

Morphologische Änderungen im Blütenbereich in der Ontogenie von *Pulsatilla vulgaris* Mill. und ihre Bedeutung bei der Sippenabgrenzung¹

Anselm Kratochwil, Freiburg i. Br.

Manuskript eingegangen am 22. März 1988

1. Einleitung

Zur Unterscheidung verschiedener Pflanzensippen müssen bei vergleichend morphologischen Untersuchungen zahlreiche Merkmale qualitativ und quantitativ analysiert werden. Je enger die Sippenverwandtschaft ist, desto weniger sind rein qualitative Merkmale für den Systematiker fassbar und um so grösser wird für ihn die Notwendigkeit, Merkmale zu finden, die messbar sind und die unter Berücksichtigung statistischer Regeln eine Abgrenzung verschiedener Sippen ermöglichen. Viele von diesen unterliegen jedoch sowohl einer starken umweltbedingten Variation als auch ontogenetisch bedingten Veränderungen, so dass sorgfältig geprüft werden muss, ob einem Merkmal überhaupt eine taxonomische Bedeutung beigemessen werden kann, und wenn ja, unter welchen Voraussetzungen es zur Sippenabgrenzung verwendet werden darf.

Im folgenden sollen am Beispiel des Formenkreises *Pulsatilla vulgaris* einige der bei solchen systematischen Untersuchungen zugrundegelegten Merkmale kritisch auf ihre Eignung hin geprüft werden. Es handelt sich dabei um:

- Perigonblattlänge,
- Länge von Blütenstiel und Blütenschaft,
- Grösse der Blütenöffnung,
- Blütenfarbe.

Folgende Punkte sollen am Beispiel von *P. vulgaris* im Rahmen dieser Untersuchung behandelt werden:

- die ontogenetische Variation einzelner Merkmale,
- die umweltbedingte Variation,
- Normierungsmöglichkeiten einzelner Merkmale,
- Aussagekraft von Herbarmaterial.

Es existieren bisher keine genauen Angaben über die Intrapopulationsvariabilität einzelner Merkmale bei *P. vulgaris* unter Freilandbedingungen. Aus diesem Grunde wurden markierte Einzelpflanzen und Blüten einer Population unter natürlichen

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Standortsbedingungen über einen längeren Zeitraum untersucht und die Variationsbreite von Merkmalen in Abhängigkeit von bestimmten Umweltvariablen festgestellt.

Die hier vorgestellten Untersuchungen sind Teil einer umfangreichen Studie zur Bestäubungsstrategie von *Pulsatilla vulgaris* (KRATOCHWIL 1988). Hierbei hat sich u. a. ergeben, dass bestimmten ontogenetisch bedingten morphologischen Änderungen im Blütenbereich eine besondere bestäubungsbiologische Bedeutung zukommt.

2. Untersuchungsgebiet

Die untersuchte Population wächst in einem versaumten *Mesobrometum globularietosum* im oberen, sehr flachgründigen Bereich eines SO-exponierten Hanges des Naturschutzgebietes «Scheibenbuck» bei Schelingen (400 m NN) im Kaiserstuhl (s. dazu auch KRATOCHWIL 1984). Die Untersuchungen fanden im wesentlichen im Jahr 1985 statt.

3. Methode

– Messung des Mesoklimas

Die Tages- und Wochengänge von Temperatur und Luftfeuchte wurden mit zwei Thermo-Hygrographen erfasst, die in einem Wetterhaus 15 cm über der Bodenoberfläche aufgestellt waren. Dies entspricht der durchschnittlichen Höhe der Küchenschellen-Blüten.

– Längenmessungen

Die Länge der Perigonblätter, des Blütenstieles und Blütenschaftes wurde an den individuell markierten Blüten täglich über die gesamte Blühzeit mit einer Schublehre gemessen, ebenso der Öffnungsdurchmesser des inneren und äusseren Perigonblattkreises (Messbereich s. Abb. 7) in halbstündigem Abstand von 9 bis 15 Uhr.

– Remissionsmessungen der Tepalen

Die Remissionsmessung von Tepalen unterschiedlichen Alters erfolgte mit einem Kontron-Spektrophotometer (Uvikon 820) mit ULBRICHTScher Kugel in einem Bereich von 300 bis 800 nm (Weissstandard: Bariumsulfat).

– Statistische Berechnungen

Allen Mittelwertangaben ist die Standardabweichung der Stichprobe beigefügt. Die Zusammenhänge zwischen den einzelnen gemessenen variablen Grössen wurden im Rahmen der Korrelations- bzw. Regressionsanalyse überprüft; angegeben sind jeweils die Regressionsgerade ($y = a + by$), ihre Streuung (Restvarianz s^2), der Korrelationskoeffizient (r) und das Signifikanzniveau ($\alpha = 0,01$; $\alpha = 0,05$ bei zweiseitiger Fragestellung).

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1. Zur Blühphänologie von *Pulsatilla vulgaris*

Um die ontogenetische Entwicklung einzelner Blütenbereiche präziser beschreiben zu können, seien im folgenden zunächst einige Angaben über die Blühphänologie von *P. vulgaris* vorausgeschickt. *P. vulgaris* blüht im Untersuchungsgebiet in der Regel von Mitte März bis Mitte April. In Abb. 1 ist die Blühphänologie-Kurve des Jahres

