0,0440	2,1±5,7	7	5,9%	3,6	0,7	18,9
S. med. BG Anz. wild	74,3%	20	1255,4±421,3	20	14,0±36,0	21	0,0111	2,4±5,0	21	17,1%	1,7	0,3	18,4
Stellaria media	**74,7%**	**30**	**929,8±373,5**	**60**	**15,4±29,4**	**59**	**0,0166**	**1,6±3,9**	**59**	**10,4%**	**2,3**	**0,5**	**21,8**
A. serp. BG Ulm Anz.	50,0%	21	862,8±300,1	20	26,0±19,3	20	0,0301	0,4±1,1	20	1,5%	1,3	0,5	35,9
A. serp. Laushalde	20,7%	11	1147,1±230,3	20	55,3±34,0	20	0,0482	4,9±3,7	20	8,9%	0,3	0,1	24,0
Arenaria serpyllifolia	**39,9%**	**32**	**1005,0±300,7**	**40**	**40,6±31,1**	**40**	**0,0404**	**2,6±3,5**	**40**	**6,4%**	**0,8**	**0,3**	**30,0**
M. hybr. Laushalde	70,5%	10	1155,6±155,0	20	192,0±71,8	20	0,1661	23,9±22,0	20	12,4%	-	-	-
M. hybr. BG Ulm Anzucht	91,3%	10	886,5±201,6	20	68,9±49,5	17	0,0777	11,4±5,5	17	16,5%	1,5	0,2	10,1
Minuartia hybrida	**80,9%**	**20**	**1021,1±223,8**	**40**	**135,4±87,6**	**37**	**0,1326**	**18,1±17,5**	**37**	**13,4%**	**1,5**	**0,2**	**10,1**
M. trin. BG Ulm Anz.	63,1%	17	662,9±177,4	19	33,2±29,2	16	0,0501	10,2±6,9	16	30,7%	-	-	-
M. trin. Rotmoos	81,7%	20	830,5±203,5	20	20,5±22,2	20	0,0247	11,9±11,6	20	58,0%	0,8	0,1	6,4
Moehringia trinervia	**73,1%**	**37**	**748,9±207,8**	**39**	**26,1±26,0**	**36**	**0,0349**	**11,2±9,7**	**36**	**42,9%**	**0,8**	**0,1**	**6,4**
Si. rupestris Obergurgl	91,5%	10	12271,8±1786,9	20	50,9±73,3	21	0,0041	10,2±13,4	21	20,0%	1,1	0,2	16,2
Silene rupestris	**91,5%**	**10**	**12271,8±1786,9**	**20**	**50,9±73,3**	**21**	**0,0041**	**10,2±13,4**	**21**	**20,0%**	**1,1**	**0,2**	**16,2**

Tab. A6: Prozentuale Nektarzusammensetzung aller untersuchten Populationen und Arten.

