

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 2050/1975

Salvia pratensis (Labiatae)
Pollination durch Bombus spp. (Hymenoptera)
— Melittophilie —

Mit 1 Abbildung

GÖTTINGEN 1975

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Film E 2050

Salvia pratensis (Labiatae)
Pollination durch Bombus spp. (Hymenoptera)
— Melittophilie —

Begleitveröffentlichung von St. VOGEL, Berlin

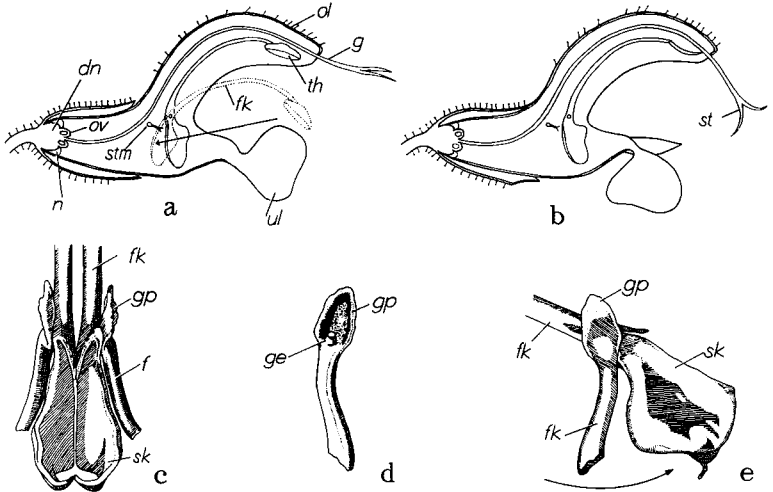
Allgemeine Vorbemerkungen¹

Die Blüte des Salbei mit dem bekannten „Schlagwerk“ stellt eine Variante der Lippenblume dar, jener für die Familie der Labiaten namengebenden und bezeichnenden Blütenform. Als morphologischer Bautyp mit hälftig-symmetrischer Blütenhülle, in Ober- und Unterlippe getrennten Petalen(zipfeln) und von oben her wirkenden Bestäubungsorganen (Nototribie) reicht ihre Verbreitung mit im einzelnen verschiedener Organisation weit über die Lippenblütler hinaus (besonders Tubiflorenfamilien, Iridaceen, Orchidaceen) und bildet neben der Rachenblume die häufigste zygomorphe Bauart der Bienenblumen (Melittophilien). Als solche führen Lippenblumen die „Stilmerkmale“ jenes Biotyps: Mittlere Größe, mäßig tief geborgene Nektarquelle, Vorhandensein eines (hier durch besondere Ausgestaltung der Unterlippe) die Haltung des Insekts vorschreibenden Landestegs mit Leitstrukturen (Saftmalen), Vorwiegen gelber, purpurner und blauer Farbtöne, Wohlgeruch, Tagblütigkeit usw.

Bei *Salvia* wird wie bei den meisten Labiaten die Oberlippe der symptalen Korolle von den zwei adaxialen Kronzipfeln, die Unterlippe von den drei abaxialen gebildet. Beide Lippen liegen in der Knospe dicht aufeinander, um sich bei Entfaltung abzuspreizen. Die seitlich zusammengedrückte Oberlippe der dunkelblauen, typisch melittophilen Blüte des Wiesensalbei (*Salvia pratensis* L.) ist sichelförmig über die horizon-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 8.

tale, entsprechend der Zipfelzahl dreilappige Unterlippe gekrümmt. Die Lippen sitzen einem 6—10 mm langen, größtenteils in der verwachsenen, zweilippigen Kelchröhre steckenden Tubus auf, an dessen Grunde der Nektar lagert. Dieser wird von einer perigynen Discusdrüse abgeschieden.