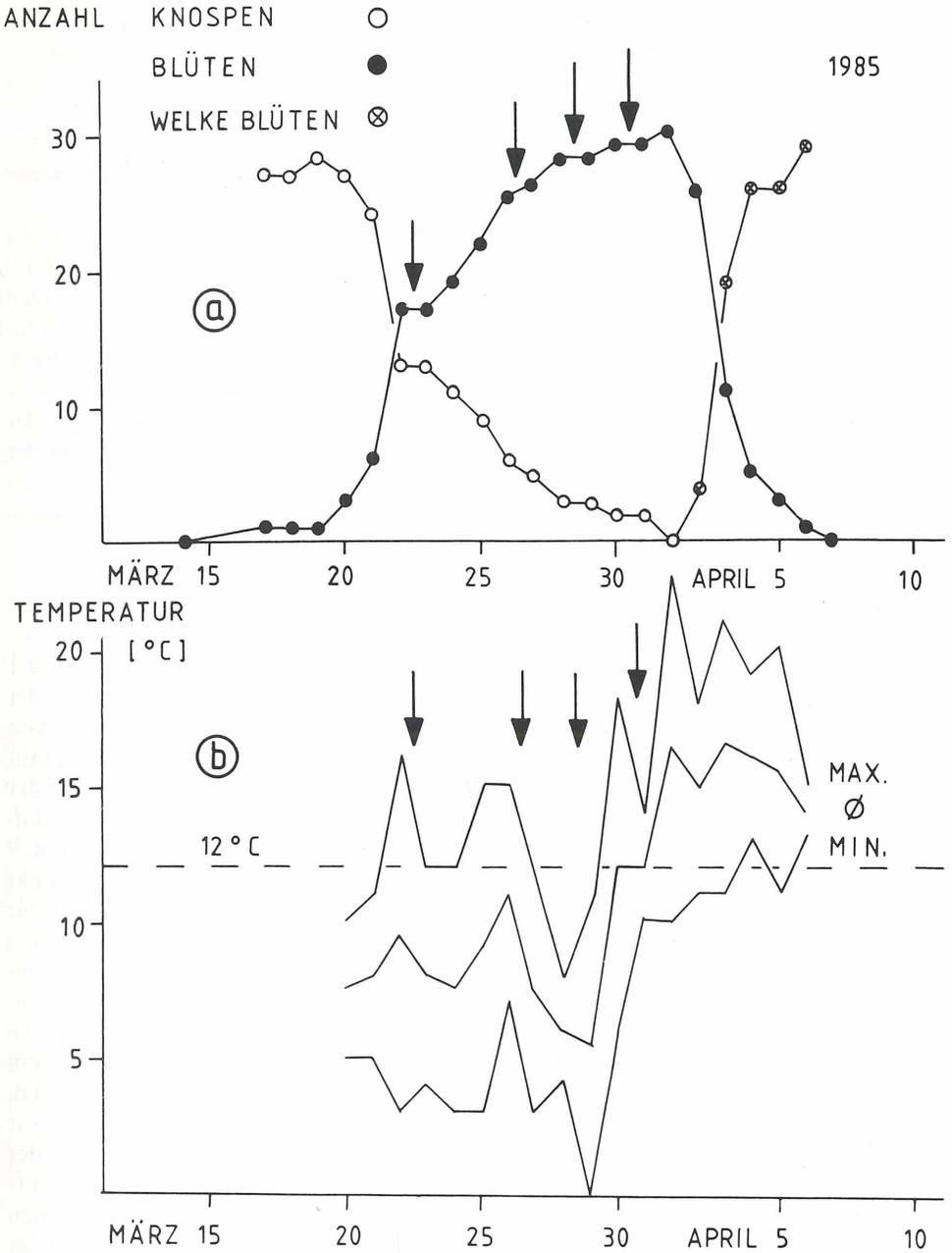


Abb. 1. a) Phänologie der Knospen, Blüten und verwelkten Blüten im Jahr 1985; b) maximale, durchschnittliche und minimale Tagestemperaturen während des Untersuchungszeitraumes. Die Pfeile im Phänologiediagramm kennzeichnen Zeitpunkte, an denen eine Öffnung weiterer Knospen reduziert ist oder völlig ausbleibt. Vom 15.-19. März war die Fläche mit Schnee bedeckt.

1985 angegeben, ihr Verlauf entspricht dem eines Durchschnittsjahres (KRATOCHWIL 1988). Eine besondere Bedeutung hat die 12°C-Temperaturgrenze; sowohl der Blühbeginn der Population als auch ihr weiterer Blühverlauf sind besonders stark von den vorherrschenden Temperaturbedingungen abhängig. Die Abb. 2 stellt die blühphänologische Staffelung der 30 im Jahre 1985 vorhandenen Blüten dar. Die Zeitpunkte der Blütenöffnung lagen zwischen dem 15. und 31. März, die Zeitpunkte des Welkens zwischen dem 2. und 6. April.

Die Blühdauer der Einzelblüten variiert sehr stark, sie korreliert signifikant mit dem Zeitpunkt des Aufblühens innerhalb der Population (Abb. 3). Die am 17. März sich als erste öffnende Blüte erreichte eine Blühdauer von 16 Tagen, die letzten beiden am 1. April aufblühenden nur noch von 6 Tagen. Höhere Durchschnittstemperaturen, die innerhalb der Gesamtentwicklung der Population erst zu einem späteren Zeitpunkt herrschen (Abb. 1), beschleunigen die Entwicklungsgeschwindigkeit einer Einzelblüte erheblich. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass der Zeitpunkt des Welkens der Perigonblätter von *P. vulgaris* nicht vom Zeitpunkt der Bestäubung abhängt: Blüten, die zum selben Zeitpunkt aufblühten, jedoch zu unterschiedlichen Zeitpunkten bestäubt wurden, besaßen ein gleiches Alter (Abb. 2: Blüte 3b/6a, 4a/5a, 9b/10a).

4.2. Das Wachstum der Perigonblätter

Die 3 schmalovalen bis lineallanzettlichen Kronblätter des äusseren Kreises sind an der Basis etwas breiter und insgesamt auch länger als die des inneren Kreises. In Tab. 1 sind die Masse von 3 Tage alten Blüten angegeben. In Abb. 4 ist die Länge der Perigonblätter in Abhängigkeit vom Alter der Blüte abgetragen. Blütenblätter von Blüten, die etwa 14 Tage alt werden, wachsen in den ersten 7 Tagen im Durchschnitt 1 cm und erreichen nach 14 Tagen eine Länge von ca. 4 cm. Je später innerhalb der Gesamtblühzeit der Population die Einzelblüte erscheint, desto rascher erfolgt aufgrund der höheren Temperaturen das Wachstum. In Abb. 5 ist der Zuwachs von 9 äusseren Perigonblättern verschiedener Blüten vom ersten Blütenöffnungszeitpunkt an angegeben. Während Blüten, die sich am 25. und 26. März erstmals öffneten, für eine 1-cm-Zunahme des äusseren Perigonblattes etwa 1 Woche brauchten, benötigten Blüten mit dem ersten Öffnungszeitpunkt 1. April nur einen weiteren Tag für denselben Zuwachs. Zum Zeitpunkt des Öffnens beträgt die Länge des äusseren Perigonblattes im Durchschnitt $2,1 \pm 0,4$ cm ($n = 13$), kurz vor dem Welken $3,7 \pm 0,1$ cm ($n = 30$). Alle diese Ergebnisse zeigen, dass die Länge der Perigonblätter entscheidend vom Alter der Blüte und den Temperaturen abhängt, die während der Anthese herrschen.

Die Angaben von Perigonblatt-Grössen von *P. vulgaris* schwanken in der Literatur erheblich. Dies beruht in der Regel meist auf unterschiedlichen Methoden, die bei der Erhebung des Datenmaterials und bei der Berechnung Verwendung fanden. GOTTHARD (1965) untersuchte herbarisiertes Material und erhielt für die Tepalen einen Durchschnittswert von 2,7 cm (Extremwerte: 1,6 und 4,1 cm), für die Breite 1,04 cm (Extremwerte: 0,60 und 1,85 cm). Auch AICHELE und SCHWEGLER (1957) verwendeten neben Freilandmaterial aus den Tübinger «Versuchsfeldern» fast ausschliesslich Herbarmaterial. Solche Messungen an Herbarmaterial sind problematisch, zumal das Alter der Blüte und ihre Wuchsbedingungen am Standort unbekannt sind. Darüberhinaus handelt es sich meist auch nur um wenige Herbarbelege, die von einer Population stammen und die zu einem Zeitpunkt gesammelt wurden. Gleiches gilt aber

IND.NR.	BLÜTE	MÄRZ											APRIL						1985	BLÜH- DAUER (TAGE)			
		17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3		4	5	6
1	a	●	●	●	●	☀	●	●	●	●	●	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	16
	b	○	○	○	●	☀	☀	●	●	●	●	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	c	○	○	○	●	☀	☀	●	●	●	●	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	13
2		○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	13
3	a	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	☐	●	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	b	○	○	○	○	●	☀	●	●	●	●	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	c	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	☐	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	d	-	-	-	-	-	-	-	-	○	○	○	●	●	●	●	☀	●	●	●	●	⊗	9
4	a	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	●	●	☐	●	●	●	⊗	⊗	⊗	13
	b	○	○	○	○	○	○	○	●	●	●	●	☀	●	☐	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	11
5	a	○	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	☐	●	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	b	○	○	○	○	○	○	○	●	●	●	●	☀	☐	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	10
	c	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	☀	●	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	8
6	a	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	☀	☐	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	13
	b	-	-	-	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	☀	●	●	●	●	⊗	7
7	a	○	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	●	●	●	☐	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	b	○	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	●	●	●	☐	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
8	a	○	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	●	●	☐	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	b	○	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	☐	●	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
9	a	○	○	○	○	○	●	●	●	☀	●	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12	
	b	○	○	○	○	○	●	●	☀	●	●	☐	●	●	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12	
10	a	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	☀	●	●	☐	●	●	●	⊗	⊗	⊗	⊗	12
	b	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	11
11		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	10
12	a	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	9
	b	-	-	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	8
	c	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	8
13		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	8	
14	a	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	6
	b	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	6

- KNOSPENSTADIUM
- ÄUSSERE PERIGONBLÄTTER SICHTBAR
- ÄUSSERER PERIGONKREIS ÖFFNET SICH
- ÄUSSERER UND INNERER PERIGONKREIS OFFEN
- ☀ BLÜTE BESTÄUBT
- ☐ STYLI ZUSAMMEN
- ⊗ BLÜTE VERWELKT

Abb. 2. Die Blühphänologie der 30 im Jahre 1985 vorhandenen Blüten von 14 Einzelpflanzen; ferner sind angegeben der Zeitpunkt der Bestäubung und der des Zusammenschlusses der Styli.