Art	**% Fructose**	**% Glucose**	**% Saccharose**	**n**
C. tom. BG Ulm Anz.	52,81	41,89	5,30	7
Cerastium tomentosum	**52,81**	**41,89**	**5,30**	**7**
C. arv. Laushalde	52,40	36,68	10,92	14
C. arv. Göttingen	52,23	42,41	5,36	5
C. arv. Obergurgl	51,21	43,61	5,18	12
C. arv. BG Ulm Anz.	51,07	44,02	4,91	4
Cerastium arvense	**51,84**	**40,63**	**7,54**	**35**
C. font. BG Ulm Anz.	55,72	42,26	2,02	10
C. font. BG Ulm Freig.	49,62	46,04	4,33	11
C. font. Rotmoos	49,80	44,82	5,38	12
Cerastium fontanum	**51,53**	**44,45**	**4,01**	**33**
C. glom. BG Ulm Anz.	45,04	40,28	14,68	4
C. glom. BG Ulm Anz. wild	39,40	45,95	14,65	1
Cerastium glomeratum	**43,92**	**41,41**	**14,67**	**5**
C. brach. BG Ulm Anz.	50,83	47,54	1,63	3
Cerastium brachypetalum	50,83	47,54	1,63	3
C. semidec. Gbhf. Ulm	51,94	44,03	4,04	6
Cerastium semidecandrum	**51,94**	**44,03**	**4,04**	**6**
H. umb. Laushalde	47,43	46,06	6,51	7
Holosteum umbellatum	47,43	46,06	6,51	7
M. aquat. BG Ulm Anz.	49,41	49,33	1,26	17
Myosoton aquaticum	**49,41**	**49,33**	**1,26**	**17**
S. hol. BG Ulm Anz.	47,67	47,63	4,70	7
S. hol. Laushalde	50,79	45,43	3,78	5
Stellaria holostea	**48,97**	**46,71**	**4,32**	**12**
S. nem. Radeweg	59,41	38,39	2,20	6
S. nem. Siilbertal	53,40	45,65	0,95	14
S. nem. Obergurgl	53,39	44,21	2,40	15
Stellaria nemorum	**54,45**	**43,73**	**1,81**	**35**
S. gram. Rimpach	57,07	34,05	8,87	6
S. gram. BG Ulm Anz.	49,90	38,81	11,30	13
S. gram. BG Ulm Freig.	52,41	45,21	2,37	9
Stellaria graminea	**52,24**	**39,85**	**7,91**	**28**
S. als. Rotmoos	51,98	35,54	12,48	9
Stellaria alsine	**51,98**	**35,54**	**12,48**	**9**
S. med. O27	51,61	48,39	0,00	5
S. med. BG Ulm Anz. wild	55,62	44,07	0,31	13
Stellaria media	**54,51**	**45,27**	**0,22**	**18**
A. serp. BG Ulm Anz.	56,56	42,97	0,48	11
A. serp. Laushalde	53,02	46,98	0,00	6
Arenaria serpyllifolia	**55,14**	**44,57**	**0,29**	**17**
M. hybr. Laushalde	55,19	44,81	0,00	6
Minuartia hybrida	**55,19**	**44,81**	**0,00**	**6**

Fortsetzung **Tab. A6**:

Art	**% Fructose**	**% Glucose**	**% Saccharose**	**n**
M. trin. BG Ulm Anz.	50,98	49,02	0,00	3
M. trin. Rotmoos	57,01	42,99	0,00	9
Moehringia trinervia	**55,51**	**44,49**	**0,00**	**11**
Si. rupestris Obergurgl	45,66	3,36	50,98	13
Silene rupestris	46,31	2,55	51,14	13

Tab. A7: Bestäuberbeobachtungen. n_E = Anzahl der Beobachtungseinheiten; Min. = beobachtete Zeit in Minuten; n_{Bl} = Anzahl der beobachteten Blüten.