Salvia pratensis. a: Blüte im männlichen; b: im weiblichen Zustand (in a Bestäubungslage des Konnektivhebels punktiert eingetragen). c—e: Teile des Hebelwerks, vergrößert; c: die den Schlund versperrende Druckplatte (sterile Antherenhälften); d: einzelnes Filament von innen (Anthere entfernt); e: Apparat bei Betätigung des Gelenkes, seittl. und von außen gesehen (Druck in Pfeilrichtung)

ol: Oberlippe; ul: Unterlippe; g: Griffel; st: Narbenäste; stm: Staminodium; th: fertile Theke der Anthere; dn: Discus; n: Nektar; ov: Fruchtknoten; fk: fertile Konnektivhälfte; f: Filament; ge: Gelenk; gp: „Gelenkpfanne“; sk: sterile Konnektivhälfte. (a,b nach KNOLL, c-d nach TROLL)

Bei der im Film gezeigten zwittrigen Form des Wieselsalbei (in Minderzahl — 5-10% — kommen auch rein weibliche Individuen mit kleineren Blüten vor: Gynodiözie) herrscht ausgeprägte proterandrische Dichogamie. Von den (bei Labiaten gewöhnlich 4) Staubblättern, mit deren Reife die Anthese folglich beginnt, sind nur die zwei abaxialen (vorderen) vorhanden und durch erhebliche Proportionsverschiebungen zu dem Hebelautomaten (HILDEBRAND [3], WERTH [7]) umgewandelt, dessen Wirkungsweise vorgeführt wird. Die eigentlichen Filamente dieser Staubblätter sind nur kurz. Sie stehen quer zur Blütenlängsachse, indem sie

den Röhreneingang beiderseits aufrecht flankieren (Abb. c f). Der viel größere, beweglich an ihnen inserierte Teil stellt die versatile Anthere mit dem stark asymmetrischen Konnektiv dar. Dieses hat eine — bei verwandten Gattungen schon angebahte — extreme Dilatation erfahren (TROLL [6]). Dabei ist es auf der einen (vorderen) Hälfte zur Entstehung eines filamentähnlichen Hebelarmes (pollinatorium, *fk*) gekommen, der die einzige fertile Theke (*th*) trägt, während der andere Schenkel schaufel- bzw. klappenartig ausgebildet ist (vectiarium, *sk*) und am Rande nur Spuren der rudimentierten anderen Theke aufweist. Filament und Konnektiv sind miteinander durch ein dünnes, aber infolge Zellwandverdickungen zerreiBfestes Torsionsgelenk (*ge*) verbunden (CORRENS [1]).

In Ruhestellung liegen die beiden fertilen Konnektivarme samt ihren mit der Öffnung abwärtsgewandten Theken im Oberlippen-Helm verborgen, während die Schaufelteile von oben her den Schlund, dem sie sich fast lückenlos einfügen, verdecken. Ein zum Nektar vordringender, genügend kräftiger Besucher muß mit dem Kopf oder Rüssel gegen die Klappen stoßen, so daß diese nach innen und oben ausweichen. Da die fertilen Arme starr mit ihnen verbunden sind, kommen jene dabei aus dem Helm hervor und drücken ihre Theken gegen den Rücken des Insekts. Dabei wirken rechter und linker Arm meist gleichzeitig, weil die zugehörigen Klappen an den Innenrändern mit ihren Oberhautpapillen untereinander etwas verklebt sind und daher gewöhnlich zusammen bewegt werden. Seitliches Ausscheren der Hebel wird durch „Gelenkpfannen“ (*gp*), eine Öhrung der Filament-Enden, verhindert. Sobald der Druck aufhört, weichen die Konnektive infolge Gelenkelastizität in die Ausgangslage zurück. Das Schlagwerk ist also reversibel und arbeitet auch noch im weiblichen Stadium, wenn die Theken entleert sind.

In der männlichen Phase hat der schlanke, nicht bewegliche, durch den Helm führende Griffel noch nicht die volle Länge erreicht, und seine beiden, zunächst aufeinanderliegenden Narbenäste ragen horizontal aus der Oberlippe hervor. Erst bei fortgeschrittener Anthese verlängert sich das Griffelende, senkt sich herab und entfaltet die beiden ungleichen Narbenäste (Abb. b *st*), von denen übrigens nur die Spitze des unteren längeren empfängnisfähig ist (GOEBEL [2]). Sie streift ein anfliegendes Hymenopter schon vor der Landung am Rücken und nimmt gegebenenfalls Fremdpollen auf.

