Neilreichia **10**: 127–134 (2019)

Besteht ein Zusammenhang zwischen dem Bestäubungsstatus und der Umfärbung des Saftmals bei der Gemeinen Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*)? – Ergebnisse einer Vorstudie

Lara Tegrovsky[1] & Peter Pany[1,2]

1 Wiedner Gymnasium, Wiedner Gürtel 68, 1040 Wien, Österreich; E-Mail: ltegrovsky@yahoo.com
2 Austrian Educational Competence Center for Biology – AECCbio, Universität Wien, Porzellangasse 4, 1090 Wien, Österreich; E-Mail: peter.pany@univie.ac.at

Abstract: **Is there a connection between pollination and colour change of the nectar guides of common horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*)? – Results of a preliminary study**
The nectar guides of the common horse chestnut change their colour during the anthesis of a single flower. After anthesis, withering flowers do not drop but remain on the inflorescence. This led to the hypothesis that the white colour of the remaining flowers aids in long-distance pollinator attraction. The present preliminary study explores whether the colour change of the nectar guides is influenced by the pollination status (pollinated versus non-pollinated). We pollinated 49 flowers on three different inflorescences artificially and evaluated the time until colour change. Pollinated flowers changed the colour of their nectar guides one day after pollination while unpollinated flowers started nectar guide colour change only after two days. These results support the hypothesis that the colour change of nectar guides helps pollinators differentiate between pollinated flowers (which do no longer produce nectar) and unpollinated flowers.

Key words: nectar guides; *Aesculus hippocastanum*; common horse chestnut; colour change

Zusammenfassung: Ein Farbwechsel bei Saftmalen von Blüten wurde bei verschiedenen Pflanzenarten beschrieben, darunter auch bei der Gemeinen Rosskastanie, *Aesculus hippocastanum*. Bei dieser Art bleiben die Blüten lang über den Zeitpunkt der individuellen Fruchtbarkeit hinaus erhalten. Dies wurde im Sinne einer erhöhten Schauwirkung des Gesamtblütenstandes auf weite Distanzen gedeutet, das umgefärbte Saftmal sollte der Nahorientierung dienen. Trifft diese Hypothese zu, so müssten bestäubte Blüten schneller umfärben als nicht bestäubte, noch fruchtbare. Für die vorliegende Arbeit wurde die Wirkung der Bestäubung auf die Umfärbung des Saftmals untersucht. An drei eingehüllten Blütenständen wurden 49 Blüten künstlich bestäubt und der Farbwechsel der Saftmale beobachtet. Die Saftmale der bestäubten Blüten waren dabei bereits einen Tag nach der Bestäubung umgefärbt, jene der nicht bestäubten Blüten begannen erst nach etwa zwei Tagen umzufärben. Diese Ergebnisse stützen die Hypothese, dass das Saftmal den Bestäubern tatsächlich bereits bestäubte Blüten anzeigt, die keinen Nektar mehr produzieren und deren Besuch für die Bestäuber daher uninteressant ist.

Einleitung

Die Gemeine Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*) ist ein bekannter Laubbaum, der seit seiner Einführung in Mitteleuropa durch Clusius häufig entlang von Alleen und in Gärten und Parks als Zierbaum gepflanzt wird (Lack 2002). Ihre Blüten stehen, wie bei allen Arten der Gattung, in endständigen, reichblütigen Wickeltrauben, die eine auch

DOI: https://doi.org/10.5281/zenodo.2630533 Originalbeitrag

auf größere Distanz sehr wirksame Schaueinrichtung bilden (Porsch 1937). Die auffallenden Blütenstände locken insbesondere Hummeln, aber auch Bienen und andere Hautflügler als Bestäuber an. Die Gemeine Rosskastanie ist polygam, das bedeutet, es existieren drei Blütentypen: männliche Blüten im oberen Teil des Blütenstandes, Zwitterblüten im mittleren Teil sowie wenige rein weibliche Blüten im unteren Bereich (Ogle 1870).