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
Cerastium tomentosum					
BG Ulm Anzucht	Araneida	1	10	206	2120
	Thysanoptera	5			
	Heteroptera non det.	1			
	Coleoptera				
	Carabidae	1			
	Diptera				
	non det.	12			
	Anthomyiidae	8			
	Empididae	25			
	Muscidae	2			
	Syrphidae.				
	non det	2			
	Eristalis tenax L.	1			
	Episyrphus balteatus DEGEER	2			
	Parasyrphyus annulatus ZETT.	2			
	Tephritidae	1			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Andrena sp.	4			
	Halictinae	1			
	Formicidae				
	Formica sp.	40			
	Lasius niger L.	11			
Cerastium arvense					
Laushalde	Thysanoptera	84	26	695	21835
	Ensifera	2			
	Coleoptera				
	Carabidae				
	Amara sp.	7			
	Cerambycidae				
	Leptura livida FABR.	3			
	Curculionidae	1			
	Elateridae	2			
	Melyridae				
	Dasytes plumbeus MÜLLER	4			
	Nitidulidae				
	non det.	6			
	Meligethes aeneus FABR.	5			
	Diptera				
	non det.	2			
	Brachycera non det.	2			
	Nematocera non det.	1			
	Anthomyiidae	1			
	Bombyliidae				
	Bombylius mayor L.	4			
	Cecidomyiidae	2			
	Emididae				
	non det.	230			
	Empis tesselata FABR.	1			
	Muscidae	9			
	Phoridae	1			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
	Sarcophagidae	1			
	Sciaridae	1			
	Syrphidae				
	non det.	1			
	Parasyrphus lineolus ZETT.	1			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Halictinae non det.	7			
	Halictus sp.	2			
	Lasioglossum sp.	2			
	Nomada sp.	2			
	Sphecodes sp.	1			
	Formicidae				
	non det.	3			
	Formica sp.	2			
	Lasius niger L.	10			
	Ichneumonidae	3			
	Lepidoptera				
	Pieridae	1			
Göttingen	Thysanoptera	1	11	170	1945
	Coleoptera				
	Nitidulidae	1			
	Oedemeridae	1			
	Diptera				
	non det.	1			
	Brachycera	3			
	Calliphoridae	8			
	Chloropidae	86			
	Empididae	77			
	Heleomycidae	3			
	Sarcophagidae	4			
	Syrphidae non det.	1			
	Hymenoptera				
	non det.	1			
	Apidae				
	Andrena sp.	2			
	Chelsididae	1			
	Formicidae				
	Lasius niger L.	1			
	Myrmica rubra L.	2			
	Mymaridae	1			
Obergurgl	Araneida	1	16	315	2790
	Thysanoptera	17			
	Coleoptera				
	non det.	1			
	Melyridae				
	non det.	4			
	Dasytes plumbeus MÜLLER	2			
	Nitidulidae	1			
	Diptera				
	non det.	4			
	Anthomyiidae	2			
	Bibionidae	1			