Als legitime Besucher des Wiesensalbei, einer auf Trockenrasen S- und Mi-Europas häufigen, von Mai bis August blühenden Staude, kommen — wie bei verwandten Arten (KUGLER [5]) — größere, langrüsselige Apiden in Betracht. Nur sie erreichen den Nektar und betätigen das Hebelwerk. Dies sind außer *Xylocopa*, *Anthophora* u. a. vor allem die Hummeln, von denen KNUTH [4] 12 beobachtete Arten anführt. Die Honigbiene fliegt meistens erfolglos und ohne Bestäubungseffekt an, ebenso sind Blumenfliegen und andere Insekten zum regulären Besuch untauglich.

Filmbeschreibung¹

Anflug nektarsuchender Hummeln

1. Wiesenstück mit blühendem Salbei.
2. *Salvia*-Infloreszenzen (Thyrusus, dessen opponierte Cymenpaare Scheinwirtel bilden) aus mittlerer Entfernung, von Hummelarbeiterin (*Bombus* sp.) besucht. Die Blütenstände werden jedesmal von unten angefliegen, und die einzelnen Wirtel in aufsteigender Reihenfolge ausgebeutet. Die Unterlippe wird als Landeplatz benutzt und schreibt die zur Pollenübertragung nötige Körperhaltung vor.

Bau und Entfaltung der Lippenblüte

3. Die Einstellung zeigt das Öffnen einer Blütenknospe. Die Blütenblattzipfel überlappen sich in absteigender Deckung, die Oberlippe liegt der Unterlippe auf. Unter Volumenzunahme streckt sich der Tubus, weichen die Lippen auseinander, und schlagen sich die Seitensegmente der Unterlippe nach unten um. Der Griffel ist schon ein Stück vorgewachsen; die Narben bleiben aber unentfaltet.

Hebelmechanismus der Staubblätter

4. Durch den — sehr schnell ablaufenden — Besuch nektarsuchender Hummeln wird das Schlagwerk betätigt.
5. Derselbe Vorgang in Großaufnahme. Die zwei je eine Theke tragenden Konnektivarme (Pollinatorien) senken sich und streifen über den Rücken des vordringenden Insekts. Einstellung der Schlundregion läßt undeutlich erkennen, wie die Klappen, d. h. die sterilen Konnektivschenkel (Vectiarien) durch Rüssel und Kopf hineingedrückt werden. Beim Saugen vibriert der Rumpf des Tieres in Längsrichtung, was die Frikation mit den fertilen Theken verstärkt.
6. Wiederholung des Vorgangs bei einem anderen Individuum. Das Abladen des Pollens nochmals deutlich. Der Saugakt wird durch Putzen unterbrochen: Auskämmen der pollenbestäubten Behaarung, hier mit dem rechten Mittelbein. Da der von den Theken getroffene Vorderrücken nur schlecht erreicht wird, bleibt genügend Pollen für die Bestäubung anderer Blüten übrig.
7. Wenn das Tier zu klein ist, treffen die Theken meist die Flügel. Hier abgesetzter Pollen geht beim Fliegen meist verloren (Naheinstellung von hinten).

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film. — Dem Hochschulfilmreferat der Freien Universität Berlin (Prof. Dr. W. DEWITZ) ist für die technische Hilfe hierbei zu danken.

8. Beim Besuch an einer Blüte im weiblichen Stadium ist ebenfalls das Herabsenken der Theken und danach ihr langsames Wiederrückweichen in den Helm zu sehen. Die Pollensäcke sind jetzt jedoch leer. Der nun ausgewachsene Griffel hat sich mit gespreizten Narbenästen abwärtsgebogen. Er berührt das Insekt schon vor der Landung.
9. Derselbe Vorgang beim Anflug eines anderen, kleinen Individuums.