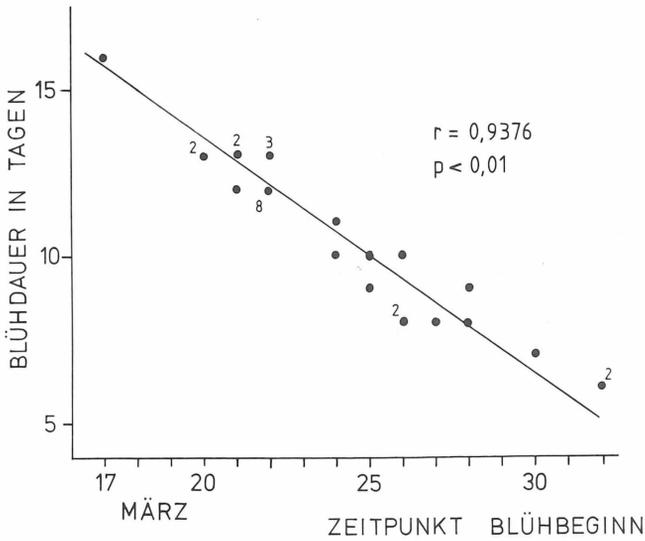


Abb. 3. Blühdauer der einzelnen Blüten in bezug auf ihren jeweiligen Blühbeginn ($y = 16,35 - 0,66x$, $s^2 = 0,80$, $p < 0,01$; $n = 30$). Eine Zahl neben einem Messpunkt gibt die Anzahl sich gleich verhaltender Blüten an.

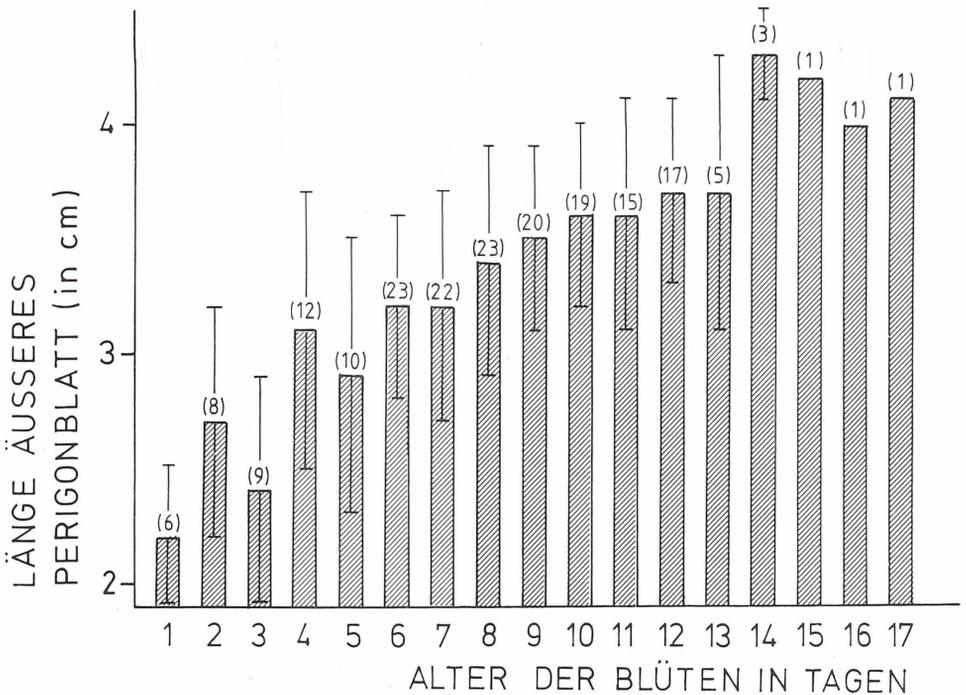


Abb. 4. Länge des äusseren Perigonblattes in Abhängigkeit vom Alter der Blüte (Durchschnittswerte unter Angabe der Standardabweichung, in Klammer: Anzahl der vermessenen Perigonblätter jeweils verschiedener Blüten).

Tabelle 1. Perigonblattlänge (a), Breite an der weitesten Stelle (b), Breite an der Perigonblattbasis (c) des äusseren und des inneren Kreises von 3 Tage alten Blüten (n = 10)

	Perigonblätter	
	Äusserer Kreis	Innerer Kreis
Länge (a)	3,2±0,1	3,1±0,1
Breite weiteste Stelle (b)	1,2±0,1	1,0±0
Breite Basis (c)	0,6±0,1	0,3±0

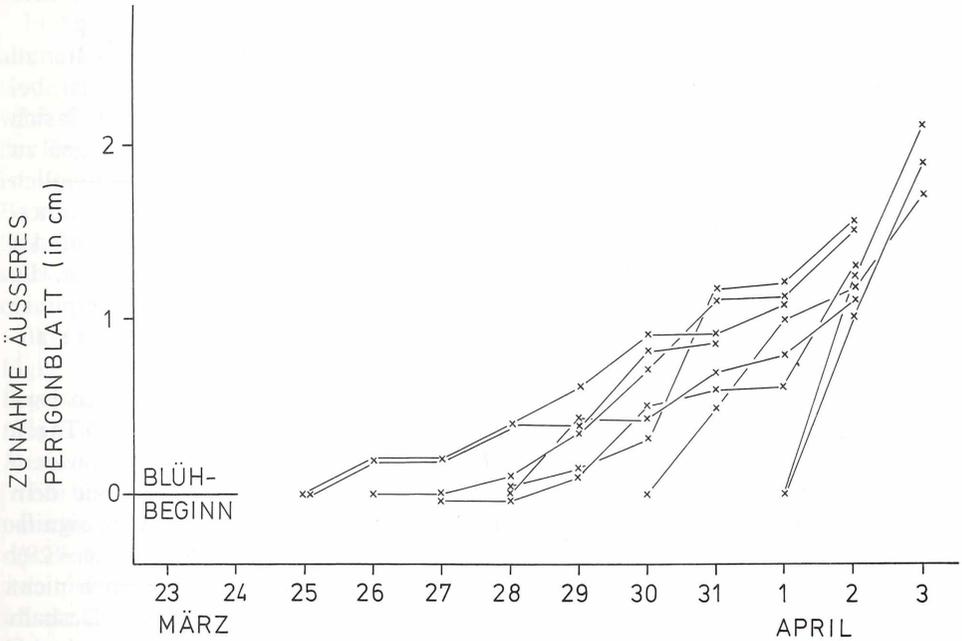


Abb. 5. Zuwachs von 9 äusseren Perigonblättern verschiedener Blüten vom Zeitpunkt der ersten Blütenöffnung.

auch für die Vermessung von Freilandmaterial; auch hier können ohne genaue Populationsstudien, bei denen das Alter der Einzelblüten und der jeweilige zur Blühzeit der Population vorherrschende Witterungsgang nicht bekannt sind, zu der Verwendung einer nicht repräsentativen Stichprobe führen. Hieraus resultiert auch die von den Autoren sowohl bei *P. vulgaris* als auch anderen Arten der Gattung immer wieder festgestellte grosse Variabilität dieses Merkmales (KRAUSE 1958, WINKLER 1962 u. a.). KRAUSE (1958) fordert deshalb die Überprüfung immer eines sehr umfangreichen, am Standort und auch experimentell geprüften Materials (>100 Einzelpflanzen).

Um einzelne Populationen oder auch Sippen miteinander vergleichen zu können, werden in der Regel die Medianwerte einschliesslich des Minimal- und Maximalwer-

tes angegeben (z. B. AICHELE und SCHWEGLER 1957). Auf die Möglichkeit, dass durch die Berechnung eines arithmetischen Mittels ein nicht den Tatsachen entsprechendes Bild entstehen kann, z.B. asymmetrische oder zweigipfelige Verteilungen, weist WINKLER (1962) hin. Aus diesem Grund errechnete VOELTER-HEDKE (1955) auch nicht das arithmetische Mittel, sondern beschreibt die Verteilung nach Häufigkeitsklassen.