Die Kronblätter der Blüten sind hauptsächlich weiß, besitzen jedoch ein Saftmal, das während des Aufblühens gelb ist, später aber orange wird, bis es sich zuletzt rot färbt (Sprengel 1793, Hildebrand 1867, Müller 1873, Focke 1889, Vogel 1950). Spätere Studien zeigten außerdem, dass die Blüten der Rosskastanie beim Älterwerden neben der Farbe des Saftmals auch ihren Duft verändern (Lex 1954, Aufsess 1960). Farb- und Duftmale, die Bestäuber entweder zum Nektar (Saftmale) oder zum Pollen (Pollenmale) leiten, wurden in der Evolution mehrfach entwickelt. Als einer der Ersten beschäftigte sich Christian Konrad Sprengel (1793) mit diesen Markierungen; er prägte auch den bis heute geläufigen Begriff „Saftmal“. Die Signalfunktion der Saftmale war zu seiner Zeit jedoch lediglich eine Hypothese, er selbst führte keine Experimente dazu durch.

Als mehr als 100 Jahre später Carl von Hess (1910) Experimente zum Farbensehen bei wirbellosen Lebewesen durchführte, legten seine Ergebnisse zunächst nahe, dass Bienen farbenblind seien, was deutlich gegen die Saftmal-Hypothese gesprochen hätte. Knoll (1922) zeigte jedoch, dass Bestäuber die Farbmale tatsächlich wahrnehmen und gezielt anfliegen. Bei seinem Experiment wurden Blüten des Gemeinen Leinkrauts (*Linaria vulgaris*) zwischen zwei Glasplatten eingepresst (um den Einflussfaktor „Blütenduft“ auszuschalten) und zwischen frei zugängliche Blütenstände gestellt. Die sodann freigelassenen Bestäuber (Taubenschwänzchen, *Macroglossum stellatarum*) steuerten auch bei den Blüten hinter Glas gezielt den Eingang der Kronröhre mit dem Saftmal an. Etwa dreißig Jahre später zeigte schließlich Karl von Frisch (1950), dass Bienen sehr wohl unterschiedliche Wellenlängen von Licht wahrnehmen können. Somit war die Hypothese, dass Saftmale als Wegweiser zum Nektar fungierten, nun mehrfach experimentell gestützt.

Bei der Gemeinen Rosskastanie ist allerdings eine diesbezügliche Besonderheit zu beobachten: Das Saftmal verändert im Laufe der Zeit seine Farbe. Über die Bedeutung dieses Farbwechsels spekulierte ebenfalls Sprengel (1793) als erster. Die naheliegende Vermutung, der Farbwechsel wäre ein Signal für Bestäuber, das anzeige, welche Blüten angeflogen werden sollen, verwarf er mit dem Argument, dass die Purpurfarbe für das menschliche Auge ansehnlicher sei und somit auch auf die Bestäuber die gleiche Wirkung haben müsse. Außerdem argumentierte er, es sei vorteilhafter für die Blüten abzufallen, als ihre Farbe zu wechseln, um Bestäubern zu zeigen, dass sie nicht mehr befruchtet werden können. Stattdessen vermutete er, der Grund für die Verfärbung sei der Wechsel des Geschlechts bei den Zwitterblüten: Sobald die Zwitterblüten vom männlichen Geschlecht zum weiblichen wechselten, würden sie die Farbe des Saftmals von gelb auf rot ändern.

Sprengels Hypothese wurde erst im 19. Jahrhundert widerlegt, als man herausfand, dass die Zwitterblüten der Rosskastanie proterogyn sind und die „geschlechtliche Leistung“ bei Eintritt der Umfärbung überhaupt vollständig beendet ist (Hildebrand 1867, Müller 1873). Focke (1889) stellte darüber hinaus fest, dass die Blüten Nektar abscheiden, während sich das Saftmal im gelben Stadium befindet, wohingegen bei Blüten mit rotem Mal keine Nektarsekretion mehr erfolgt, was auch durch spätere Versuche bestätigt wurde (Kugler 1936a). Focke (1889) formulierte die Hypothese, dass die Blüten nicht einfach abfielen, da die gesamte Schauwirkung der Wickeltrauben auf weite Distanzen einen Vorteil bei der Bestäuberanlockung böte. Er nannte das Stadium mit rotem Saftmal daher „ornamentales Stadium“.