Illegitime Besucher

10. Kleine Hummelarbeiterin (wohl einer anderen Art) löst beim Nektarsaugen (Blüte im weiblichen Stadium) den Hebelmechanismus nicht aus, da der eindringende Rüssel die Konnektivklappen seitlich umgeht. Putzbewegungen durch Gegeneinanderreiben der Hinterbeine, deren Höschen (corbiculae) mit Pollen gefüllt sind.
11. Eine Schwebfliege (*Rhingia rostrata* L.) ist auf der Lippe gelandet. Trotz ihres 11—12 mm langen Rüssels versteht sie nicht, das Nektarium zu erreichen und kann die Klappen nicht bewegen. Sie sucht die Schlundregion nach Nahrung ab.
12. Die Honigbiene (*Apis mellifera* L.) beim Saugen. Auch sie läßt das Hebelwerk unbetätigt, da sie die Klappen umgeht.
13. Abschließender Rundblick über Salbei-Population.

Literatur

- [1] CORRENS, C.: Zur Biologie und Anatomie der Salvienblüte. Pringsheims Jb. wiss. Botanik **22** (1891), 190—240.
- [2] GOEBEL, K. v.: Organographie der Pflanzen. III. Teil 1. Hälfte: Samenpflanzen. Fischer, Jena 1932.
- [3] HILDEBRAND, F.: Über die Befruchtung der Salviaarten mit Hilfe von Insekten. Pringsheims Jb. wiss. Botanik **4** (1865), 451—476.
- [4] KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie. II, 2. Engelmann, Leipzig 1899.
- [5] KUGLER, H.: Zur Bestäubung von *Salvia sclarea* L. durch Holzbienen (*Xylocopa violacea* L.). Österr. Bot. Zeitschr. **120** (1972), 77—85.
- [6] TROLL, W.: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 2. Teil. Fischer, Jena 1957.
- [7] WERTH, E.: Zur Kenntnis des Androeceums der Gattung *Salvia* und seiner stammesgeschichtlichen Wandlung. Ber. Dt. Bot. Ges. **69** (1956), 381—386.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. St. VOGEL, Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin, D-1000 Berlin 33, Altensteinstr. 6.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1975 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm. 16 mm, farbig, 33 m, 3 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Der Film entstand aus Material des Instituts für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht aus dem Jahre 1971 (Aufnahme: G. SCHIMANSKI, Biehl/Obb.). In Zusammenarbeit mit dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Mainz, Prof. Dr. St. VOGEL, bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Schnitt: H. WITTMANN.

Inhalt des Films

Die proterandrischen Lippenblüten des Wiesensalbei (*Salvia pratensis*), typische Bienen-(Hummel-)Blumen, werden von *Bombus*-Arten auf Nektar ausgebeutet. Dabei setzen die Besucher das sinnreiche Hebelwerk in Gang, das ihren Rücken mit Pollen einstäubt. Im späteren Stadium orientiert sich die Narbe so, daß sie den pollenführenden Körperteil berührt. Illegitime Besucher (kleinere Apiden, Schwebfliegen) erreichen den Nektar nicht oder stehlen ihn, wobei der Pollinationsapparat nicht funktioniert.

Summary of the Film

The protandrous gullet flowers of the Meadow Clary (*Salvia pratensis*), typical (bumble-)bee-flowers, are explored for nectar and pollinated by workers of *Bombus* ssp. By forcing their way in, the visitors set the ingenious lever mechanism of the stamens in motion which dusts their back with pollen. At a later stage the mature stigma is exposed in a corresponding position. Illegitimate visitors (small Apidae, Hover-Flies) fail to effect pollination being incapable to reach the nectar or by-passing the lever-arms.

Résumé du Film

Des hyménoptères du genre *Bombus* butinent le nectar d'une fleur bilabiée protandre: la sauge des prés (*Salvia pratensis*), exemple typique de fleur pollinisée par des Hyménoptères. Les visiteurs font fonctionner le levier estaminal et leur dos est alors recouvert de pollen. Dans un stade ultérieur, le style mûr s'oriente de manière à toucher cette partie du corps. Les visiteurs irréguliers (illégitimes) ne peuvent atteindre le nectar ou bien il leur arrive de le dérober sans faire fonctionner l'appareil pollinisateur.