Zur Charakterisierung der Blütenblatt-Masse stellte VOELTER-HEDKE (1955) für *P. vulgaris* einen Index (Breite \times 100/Länge) auf. Nach dieser Methode verfahren auch andere Autoren (z. B. GOTTHARD 1965). VOELTER-HEDKE (1955) begründet dies darin, dass die absoluten Grössen der Perigonblattlängen und -breiten innerhalb einer Population und sogar an ein und derselben Pflanze ausserordentlich stark schwanken, die Form hingegen, die mit diesem Indexwert charakterisiert wird, nur gering.

Um die Blütenblattentnahme für die Messung auf ein bestimmtes Blütenalter zu normieren, entnahmen die oben genannten Autoren nur Tepalen von Blüten, bei denen sich die ersten mittelständigen Antheren gerade geöffnet hatten. Es stellt sich nun die Frage, ob es sinnvoll ist, gerade diesen Zeitpunkt für die Messungen zu verwenden, nachdem, wie oben gezeigt werden konnte, die Tepalenlänge wesentlich vom Alter der Blüte und besonders vom Zeitpunkt des Erscheinens der Blüte innerhalb der Population und den dabei herrschenden Wuchsbedingungen beeinflusst wird. Es wäre demnach zu erwarten, dass bei einer Blüte, die spät erscheint, die Öffnung der Staubblätter aufgrund der in der Regel zu einem späteren Blühzeitpunkt günstigeren Witterungsbedingungen (insbesondere höhere Temperaturen) eher stattfindet als bei einer früh aufblühenden.

Im Durchschnitt öffneten sich im Untersuchungsgebiet die ersten Antheren etwa 3 Tage nach dem Aufblühen ($\bar{x} = 2,9 \pm 1,1$; $n = 29$; Minimum 1 Tag, Maximum 5 Tage). ZIMMERMANN (1952) gibt 2–3 Tage, KNUTH (1898) 2–4 Tage an. Zwischen dem Zeitpunkt des Aufblühens während der Gesamtblühzeit der Population und dem Alter der Blüte während der beginnenden Staubblattöffnung konnte keine signifikante Korrelation festgestellt werden ($y = 3,59 - 0,09 x$, $s^2 = 1,05$, $r = 0,3078$; $n = 29$). Somit stellt dieser Zeitpunkt bei solchen Untersuchungen, was bisher noch nicht überprüft wurde, ein gutes Normierungsmass für den Blütenzustand dar. Deshalb ergibt sich verständlicherweise auch zwischen dem Alter der Blüte zum Zeitpunkt der beginnenden Öffnung der Staubblätter und der Blütenblattlänge keine signifikante Korrelation ($x = 2,69 + 0,02 x$, $s^2 = 0,24$, $r = 0,050$; $n = 12$).

Die durchschnittliche Tepalenlänge beträgt zum Zeitpunkt der beginnenden Staubblattöffnung etwa 2 cm ($\bar{x} = 2,2 \pm 0,5$; $n = 12$; Minimum 2,1 cm, Maximum 3,5 cm). Ein Grund, warum die Antherenöffnung recht konstant nach etwa 3 Tagen erfolgt, spätestens nach 5 Tagen, ist darin zu suchen, dass sich bereits bei kurzen günstigen Witterungsbedingungen die Antheren öffnen können, sofern sie den entsprechenden Entwicklungszustand erreicht haben.

Wir können zusammenfassend feststellen, dass die Perigonblattlänge entscheidend vom Alter und von den während der Anthese herrschenden Temperaturbedingungen abhängt. Der Zeitpunkt der beginnenden Antherenöffnung stellt ein gutes Mass für vergleichende Untersuchungen der Perigonblattmasse dar, da sie den jeweiligen Entwicklungszustand der Einzelblüte recht gut charakterisiert.

Herbarmaterial oder auch Freilandmessungen an Blüten, deren Alter und Entwicklungsbedingungen während der Anthese nicht bekannt sind, führen zu keinen

genauen Ergebnissen. Die dadurch erfassten grossen umweltbedingten Merkmalsdifferenzen lassen eine Sippencharakterisierung, die darüberhinaus auch zur Sippenunterscheidung beitragen sollte, nicht zu.

4.3. Das Wachstum von Blütenstiel und Blütenschaft

Als ein weiteres brauchbares Merkmal zur Sippencharakterisierung wird die Länge von Blütenstiel (= Pedunculus: Achsenabschnitt Perigon bis Involucrum) und Blütenschaft (= Scapus: Achsenabschnitt Involucrum bis Blattrosette) sowie ihr Verhältnis zueinander angesehen (s. z. B. WINKLER 1962). Analog zu den Perigonblättern zeigen beide ein Streckungswachstum während der Anthese, das auch über die Fruchtreife anhält.

In Abb. 6 ist die Blütenstiel- und Blütenschaftlänge in Abhängigkeit vom Blütenalter (Mittelwerte von 27 untersuchten Blüten) dargestellt. Bis zur Öffnung der Blüte ist der Blütenstiel im Durchschnitt 0,9 cm, der Schaft etwa 2,5 cm lang. Bis zum 8. Tag wächst der Stiel auf 2,3 cm Länge an, der Schaft auf fast 5 cm. Am 14. Tag sind sie in der Regel beide gleich lang. Danach verlängert sich der Blütenstiel besonders stark; er ist bereits nach 18 Tagen fast doppelt so lang wie der Blütenschaft. WELLS und BARLING (1971) geben an, dass er sich in weniger als einem Monat bis um das Siebenfache verlängern kann; dies scheint jedoch nur in Extremfällen zu gelten. Das stärkere Wachstum des Blütenstiels setzt somit erst während der Fruchtentwicklung ein.

Während der Scapus ein lineares Wachstum zeigt, postfloral sich nur noch geringfügig verlängert, wächst der Blütenstiel exponentiell weiter. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam auch KRAUSE (1958) bei morphologischen Untersuchungen an *Pulsatilla halleri*. Dasselbe Phänomen gibt es auch bei anderen *Pulsatilla*-Arten, so z. B. bei *P. grandis* (WINKLER 1962) und *P. montana* (RUMPELSBACHER 1964).

Für dieses Längenwachstum ist eine geglückte Befruchtung nach WINKLER (1962) entscheidend. Dass eine erfolgreiche Befruchtung für das exponentielle Wachstum des Blütenstiels Voraussetzung ist, darauf deuten auch einige eigene Experimente: Bei zweiblütigen Pflanzen, bei denen eine Blüte vor der Fruchtreife am Perigonblattansatz abgeschnitten wurde, wuchsen Stiel und Schaft nach wie vor linear weiter, im Gegensatz zu der bestäubten Blüte, bei der der Stiel ein exponentielles Wachstum zeigte. Die Schäfte beider Blüten hatten einen identischen Zuwachs.

AICHELE und SCHWEGLER (1957) berücksichtigen bei ihren Messungen von Blütenstiel- und Blütenschaftlänge das Alter und die Wuchsbedingungen der einzelnen Blüten nicht. Die Länge des Blütenstiels wird während der Blühzeit mit 0,5–2,0 cm angegeben. Das dort dargestellte Diagramm (op. cit., p. 190) zeigt eine Verteilung von 515 Blütenstiellängen (spec. coll. *Vulgares*) von 0,6 bis 8,5 cm. Der Mittelwert beträgt 1,3 cm. Die Blütenstiele aus dem Untersuchungsgebiet «Scheibenbuck» (243 Messungen) hatten einen Mittelwert von $2,7 \pm 1,6$ cm (Minimum 0,9 cm; Maximum 5,1 cm); der Wert liegt demnach höher als bei AICHELE und SCHWEGLER (1957).