Bei der Beobachtung von Hummeln an *Aesculus*-Blüten wurde festgestellt, dass sie tatsächlich vorwiegend an den Blüten mit gelbem Saftmal saugten (Kugler 1936b). Im Zuge dieser Untersuchungen stellte sich außerdem heraus, dass jene Hummeln, die anfangs rote Blüten anflogen, lernten, dass nur Blüten mit gelbem Saftmal Nektar anboten, und alsbald nur noch diese anflogen.

Die Dauer der Umfärbung wurde zunächst nur vage als mehrtägig beschrieben (Sprengel 1793, Focke 1889). Vogel (1950) untersuchte schließlich die Dauer der einzelnen Farbstadien genauer. Die von ihm beobachteten Blüten zeigten nach dem Aufblühen zunächst für einen Tag ein gelbes Saftmal, erreichten dann für einen Tag ein ziegelrotes Übergangsstadium und trugen schließlich für zwei Tage ein rotes Saftmal, bis sie letztendlich verblühten und abfielen. Dies stand im Widerspruch zu früheren Beobachtungen, die oftmals ein längeres Stadium mit gelbem Saftmal dokumentiert hatten (Sprengel 1793, Müller 1873, Focke 1889). Aus dieser Diskrepanz ergibt sich jedoch eine neue Fragestellung: Hat die erfolgreiche Bestäubung selbst möglicherweise einen Einfluss auf die Verfärbung des Saftmals? Bliebe das Saftmal nach bereits erfolgter Bestäubung noch längere Zeit gelb, wäre dies ein Nachteil für den Baum. Die Blüte lockte weiterhin Bestäuber an, obwohl bereits eine Bestäubung erfolgt wäre – eine Verschwendung des energiereichen Nektars. Würde alleine die Nektarproduktion eingestellt (ohne Umfärbung des Saftmals), könnte die Pflanze zwar Energie sparen, potenzielle Bestäuber würden die Blüten aber weiterhin besuchen, ohne Nektar vorzufinden. Dies würde die Blütenstetigkeit der bestäubenden Insekten vermutlich ungünstig beeinflussen. Die vorliegende Arbeit versucht zu klären, wie lange die Umfärbung des Saftmals einzelner Blüten dauert und ob die Bestäubung den Zeitpunkt der Umfärbung des Saftmals beeinflusst.

Material und Methoden

Das Experiment wurde an zwei Rosskastanien im Botanischen Garten der Universität Wien durchgeführt. Dabei wurden insgesamt vier Blütenstände vor der Anthese mit je einem Netz umwickelt, um eine Bestäubung durch Insekten zu verhindern. Die Testblütenstände 1 und 2 sowie der als Kontrolle verwendete Blütenstand befanden sich

dabei auf dem einen Baum (Baum 1), Testblütenstand 3 befand sich auf dem anderen Baum (Baum 2). Baum 1 war in seiner Entwicklung etwas weiter fortgeschritten als Baum 2, weshalb drei Blütenstände auf Baum 1 untersucht wurden und nur einer auf Baum 2. Zum Zeitpunkt der Einhüllung (24. April 2017) waren alle Blüten der untersuchten Blütenstände noch geschlossen, wodurch Fremdbestäubung ausgeschlossen war. Autogamie ist bei der Rosskastanie nicht bekannt, die Zwitterblüten sind proterogyn. Alle Netze wurden mit Drähten stabilisiert und mit Schnüren und Klammern verschlossen (Abb. 1).