Fortsetzung **Tab. A7:**

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
	Bombyliidae				
	Bombylius mayor L.	1			
	Dolichopodidae	1			
	Empididae	142			
	Muscidae	153			
	Sarcophagidae	4			
	Sciaridae	1			
	Syrphidae				
	Platycheirus sp.	13			
	Sphaerophoria sp.	2			
	Cheilosia sp.	2			
	Tachinidae	10			
	Hymenoptera				
	non det.	2			
	Formicidae				
	Myrmica rubra L.	1			
	Sphecidae				
	Passaloecus sp.	2			
	Lepidoptera				
	non det.	1			
	Agrynnis sp.	1			
BG Ulm Anzucht	Heteroptera		9	150	3185
	Lygaeidae	5			
	Coleoptera				
	Bruchidae	1			
	Carabidae	1			
	Diptera				
	non det.	2			
	Brachycera non det.	9			
	Anthomyiidae	8			
	Cecidomyiidae	2			
	Empididae	85			
	Muscidae	1			
	Phoridae	9			
	Sarcophagidae	11			
	Scatopsidae	1			
	Syrphidae				
	non det.	6			
	Orthonevra nobilis FALLEN	1			
	Eristalis tenax L.	1			
	Parasyrphus annulatus ZETT.	1			
	Hymenoptera				
	Apidae.				
	non det.	1			
	Andrena sp.	1			
	Halictinae non det.	4			
	Formicidae				
	Formica sp.	1			
	Lasius niger L.	89			
	Myrmica rubra L.	26			
	Sphecidae				
	Passaloecus sp.	4			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
Cerastium fontanum					
Isny/Rotmoos	Collembola		19	505	4650
	Sminthuridae	1			
	Thysanoptera	6			
	Coleoptera				
	Carabidae				
	Amara sp.	50			
	Melyridae	1			
	Nitidulidae				
	Meligethes aeneus FABR.	1			
	Staphylinidae	1			
	Diptera				
	Brachycera non det.	5			
	Chloropidae	15			
	Empididae	149			
	Sarcophagidae	3			
	Syrphidae				
	non det.	1			
	Rhingia campestris MEIGEN	1			
	Meliscaeva cinctella ZETT.	1			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Andreninae				
	non det.	4			
	Andrena sp.	1			
	Formicidae				
	Myrmica rubra L.	3			
	Lepidoptera				
	non det.	2			
	Euclidia glyphica L.	6			
BG Ulm Anzucht	Thysanoptera	121	15	315	2360
	Coleoptera				
	Oedemeridae	1			
	Diptera				
	non det.	3			
	Brachycera non det.	13			
	Empididae	130			
	Sarcophagidae	1			
	Syrphidae.				
	non det	3			
	Episyrphus balteatus DEGEER	1			
	Platycheirus albimanus ZETT.	1			
	Sphaerophoria sp.	3			
	Cheilosia sp.	1			
	Heringia sp.	1			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	non det.	5			
	Bombus pasquorum SCOPOLI	2			
	Bombus terrestris L.	1			
	Andrena sp.	10			
	Halictinae non det.	8			
	Formicidae				
	Lasius niger L.	2			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
BG Ulm Freig.	Araneida	1	18	395	2122
	Thysanoptera	1			
	Coleoptera				
	Carabidae				
	Amara sp.	4			
	Curculionidae	1			
	Diptera				
	non det.	6			
	Brachycera non det.	2			
	Chironomidae	2			
	Empididae	7			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Halictinae	3			
	Eupelmidae	1			
	Formicidae				
	Lasius niger L.	2			
	Lepidoptera				
	non det.	1			
	Euclidia glyphica L.	1			
Cerastium glomeratum					
BG Ulm Anzucht	Thysanoptera	102	7	160	850
	Aphididae	2			
	Diptera				
	Empididae	7			
	Sciaridae	2			
Cerastium brachypetalum					
BG Ulm Anzucht	Thysanoptera	236	6	90	820
	Diptera				
	Brachycera non det.	1			
	Empididae	2			
	Syrphidae				
	Episyrphus balteatus DEGEER	2			
	Sphaerophoria sp.	2			
	Eupeodes sp.	2			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	non det.	1			
	Bombus terrestris L.	1			
	Halictinae	3			
Cerastium semidecandrum					
Gbhf. Ulm	Diptera		10	450	800
	Brachycera non det.	1			
	Phoridae	1			
Holosteum umbellatum					
Laushalde	Coleoptera		20	330	2982
	Nitidulidae	1			
	Diptera				
	non det.	1			
	Bombyliidae				
	Bombylius major L.	1			
	Empididae	1			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
	Hymenoptera				
	non det.	1			
	Apidae				
	Andrena sp.	2			
	Halictinae	2			
	Lasioglossum sp.	40			
	Sphecodes sp.	1			
Myosoton aquaticum					
BG Ulm Anzucht	Thysanoptera	210	24	480	1931
	Heteroptera				
	Miridae	9			
	Coleoptera				
	Mordellidae	1			
	Nitidulidae	13			
	Diptera				
	non det.	5			
	Nematocera non det.	1			
	Chloropidae	1			
	Empididae	248			
	Phoridae	4			
	Syrphidae				
	non det.	6			
	Metasyrphus sp.	1			
	Erystalis tenax L.	1			
	Episyrphus sp.	3			
	Episyrphus balteatus DEGEER	49			
	Melanostoma sp.	5			
	Platycheirus albimanus FABR.	6			
	Scaeva sp.	2			
	Sphaerophoria scripta L.	8			
	Hymenoptera				
	non det.	1			
	Apidae				
	non det.	5			
	Andreninae				
	non det.	4			
	Andrena sp.	40			
	Apis mellifera L	1			
	Bombus sp.	2			
	Bombus pasquorum SCOPOLI	4			
	Bombus terrestris L.	1			
	Bombus lapidarius L.	7			
	Halictinae				
	non det.	10			
	Lasioglossum sp.	22			
	Sphecodes sp.	2			
	Formicidae				
	Lasius niger L.	2			
	Sphecidae				
	Diodontus sp.	30			
	Cerceris arenaria L.	1			
	Passaloecus sp.	15			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
Stellaria holostea					
Gögglinger Wald	-		3	50	1200
Laushalde	Thysanoptera	22	10	215	3991
	Ensifera	1			
	Coleoptera				
	Nitidulidae				
	Meligethes aeneus FABR.	1			
	Diptera				
	Empididae	7			
	Muscidae	2			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Sphecodes sp.	1			
	Formicidae				
	Formica sp.	1			
	Lasius niger L.	2			
BG Ulm Anzucht	Thysanoptera	5	10	150	2840
	Coleoptera				
	Coccinellidae				
	Propylaea quatuordecimpunctata L.	1			
	Nitidulidae				
	Meligethes aeneus FABR.	10			
	Staphylinidae	1			
	Diptera				
	Nematocera non det.	1			
	Bombyliidae				
	Bombylius major L.	7			
	Empididae	14			
	Sciaridae	1			
	Syrphidae				
	non det.	2			
	Platycheirus albimanus FABR.	1			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Apis mellifera L.	1			
	Andrenidae non det.	5			
	Halictidae				
	non det.	2			
	Lasioglossum sp.	2			
	Sphecodes sp.	3			
	Formicidae				
	Formica sp.	41			
	Lasius niger L.	99			
Stellaria nemorum					
Radweg	Thysanoptera	5	9	135	2710
	Coleoptera				
	Melyridae				
	Dasytes plumbeus MÜLLER	2			
	Nitidulidae	4			
	Oedemeridae	1			
	Diptera				
	Empididae	5			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
	Syrphdiae				
	Sphegina sp.	1			
Silbertal	Acarina	1	21	315	3137
	Heteroptera				
	Juv. non det.	15			
	Coleoptera				
	Cryptophagidae	74			
	Melyridae				
	Dasytes plumbeus MÜLLER	5			
	Nitidulidae	12			
	Diptera				
	Anthomyiidae	3			
	Empididae	130			
	Muscidae	372			
	Sarcophagidae	7			
	Syrphidae				
	Rhingia campestris MEIGEN	1			
	Sphegina sp.	1			
	Sphegina latifrons EGGER	7			
	Parasyrphus sp.	12			
	Melanostoma scalare FABR.	1			
	Platycheirus parmatus RONDANI	2			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Lasioglossum sp.	3			
	Bracconidae	1			
	Lepidoptera				
	Tortricidae	1			
Obergurgl	Thysanoptera	40	20	320	3490
	Coleoptera				
	Alleculidae	1			
	Chrysomelidae	1			
	Cryptophagidae	2			
	Staphylinidae	10			
	Diptera				
	Brachycera non det.	2			
	Anthomyiidae	5			
	Empididae	566			
	Muscidae	279			
	Phoridae	15			
	Scatophagidae				
	Scatophaga stercoraria L.	1			
	Syrphidae				
	non det.	1			
	Rhingia campestris MEIGEN	1			
	Platycheirus sp.	2			
	Hymenoptera				
	Ichneumonidae	6			
	Pteromalidae	13			
	Vespidae	1			
	Lepidoptera				
	non det.	1			
	Geometridae	1			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
Stellaria graminea					
Rimpach	Heteroptera		10	185	1000
	Juv. non det.	1			
	Coleoptera				
	non det.	1			
	Melyridae				
	Dasytes plumbeus MÜLLER	2			
	Nitidulidae	2			
	Diptera				
	Cecidomyiidae	1			
	Chloropidae	1			
	Empididae	19			
	Sarcophagidae	1			
	Syrphidae				
	non det.	2			
	Scaeva pyrastri L.	2			
	Episyrphus balteatus DEGEER	5			
	Myathropa florea L.	1			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Apis mellifera L.	2			
	Halictinae	2			
	Vespidae	1			
BG Ulm Anzucht	Thysanoptera	1	22	355	6425
	Heteroptera				
	Lygaeidae	1			
	Coleoptera				
	Mordellidae	2			
	Diptera				
	non det.	2			
	Empididae	1186			
	Muscidae	19			
	Sarcophagidae	1			
	Syrphidae				
	non det.	8			
	Eristalis tenax L.	1			
	Episyrphus balteatus DEGEER	2			
	Sphaerophora sp.	6			
	Hymenoptera				
	non det.	28			
	Apidae				
	Andrena sp.	13			
	Halictinae				
	Halictus sp.	1			
	Lasioglossum sp.	12			
	Formicidae				
	Formica sp.	30			
	Lasius niger L.	134			
	Sphecidae				
	non det.	3			
	Oxybelis sp.	4			
	Cerceris arenaria L.	1			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
BG Ulm Freig.	Thysanoptera	189	14	260	2947
	Heteroptera				
	Miridae	1			
	Coleoptera				
	Melyridae				
	Dasytes plumbeus MÜLLER	2			
	Mordellidae	2			
	Oedemeridae	5			
	Diptera				
	Cecidomyiidae				
	Empididae				
	non det.	8			
	Empis tesselata L.	1			
	Syrphidae				
	non det.	2			
	Eristalis tenax L.	1			
	Episyrphus balteatus DEGEER	5			
	Sphaerophoria scripta L.	1			
	Hymenoptera				
	non det.	2			
	Apidae				
	Halictus sp.	1			
	Braconidae	4			
	Eulophidae	17			
	Formicidae				
	Lasius niger L.	1			
	Sphecidae				
	Oxybelis sp.	4			
Stellaria alsine					
Isny/Rotmoos	Collembola		17	330	8600
	Arthropleona	1			
	Heteroptera				
	Lygaeidae	1			
	Coleoptera				
	Staphylinidae	1			
	Diptera				
	non det.	1			
	Anthomyiidae	3			
	Empididae	76			
	Ephydridae	4			
	Muscidae	5			
	Phoridae	1			
	Sciaridae	10			
	Syrphidae				
	Sphegina sp.	6			
	Parasyrphus sp.	3			
	Melanostoma scalare FABR.	1			
	Tachinidae	17			
	Hymenoptera				
	non det.	2			
	Eulophidae	1			
	Formicidae				
	Myrmica rubra L.	25			
	Ichneumonidae	1			