Als Länge des Blütenschaftes geben AICHELE und SCHWEGLER (1957) zur Blühzeit 4–11 cm an. Das dort dargestellte Diagramm zeigt eine Verteilung von 259 *P. vulgaris* var. *germanica*-Schäften von 1 bis 21 cm Länge mit einem Mittelwert von 6 cm. Die Blütenschäfte aus dem Untersuchungsgebiet (274 Messungen) hatten einen Mittelwert von $5,2 \pm 1,9$ cm (Minimum: 2,4 cm; Maximum: 8,5 cm); er liegt damit niedriger als bei AICHELE und SCHWEGLER (1957).

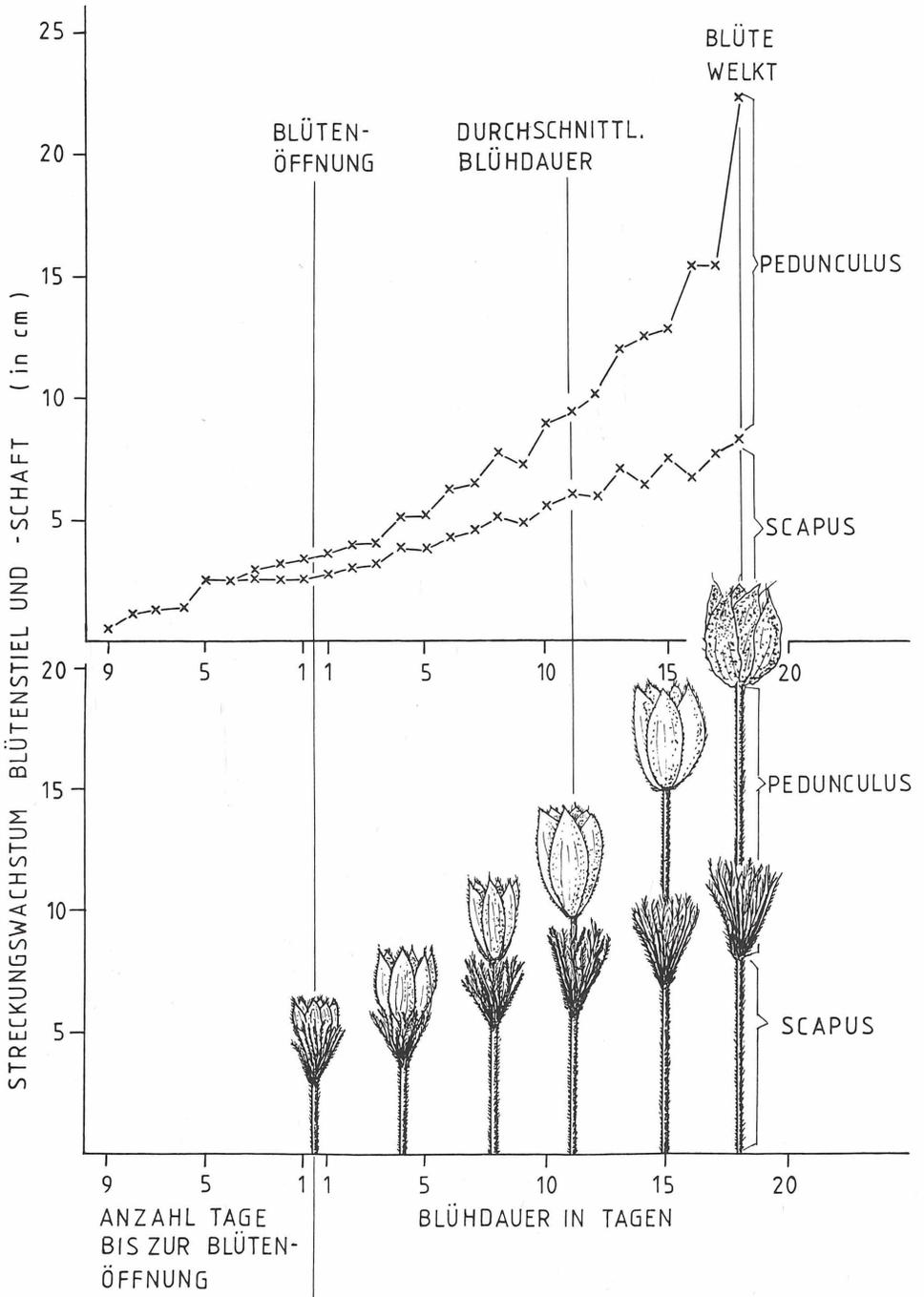


Abb. 6. Das Streckungswachstum von Blütenstiel (Pedunculus) und Blütschaft (Scapus) während des Knospen-, Blüten- und zu Beginn des Welkestadiums.

Tabelle 2. Korrelation zwischen der Länge von Blütenstiel bzw. Blütenschaft zu einem bestimmten Zeitpunkt der Anthese und dem Blühbeginn der Einzelblüte innerhalb der Gesamtblühzeit der Population (r = Korrelationskoeffizient, s^2 = Streuung der Regressionsgeraden, p = Signifikanzniveau, n = Anzahl getestete Blüten)

	Alter Blüte in Tagen	Regressionsgerade	r	s ²	p	n
Blütenstiel	1	$y = 0,93 - 0,01 x$	0,1376	0,06	–	12
	2	$y = 0,07 + 0,13 x$	0,7104	0,22	<0,01	15
	3	$y = 0,14 + 0,09 x$	0,4577	0,33	<0,05	19
	4	$y = -0,18 + 0,17 x$	0,5814	0,36	<0,01	22
	5	$y = 0,12 + 0,17 x$	0,5023	0,44	<0,02	25
	6	$y = -0,78 + 0,31 x$	0,7495	0,36	<0,01	24
	7	$y = -0,08 + 0,28 x$	0,7281	0,59	<0,01	27
	8	$y = 0,35 + 0,27 x$	0,5861	0,76	<0,05	24
	9	$y = -0,08 + 0,37 x$	0,6492	0,81	<0,01	22
	10	$y = 1,18 + 0,25 x$	0,4573	0,64	<0,05	19
	11	$y = 2,50 + 0,07 x$	0,2748	0,27	–	14
	12	$y = 2,21 + 0,24 x$	0,4888	0,56	<0,05	17
	13	$y = 3,31 + 0,25 x$	0,4737	0,65	<0,05	15
Blütenschaft	1	$y = 1,96 + 0,09 x$	0,2813	0,87	–	12
	2	$y = 1,14 + 0,22 x$	0,7776	0,37	<0,01	22
	3	$y = 2,57 + 0,07 x$	0,1663	1,93	–	24
	4	$y = 2,00 + 0,22 x$	0,3504	3,15	–	22
	5	$y = 2,31 + 0,20 x$	0,2089	5,19	–	25
	6	$y = 3,03 + 0,16 x$	0,2818	1,98	–	24
	7	$y = 3,47 + 0,14 x$	0,3304	1,80	–	27
	8	$y = 2,54 + 0,34 x$	0,4725	2,10	<0,05	24
	9	$y = 4,54 + 0,04 x$	0,0741	1,41	–	22
	10	$y = 5,33 + 0,01 x$	0,0254	1,83	–	19
	11	$y = 5,52 + 0,09 x$	0,1803	1,96	–	14
	12	$y = 5,32 + 0,10 x$	0,1185	2,39	–	17
	13	$y = 5,89 + 0,06 x$	0,3380	2,90	–	15

Blüten gleichen Alters haben, erscheinen sie innerhalb der Gesamtblühzeit der Population später, signifikant längere Stiele; dies gilt jedoch nicht für die Blütenschaft (Tab. 2). Solche Zusammenhänge sind, abgesehen von je 2 Ausnahmen, für alle Altersstadien der Blüte und ihren jeweiligen Stiel- und Schaftlängen nachweisbar (Tab. 2). Diese Ergebnisse zeigen u. a. den grossen Einfluss exogener Faktoren auf das Wachstum des Blütenstiemes. Eine Berechnung und ein quantitativer Vergleich solcher Masse ohne Berücksichtigung von Blütenalter und Wuchsbedingungen, wie er z. B. bei den Untersuchungen von *ACHELE* und *SCHWEGLER* (1957) erfolgte, führt zu ungenauen Ergebnissen.