Die Netze wurden am 2. Mai 2017 an jeweils einer kleinen Stelle geöffnet. Auf den drei Testblütenständen wurden alle an diesem Tag offenen Blüten mit gelbem Saftmal manuell mit einem Pinsel bestäubt und mit einem Filzstift markiert: 10 Blüten auf Blütenstand 1, 24 auf Blütenstand 2 und 15 auf Blütenstand 3 (insgesamt 49 Blüten). Der Pollen für die Bestäubung von Testblütenstand 1 und 2 (auf Baum 1) stammte von Baum 2, jener für die Bestäubung von Testblütenstand 3 (auf Baum 2) stammte von Baum 1; es wurde jeweils Pollen von Blütenständen verwendet, die nicht eingehüllt waren und auch sonst nicht in die Untersuchung miteinbezogen wurden. Von den Blüten des Kontrollblütenstands wurden ausschließlich die am 2. Mai 2017 offenen Blüten mit gelbem Saftmal einbezogen.

Alle vier Blütenstände waren zum Zeitpunkt der künstlichen Bestäubung in einem ähnlichen Stadium, es waren nur die Blüten im unteren und mittleren Bereich am Beginn der Anthese. Das bedeutet, dass die rein männlichen Blüten am oberen Ende der Blütenstände zu diesem Zeitpunkt noch nicht geöffnet waren, sondern für die Experimente nur zwittrige und allenfalls einige weibliche Blüten verwendet wurden.

Nach der künstlichen Bestäubung wurden die Blüten noch über einen Zeitraum von fünf Stunden beobachtet, in dem noch keine Verfärbung festzustellen war; weitere Kontrollen fanden am ersten und zweiten Tag (27 bzw. 50 Stunden) sowie am sechsten Tag nach der manuellen Bestäubung statt. Um herauszufinden, ob sich die zeitliche Verteilung der Verfärbung des Saftmals der Blüten auf den Testblütenständen von jener am Kontrollblütenstand unterschied, wurde ein χ^2-Test mit der Software PaSt 3.22 (https://folk.uio.no/ohammer/past/) durchgeführt.

Ergebnisse

Insgesamt wurden 49 Blüten auf drei Blütenständen manuell bestäubt (Tab. 1). Davon begannen sich am Tag nach der Bestäubung 8 Blüten zu verfärben. Der Kontrollblütenstand wies am gleichen Tag noch keine Veränderungen auf. Am darauffolgenden Tag waren 16 bestäubte Blüten und 3 Blüten am Kontrollblütenstand verfärbt. Die letzte Kontrolle fand am 6. Tag statt, an dem schließlich alle bestäubten Blüten und alle Blüten am Kontrollblütenstand vollständig rot verfärbte Saftmale aufwiesen.

Die zeitliche Verteilung der Verfärbung der Saftmale auf den Testblütenständen unterschied sich bei den Testblütenständen 1 und 2 signifikant von jener des Kontrollblü-

Abb. 1: Mit einem Netz eingehüllter Blütenstand eines untersuchten Rosskastanien-Baumes (Foto: Lara Tegrovsky, 27. April 2017). — **Fig. 1:** Bagged inflorescence of a horse chestnut tree investigated (Photo: Lara Tegrovsky, 27 April 2017).

Tab. 1: Verfärbung der Saftmale der bestäubten Blüten (Testblütenstände 1–3) und am Kontrollblütenstand im Verlauf des Testzeitraums. Am Kontrollblütenstand wurden alle am Tag der Bestäubung der Testblütenstände offenen Blüten mit gelbem Saftmal gezählt. — **Table 1:** Nectar guide colour change of pollinated flowers (inflorescences 1–3) during the experimental period and on the control inflorescence. On the control inflorescence, all open flowers with yellow nectar guide were counted on the day of pollination.