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
BG Ulm	Hymenoptera		2	15	?
	Formicidae				
	Lasius niger L.	70			
Stellaria media					
O27	Diptera		6	75	1195
	Bombyliidae				
	Bombylius major L.	1			
	Syrphidae non det.	2			
	Hymenoptera				
	Formicidae				
	Lasius niger L.	22			
BG Ulm Anzucht	Collembola		27	450	5090
	Sminthuridae	3			
	Thysanoptera	153			
	Coleoptera				
	Nitidulidae				
	non det.	2			
	Meligethes aeneus FABR.	6			
	Diptera				
	Brachycera non det.	1			
	Bombyliidae				
	Bombylius major L.	1			
	Chloropidae	4			
	Empididae	68			
	Muscidae	7			
	Phoridae	3			
	Syrphidae				
	non det.	8			
	Platycheirus sp.	1			
	Hymenoptera				
	non det.	2			
	Apidae				
	Halictinae				
	non det.	1			
	Halictus sp.	8			
	Lasioglossum sp.	2			
	Sphecodes sp.	4			
	Formicidae				
	Formica sp.	15			
	Lasius niger L.	88			
	Myrmica rubra L.	22			
	Ichneumonidae	1			
Arenaria serpyllifolia					
Laushalde	Coleoptera		8	285	1846
	Curculionidae	2			
	Diptera				
	non det.	3			
	Brachycera non det.	1			
	Muscidae	1			
	Hymenoptera				
	Apidae	1			
	Formicidae				