Solche ontogenetisch bedingten Merkmalsvariationen werden häufig nur unzureichend quantitativ erfasst, der jeweilige Ist-Zustand hingegen wird mit einem quantitativ hohen Genauigkeitsgrad wiedergegeben; dies zeigt auch folgendes Zitat (*WINKLER* 1962, p. 222): «Die längsten Pflanzen fanden sich auf der Fruška Gora und den umliegenden Fundorten. Hier mag allerdings mitspielen, dass das Material in bezug auf die Hauptblütezeit relativ spät eingesammelt wurde.» Über *Anemone narcissiflora*, bei der es ebenfalls analog zu *P. vulgaris* zu einem Streckungswachstum von

Blütenstiel und -schaft während der Anthese kommt, schreibt WITSCHER (1986), dass es sich hier um «Ökotypen» mit kurzen und langen Blütenstielen über dem Hochblatt handle. «So reicht die Variabilität von kaum 5 cm hohen, dicht zottig behaarten Formen bis zu über 60 cm hohen, kahlen und lockerblütigen Formen» (WITSCHER 1986, p. 155). Er führt diese «Ökotypenbildung» auf die weite Verbreitung dieser Art zurück. Ökotypen, die auch genetisch unterschiedliche Reaktionstypen an einen bestimmten Standortfaktor darstellen müssen, sind dies bei *A. narcissiflora* sicher nicht, sondern die Einzelpflanzen zeigen ontogenetisch bedingte Merkmalsvariationen analog den Verhältnissen, wie sie bei *P. vulgaris* vorliegen.

Bei den vergleichenden Untersuchungen von KRAUSE (1958) an *Pulsatilla halleri* wurde als Zeitpunkt der Messung von Blütenstiel- und Blütenschaftlänge die Öffnung der ersten Antheren gewählt. Zum Zeitpunkt der beginnenden Antherenöffnung betrug die Länge des Blütenstiels der *P. vulgaris*-Blüten des Untersuchungsgebietes im Durchschnitt 1 cm ($\bar{x} = 1,0 \pm 0,6$; $n = 23$), die des Schaftes 3,4 cm ($\bar{x} = 3,4 \pm 0,8$; $n = 25$).

Ähnlich wie am Beispiel der Messungen der Tepalenlänge kann eine vergleichende Untersuchung von Blütenstiel- und Blütenschaftlängen, legt man als Zeitpunkt der Messung die beginnende Staubblattöffnung fest, nur dann sinnvolle Ergebnisse liefern, wenn gewährleistet ist, dass Blüten, die später innerhalb der Gesamtblühzeit der Population erscheinen, sich ähnlich verhalten wie solche, die zu Beginn blühen. Bei den untersuchten Blüten liegt keine signifikante Korrelation zwischen Alter der Blüte zum Zeitpunkt der beginnenden Antherenöffnung und Länge des Blütenschaftes vor ($y = 3,83 - 0,15 x$, $s^2 = 0,69$, $r = 0,1937$; $n = 25$), sehr wohl aber zwischen dem Alter der Blüte zum Zeitpunkt der beginnenden Staubblattöffnung und der Blütenstiellänge ($y = 1,77 - 0,26 x$, $s^2 = 0,26$, $r = 0,4980$, $p < 0,05$; $n = 23$). Dies bedeutet, dass nur für den Vergleich von Blütenschaftlängen der Zeitpunkt der beginnenden Antherenöffnung als sinnvolle Bezugsgrösse verwendet werden kann. Der Blütenstiel wird demnach in seiner Grössenzunahme stärker von den Witterungsbedingungen, später auch durch postflorale Prozesse beeinflusst als der Blütenschaft. Dies belegt auch das folgende Ergebnis: Der Zeitpunkt, ab welchem die Perigonblätter den Schutz des Involucrum vollständig verlassen, ist vom Blühtermin der Einzelblüte abhängig. Bei früh aufblühenden Individuen, die niedrigeren Temperaturen ausgesetzt sind, umschliesst das Involucrum länger das Perigon (6–8 Tage) als bei spät aufblühenden (2–4 Tage). Die durchschnittliche Blütenblattgrösse, ab welcher sich die Blüte vom Involucrum löst, beträgt $3,4 \pm 0,4$ cm ($n = 25$), die Länge zwischen dem Ansatz des Involucrum und der Basis des äusseren Perigonblattkreises durchschnittlich $2,2 \pm 0,4$ cm ($n = 19$).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass für vergleichende Untersuchungen unter Berücksichtigung des Zeitpunktes der beginnenden Antherenöffnung nur die Blütenschaftlängen als brauchbares Merkmal verwendet werden können, nicht jedoch die Blütenstiellängen. Aus den genannten Gründen erscheint auch eine Zusammenfassung der Längen von Blütenstiel und -schaft (Länge des Blütenstengels), wie sie z. B. WINKLER (1962) durchführt, nicht sinnvoll.

4.4. Die Grösse der Blütenöffnung bei *Pulsatilla vulgaris*

ACHELE und SCHWEGLER (1957) geben für *Pulsatilla vulgaris* einen Blütendurchmesser von 5,5 bis 7 cm an. Die dort dargestellte Verteilung von 294 Blüten der var. *germanica* (Abb. 186, p. 197) hat einen Mittelwert von 5,8 cm (Minimum: 1 cm, Maximum: 10 cm).

Die Blüten von *P. vulgaris* zeigen im Tagesverlauf Öffnungs- und Schliessbewegungen (Nyctinastien); sie sind in Abb. 7 in Abhängigkeit vom Blütenalter für das Untersuchungsgebiet über den Zeitraum von 9 bis 15 Uhr angegeben. Solche Öffnungs- und Schliessbewegungen sind auch für andere *Pulsatilla*-Arten bekannt geworden, so für *P. vernalis* (MÜLLER 1881) und *P. grandis* (WINKLER 1962). Im Falle von *P. vulgaris* handelt es sich um Thermonastien, dies konnte durch eigene Untersuchungen auch experimentell nachgewiesen werden. Die individuelle Variation (s. u.) zeigt, dass auch eine endogene Komponente bei den Thermonastien vorhanden ist, worauf auch BRAUNER und RAU (1966) hinweisen. Aufgrund dieser Perigonblattbewegungen sind Angaben über durchschnittliche Blütendurchmesser nur unter Vorbehalt verwendbar, da u. a. das Alter der Blüte, Witterungsbedingungen und auch der Tageszeitpunkt die Blütenöffnung beeinflussen; dies sei im folgenden exemplarisch gezeigt.

Nach den Geländebeobachtungen im Kaiserstuhl fanden die Blütenblattbewegungen vor allem zwischen 9 und 15 Uhr statt; früher oder später am Tag sind die Blüten geschlossen. Abweichungen ergeben sich nur, wenn die Blüten ein gewisses Alter überschritten haben oder wenn der Temperaturgang wesentlich von durchschnittlichen Werten abweicht (s. u.). Der Blütenschluss bereits um 15 Uhr ist gebietspezifisch und hängt damit zusammen, dass die Sonne die Population um diese Zeit – bedingt durch die Südost-Hanglage – nicht mehr erreicht.

Nach den Untersuchungen von KERNER (1891) bei Innsbruck öffneten sich die Blüten von *P. vulgaris* im März zwischen 10 und 11 Uhr und schlossen sich erst zwischen 17 und 18 Uhr; dies gilt nach seinen Beobachtungen auch für *P. vernalis*.

Beim Vergleich zwischen innerem und äusserem Perigonkreis ergeben sich Unterschiede im Blütenöffnungsverhalten, die Perigonblätter innerhalb eines Kreises öffnen und schliessen sich jedoch in derselben Weise. Der äussere Perigonblattkreis öffnet sich besonders bei jungen Blüten weiter als der innere; mit zunehmendem Blütenalter gleicht sich dieses jedoch aus. Im folgenden seien die Öffnungs- und Schliessbewegungen des inneren Kreises betrachtet. Sie werden beeinflusst: a) vom Alter der Blüte, b) vom tageszeitlichen Witterungsgang.