	Blütenstand	Anzahl der untersuchten Blüten	nach 1 Tag (27 h)	nach 2 Tagen (50 h)	nach 6 Tagen
Baum 1	Kontrollblütenstand*	20 markiert	0/20 verfärbt (0 %)	3/20 verfärbt (15 %)	20/20 verfärbt (100 %)
	Testblütenstand 1	10 bestäubt und markiert	3/10 verfärbt (30 %)	6/10 verfärbt (60 %)	10/10 verfärbt (100 %)
	Testblütenstand 2	24 bestäubt und markiert	5/24 verfärbt (20,8 %)	6/24 verfärbt (25 %)	24/24 verfärbt (100 %)
Baum 2	Testblütenstand 3	15 bestäubt und markiert	0/15 verfärbt (0 %)	4/15 verfärbt (26,7 %)	15/15 verfärbt (100 %)

* ohne künstliche Bestäubung

tenstands (Tab. 2). Bei Testblütenstand 3 war der Unterschied zum Kontrollblütenstand jedoch nicht groß genug, um statistisch signifikant zu sein. Somit zeigen zwei von drei Testblütenständen dahingehend einen signifikanten Unterschied zum Kontrollblütenstand, dass die Umfärbung der Saftmale zu einem höheren Prozentsatz bereits einen Tag nach der künstlichen Bestäubung erfolgte.

Diskussion

Während des Tages, an dem die Bestäubung erfolgte, war noch bei keiner der Blüten eine Verfärbung des Saftmals sichtbar. Einen Tag danach zeigt sich möglicherweise bereits ein Unterschied zwischen bestäubten und nichtbestäubten Blüten, denn alle Blüten, die begonnen hatten, ihr Saftmal zu verfärben beziehungsweise bereits ein vollständig ver-

Tab. 2: χ^2-Werte der zeitlichen Verteilung der Verfärbung des Saftmals der Blüten auf den einzelnen Testblütenständen im Vergleich zu jener am Kontrollblütenstand. Signifikante Werte sind mit einem Sternchen markiert. — **Table 2:** χ^2-values of the temporal distribution of the nectar guide colour change on of the single experimental inflorescences compared to those from the control inflorescence. Significant values are marked with an asterisk.

	Testblütenstand 1	Testblütenstand 2	Testblütenstand 3
χ^2	41,039	19,295	2,4543
Freiheitsgrade	2	2	1
p	< 0,01*	< 0,01*	> 0,05

färbtes, rotes Saftmal zeigten, gehörten zu den künstlich bestäubten Blüten. Der Kontrollblütenstand hingegen hatte am ersten Tag nur offene Blüten, die ein gelbes Saftmal zeigten. Dies weist darauf hin, dass sich die Saftmale bestäubter Blüten im Durchschnitt schneller verfärben als jene der nicht bestäubten Blüten. Am zweiten Tag nach der Bestäubung der Testblüten hatten schließlich auch einige nicht bestäubte Blüten verfärbte Saftmale (Tab. 1). Die nächste Kontrolle fand sechs Tage nach der Bestäubung statt und bis dahin hatten alle Blüten rote Saftmale.

Unsere Ergebnisse stehen im Widerspruch zu der von Vogel (1950) beschriebenen zeitlich starren Blühabfolge und lassen womöglich sogar auf einen Einfluss der Bestäubung auf den Prozess der Umfärbung des Saftmals schließen. Dies stützt die Hypothese von Focke (1889), dass es von Vorteil sei, die prächtige Schaueinrichtung nicht durch zu viele abfallende Blüten zu zerstören, und Bestäuber auf weite Distanz weiterhin anlocken zu können. Durch die Saftmale können die Bestäuber in der Nähe dennoch effektiv den Weg zum noch vorhandenen Nektar finden und dabei die noch fruchtbaren Blüten bestäuben, anstatt bereits bestäubte Blüten, die keinen Nektar mehr produzieren, zu besuchen und den Pollen dort zu verstreuen. Dies legt folgenden Schluss nahe: Sobald die Fertilität der Blüte entweder durch erfolgreiche Befruchtung oder durch die verstrichene Zeit nicht mehr gegeben ist, wird die Nektarproduktion eingestellt und das Saftmal färbt um.