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
	Formica sp.	4			
	Lasius niger L.	152			
BG Ulm Anzucht	Collembola		20	350	11840
	Sminthuridae	3			
	Thysanoptera	1			
	Coleoptera				
	non det.	1			
	Carabidae				
	Amara sp.	1			
	Diptera				
	non det.	7			
	Brachycera non det.	5			
	Empididae	263			
	Muscidae	13			
	Syrphidae				
	non det.	5			
	Episyrphus balteatus DEGEER	8			
	Parasyrphus annulatus ZETT.	1			
	Hymenoptera				
	Apidae	1			
	non det.				
	Andrena sp.	3			
	Halictinae				
	non det.	13			
	Lasioglossum sp.	15			
	Sphecodes sp.	6			
	Formicidae				
	Formica sp.	119			
	Lasius niger L.	361			
	Myrmica rubra L.	1			
Minuartia hybrida					
Laushalde	Acarina	1	8	120	2220
	Coleoptera				
	Curculionidae	1			
	Diptera				
	non det.	2			
	Bombyliidae				
	Bombylius ater SCOPOLI	1			
	Empididae	3			
	Muscidae	3			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	Andrena sp.	5			
	Formicidae				
	Formica sp.	20			
	Lasius niger L.	11			
Moehringia trinervia					
Isny/Rotmoos	Collembola		13	295	2500
	Arthropleona	2			
	Coleoptera				
	Staphylinidae	2			
	Diptera				