Zu a): In den frühen Stadien ist der maximale Öffnungsgrad geringer als zu einem späteren Stadium, da das Involucrum die volle Entfaltung der Perigonblätter hemmt (Abb. 8). Die durchschnittlichen Öffnungsbewegungen werden in der Abb. 7 dargestellt. Mit zunehmendem Alter öffnen sich die Blüten weiter und schliessen sich nicht mehr vollständig. Bis etwa zum 8. Tag umschliesst das Involucrum noch die Perigonblätter, und die Blüte erreicht eine Entfaltung von maximal ca. 3,5 cm. Zum Zeitpunkt der Bestäubung betrug die maximale Öffnung des inneren Perigonkreises $2,95 \pm 1,05$ cm ($n = 27$). Wie die Abb. 9 zeigt, nimmt der Bereich zwischen maximaler und minimaler Blütenöffnung mit dem Alter, ungefähr nach dem 8. Tag, wieder ab, obwohl die Perigonblätter nicht mehr von dem Involucrum erreicht werden.

Zu b): Der tageszeitliche Witterungsgang beeinflusst vor allem die tageszeitlichen Öffnungs- und Schliessbewegungen. Die Abb. 10 zeigt 4 verschiedene repräsentative Einzelblüten am 30. März 1985. Die Temperatur stieg an diesem Tag zwischen 9 und 10 Uhr auf 15°C , fiel dann bis 11 Uhr auf 11°C ab. Danach zeigte sich wiederum eine Erhöhung, und nach kurzem Abfallen wurde das Tagesmaximum von 18°C um 14 Uhr erreicht.

Blüten gleichen Alters von ein und derselben Pflanze reagieren auf diesen Tempe-

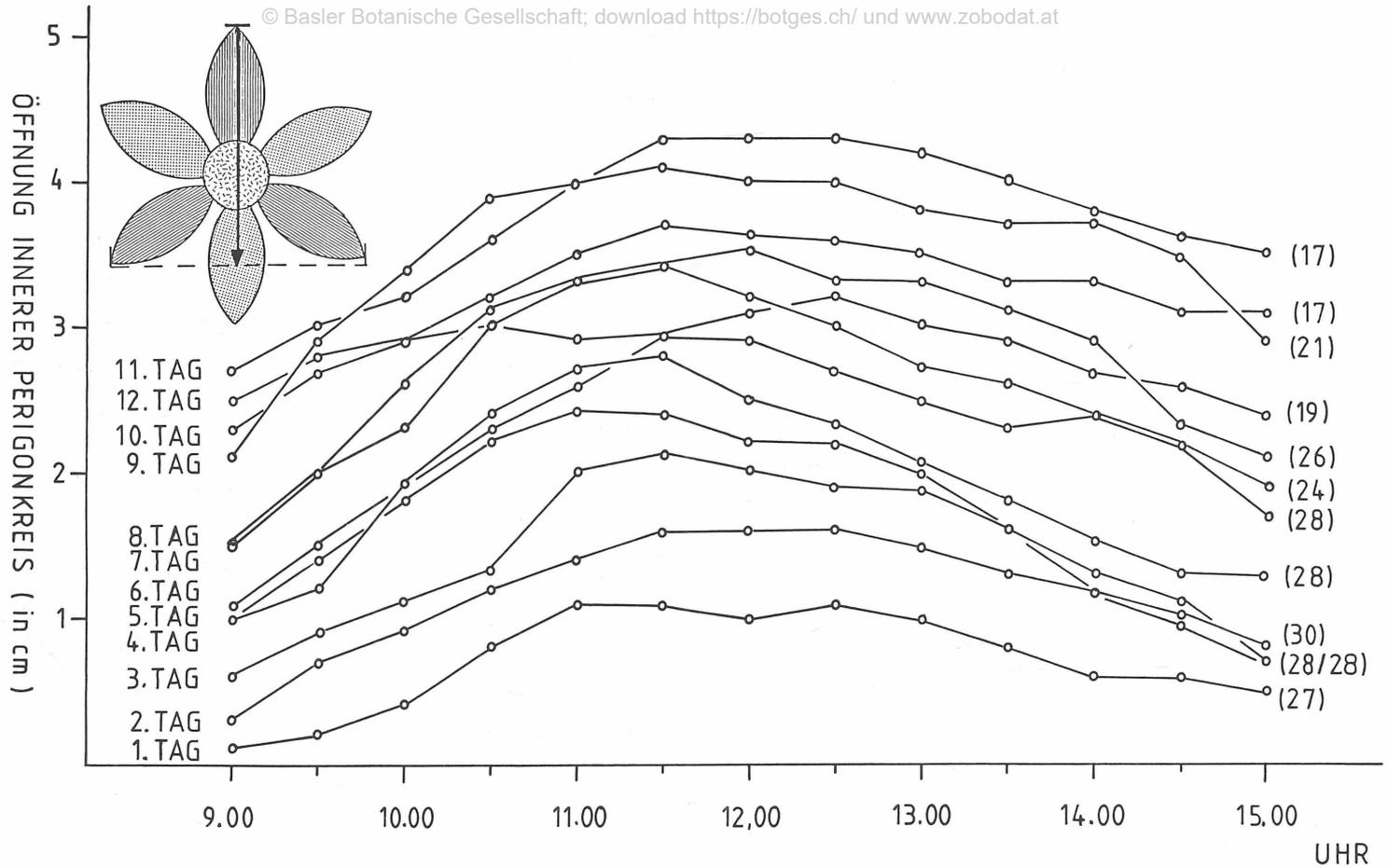


Abb. 7. Öffnungs- und Schliessbewegungen des inneren Perigonkreises vom 1. bis 12. Tag nach Blühbeginn zwischen 9 und 15 Uhr (Durchschnittswerte, in Klammer: Anzahl vermessener Blüten). Links oben: Gemessener Bereich; schraffiert = innerer, punktiert = äusserer Perigonkreis.

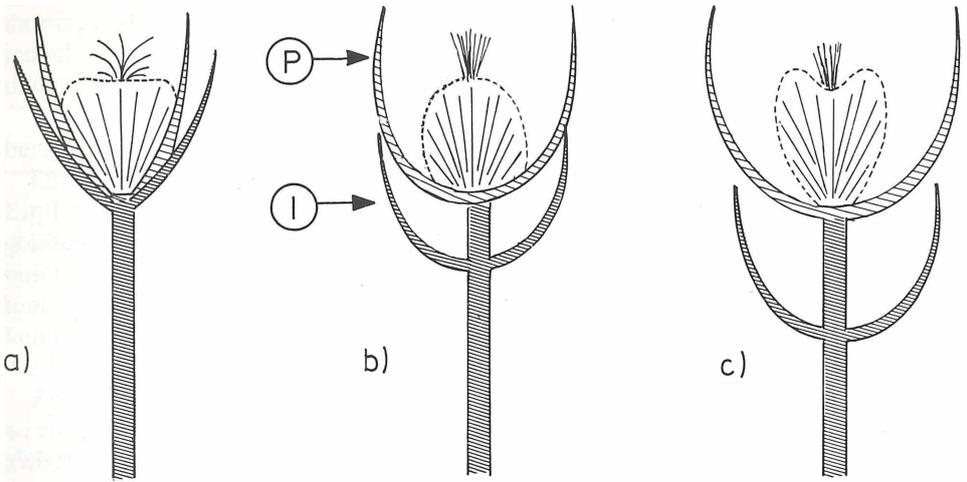


Abb. 8. 3 verschiedene Altersstadien einer *Pulsatilla vulgaris*-Blüte (a, b, c). In einem frühen Stadium (a) umschliesst das Involucrum (I) die Perigonblätter (P), zu einem späteren Stadium (b) hat das Involucrum nur noch einen geringen Einfluss auf die Blütenöffnung, zu einem noch späteren Stadium (c) berührt es das Perigon nicht mehr.