Aufgrund der geringen Stichprobe ist es nicht möglich, auf Basis dieser Arbeit eine endgültige Aussage zu treffen. Für eine weiterführende Untersuchung ist eine größere Stichprobe mit noch mehr Blütenständen notwendig. Darüber hinaus könnte man zwittrige und rein weibliche Blüten getrennt untersuchen. Mit Hilfe von Zeitrafferaufnahmen ließe sich der Zeitpunkt bestimmen, an dem die Verfärbung der Saftmale stattfindet. Zusätzlich müsste man die Effektivität der manuellen Bestäubung steigern. Dass nicht bei allen künstlich bestäubten Blüten am Tag nach der Bestäubung das Saftmal begann zu verfärben, könnte auch daran liegen, dass die Bestäubung mit dem Pinsel (und damit die Befruchtung) nicht in allen Fällen erfolgreich war. Nichtsdestotrotz zeigt die vorliegende Voruntersuchung ein weiters Mal, dass es sich oft lohnt, selbst vermeintlich gut untersuchte Phänomene noch einmal genauer zu untersuchen.

Zitierte Literatur

Aufsess A. von (1960): Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. – Z. Vergl. Physiol. **43**: 469–498. https://doi.org/10.1007/BF00298072

Focke W. O. (1889): Der Farbenwechsel der Roßkastanien-Blumen. – Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg **31**: 108–112.

Frisch K. von (1950): Bees – their vision, chemical, senses and language. – New York: Cornell University Press.

Hess C. von (1910): Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. – Pflüger's Arch. **136**: 282–367. https://doi.org/10.1007/BF01681999

Hildebrand F. (1867): Die Geschlechter-Verteilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvorteilhaften stetigen Selbstbefruchtung. – Leipzig: Wilhelm Engelmann.

Knoll F. (1922): Lichtsinn und Blumenbesuch des Falters von *Macroglossum stellatarum*. – Abh. Zool.-Bot. Ges. Österreich **12:** 121–378.

Kugler H. (1936a): Die Ausnutzung der Saftmalsumfärbung bei den Rosskastanienblüten durch Bienen und Hummeln. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **54**: 394–400. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1936.tb01977.x

Kugler H. (1936b): Hummeln als Blütenbesucher. – Naturwissenschaften **24**: 356–360. https://doi.org/10.1007/BF01473677

Lack H. W. (2002): The discovery and rediscovery of the horse chestnut. – Arnoldia **61**: 15–19.

Lex T. (1954): Duftmale an Blüten. – Z. Vergl. Physiol **36**: 212–234. https://doi.org/10.1007/BF00297747

Müller H. (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider: Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. https://doi.org/10.5962/bhl.title.50246

Ogle W. (1870): The Fertilisation of certain plants (Didynamia). – Popular Sci. Rev. **9**: 45–56.

Porsch O. (1937): Zur Lebensgeschichte der *Aesculus*-Blüte. – Wien: Haim.

Sprengel C. K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Berlin: Vieweg. https://doi.org/10.5962/bhl.title.50179

Vogel S. (1950): Farbwechsel und Zeichnungsmuster bei Blüten. – Österr. Bot. Z. **97**: 44–100. https://doi.org/10.1007/BF01248384

Eingereicht am 8. Dezember 2018
Revision eingereicht am 20. Jänner 2019
Akzeptiert am 21. Jänner 2019
Erschienen am 30. April 2019

© 2019 L. Tegrovsky & P. Pany, CC BY 4.0

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Neilreichia - Zeitschrift für Pflanzensystematik und Floristik Österreichs

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: 10

Autor(en)/Author(s): Tegrovsky Lara, Pany Peter

Artikel/Article: Besteht ein Zusammenhang zwischen dem Bestäubungsstatus und der Umfärbung des Saftmals bei der Gemeinen Rosskastanie (Aesculus hippocastanum)? – Ergebnisse einer Vorstudie 127-134