Fortsetzung **Tab. A7**:

Art/Standort	**Blütenbesucher (Ordnung/Familie/Gattung/Art)**		**n_E**	**Min.**	**n_{Bl}**
	Anthomyiidae	1			
	Empididae	8			
	Syrphidae				
	Baccha elongata FABR.	1			
	Hymenoptera				
	Vespidae	1			
BG Ulm Anzucht	Collembola		5	75	965
	Sminthuridae	2			
	Heteroptera				
	Juv. non det.	1			
	Diptera				
	Empididae	3			
	Muscidae	1			
	Hymenoptera				
	Formicidae				
	Formica sp.	55			
	Lasius niger L.	17			
Silene rupestris					
Obergurgl	Thysanoptera	2	11	280	2683
	Coleoptera				
	Carabidae	2			
	Melyridae	1			
	Staphylinidae	6			
	Diptera				
	Brachycera non det.	1			
	Empididae	133			
	Muscidae	68			
	Phoridae	2			
	Sarcophagidae	1			
	Syrphidae				
	Platycheirus albimanus FABR.	3			
	Platycheirus manicatus MEIG.	1			
	Platycheirus peltatus MEIG.	1			
	Sphaerophoria sp.	11			
	Sphaerophoria scripta L.	7			
	Tachinidae	16			
	Hymenoptera				
	Apidae				
	non det.	1			
	Halictinae	1			
	Formicidae				
	Formica sp.	1			
	Lepidoptera non det.	1			



Abb. A1a-f: Blüten von *Cerastium tomentosum* mit einem Blütenbesucher der Familie Syrphidae (a), *C. arvense* mit einem Blütenbesucher der Familie Empididae (b), *C. fontanum* (c), C. *brachypetalum* (d), *C. glomeratum* (e) und *C. semidecandrum* (f).



Abb. A2a-f: Blüten von *Holosteum umbellatum* (a), *Myosoton aquaticum* mit einem Blütenbesucher aus der Familie Empididae (b), *Stellaria holostea* (c), *S. nemorum* (d), *S. graminea* mit einem Blütenbesucher aus der Familie Formicidae (e) und *S. alsine* (f).



Abb. A3a-e: Blüten von *Stellaria media* (a), *Arenaria serpyllifolia* mit Blütenbesuchern aus der Familie Formicidae (b), *Minuartia hybrida* (c), *Moehringia trinervia* (d) und *Silene rupestris* (e).

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Gerhard Gottsberger danke ich ganz herzlich für die Bereitstellung des Themas und des Arbeitsplatzes sowie für seine vielen hilfreichen Anregungen bei der Konzeption der Arbeit und seine ständige Gesprächsbereitschaft. Sein Engagement und seine stete Unterstützung und Hilfsbereitschaft haben ganz wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Bei Frau Prof. Dr. Elisabeth Kalko bedanke ich mich für die Übernahme der Zweitkorrektur, bei Frau Prof. Dr. Sigrid Liede für ihre Gastfreundschaft in der Abteilung für Pflanzensystematik der Universität Bayreuth und für die Bereitstellung und Nutzung der GC-MS. Ein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Andreas Jürgens für die Hilfestellung an der GC-MS und bei der Analyse und Auswertung der Duftproben, sowie für seine Gesprächs- und Diskussionsbereitschaft und die vielen hilfreichen Tipps zur statistischen Auswertung der Daten. Ihm und Frau Dipl.-Biol. Taina Witt danke ich zudem für die Vorkorrektur meiner Arbeit, für ihre Freundschaft und für viele angenehme Stunden in Bayreuth.

Herrn Hans Malchus, Frau Ellen Salzer und Frau Eliana Schacher danke ich sehr für die technische Unterstützung und für ihre Hilfe bei der Auswertung der Daten. Ohne ihre tatkräftige Mitarbeit wäre das gewaltige Arbeitspensum nicht zu bewältigen gewesen. Frau Graciela Hintze hat mit ihren Blütenzeichnungen und vielen graphischen Tipps ganz wesentlich zur optischen Gestaltung meiner Arbeit beigetragen. Dafür und für vieles andere gilt ihr mein Dank. Bei Herrn Dr. Hermann Muhle bedanke ich mich für die Hilfe bei der Standortsuche, für die freundliche Bereitstellung von Karten-, Herbar- und Literaturmaterial und für zwei wunderschöne, unterhaltsame und vor allem lehrreiche Exkursionen in die Ötztaler Alpen. Den Mitarbeitern des Botanischen Gartens Ulm danke ich für die Bereitstellung der Beete und die Anzucht, Kultivierung und Pflege meiner Pflanzen und bei verschiedenen Botanischen Gärten in ganz Europa für die Bereitstellung von Saatmaterial. Mein Dank geht auch an alle nicht näher genannten Mitglieder der Abteilung Systematische Botanik und Ökologie, die durch ihre ständige Ermutigung und Unterstützung, die vielen Gespräche und die gute Zusammenarbeit ein sehr angenehmes Arbeitsklima schufen. Herrn Dr. Marco Tschapka danke ich für Trost, Zuspruch, Kaffee und Schokolade in turbulenten Zeiten.

Mein tiefster Dank gilt meinen Eltern für ihre bedingungslose Liebe und Unterstützung und meinem Lebensgefährten Dieter Schwarz für mehr als man mit Worten ausdrücken kann.

Lebenslauf

Persönliches

Name:	Ellen Petra Mayer
Geburtsdatum:	15.06.1971
Geburtsort:	Isny im Allgäu
Nationalität:	deutsch
Familienstand:	ledig
Wohnort:	Neue Strasse 2
	Beimerstetten
Eltern:	Heinrich Mayer, Finanzbuchhalter
	Christine Mayer geb. Sturn, Krankenschwester

Schulbildung:

1977-1981:	Grundschule Isny/Neutrauchburg
1981-1990:	Gymnasium Isny/Allgäu.
Mai 1990:	Abschluß mit der Allgemeinen Hochschulreife

Studium:

1990-1997:	Studium der Biologie an der Universität Ulm, Abschluß als Dipl.-Biologin mit der Gesamtnote „sehr gut“. Titel der Diplomarbeit: „Untersuchungen zu Pollenvitalität und Pollenschlauchwachstum an Caryophyllaceen“.
1994/95:	Einjähriger Studienaufenthalt in Costa Rica im Rahmen des IAS-Programmes des DAAD.

Beruflicher Werdegang:

Seit Januar 1998:	Tätigkeit als Wissenschaftliche Angestellte des Landes Baden-Württemberg, vertreten durch die Universität Ulm in der Abteilung Systematische Botanik und Ökologie mit Gelegenheit zur Vorbereitung der Promotion. Januar 1998 bis April 2003 Anfertigung einer Dissertation über die „Vergleichende Bestäubungs- und Reproduktionsbiologie mitteleuropäischer Alsinoideae-Arten (Caryophyllaceae)“.