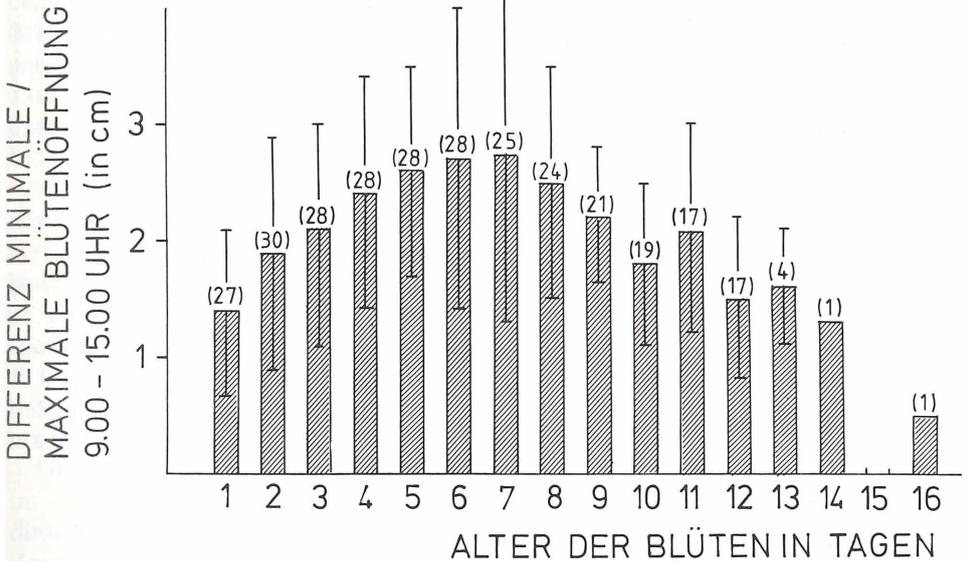


Abb. 9. Differenz der minimalen und maximalen Blütenöffnung von 9 bis 15 Uhr in Abhängigkeit vom Alter der Blüte (Standardabweichung und in Klammer Angabe der Anzahl getesteter Blüten).

raturverlauf am ähnlichsten (Abb. 10, I). Dies zeigt sich an einem fast völlig gleichen Kurvenverlauf in den einzelnen steigenden und fallenden Kurvenbereichen (zur endogenen Tagesrhythmik s. BÜNNING 1953). Blüten gleichen Alters, die jedoch verschiedenen Pflanzen angehören, besitzen einen unterschiedlichen Kurvenverlauf (vgl. 9 Tage alte Blüten Abb. 10, I-IV). Blüten von ein und derselben Pflanze, jedoch

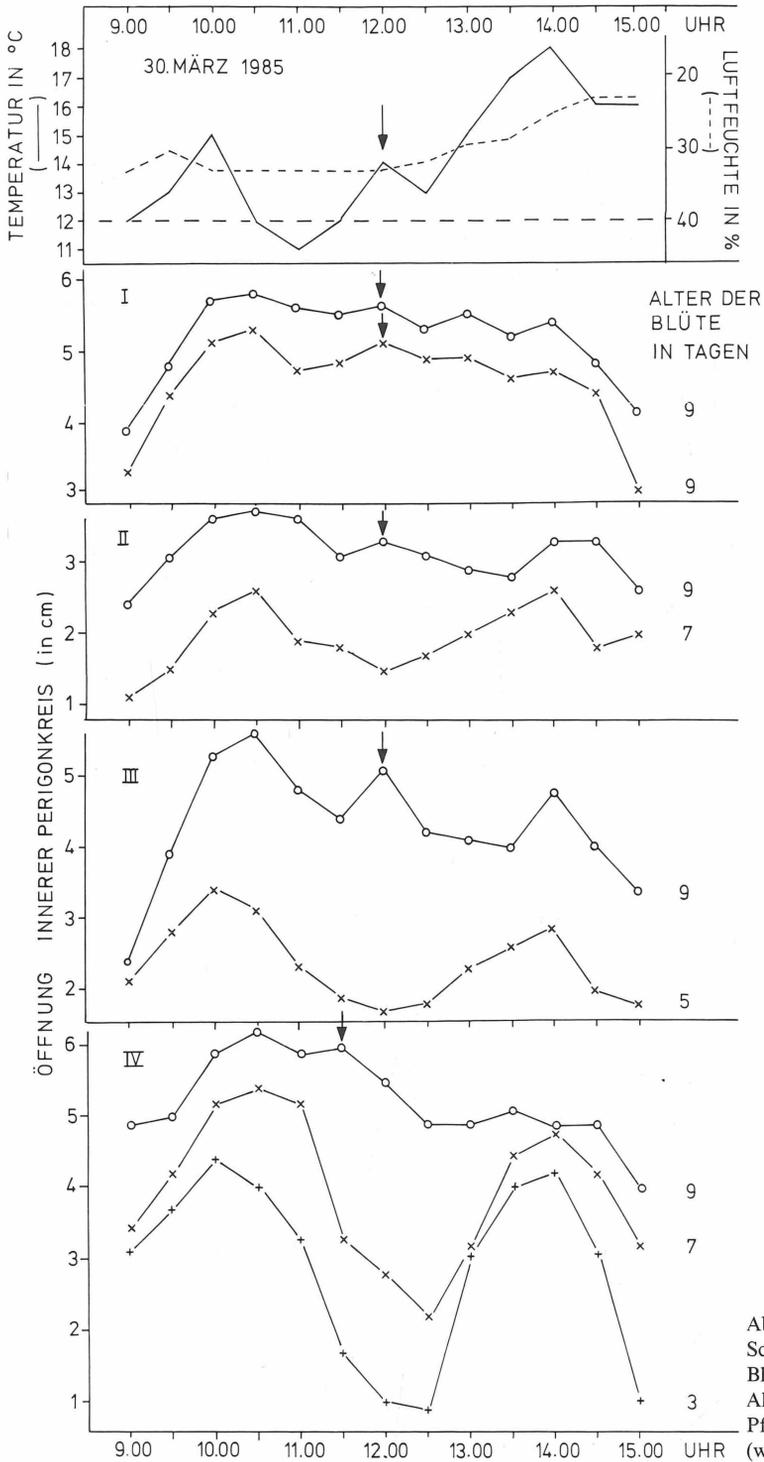


Abb. 10. Öffnungs- und Schliessbewegungen von Blüten unterschiedlichen Alters (4 verschiedene Pflanzen) am 30. März 1985 (weitere Erläuterungen s. Text).

unterschiedlichen Alters zeigen zwar einen ähnlichen Kurvenverlauf (Abb. 10, II–IV), jedoch reagieren jüngere Blüten viel stärker auf eine Temperaturerniedrigung mit dem Schliessen der Blüte als solche, die älter waren (Abb. 10, IV). Bei älteren Blüten führt eine Erhöhung der Temperatur (Pfeil Abb. 10) sofort wieder zu einer Öffnungsbewegung, bei den jüngeren nicht.

Diese unterschiedliche Reaktion von jüngeren und älteren Blüten hängt mit dem Einfluss des Involucrums zusammen. Während es bei den jüngeren Blüten die Perigonblätter noch berührt und die Schliessbewegung nach Temperaturerniedrigung beschleunigt, verzögert es als «Widerlager» ein schnelles Öffnen nach wieder eintretender Temperaturerhöhung. Bei den älteren Blüten hingegen hat das Involucrum keinen Einfluss mehr auf die Öffnungs- und Schliessbewegungen, deshalb öffnen sich die Perigonblätter bei Temperaturerhöhung sofort wieder (s. Pfeil Abb. 10).

Zusammenfassend ist festzustellen, dass der jeweilige Grad der Blütenöffnung von so vielen Faktoren beeinflusst wird, dass er als brauchbares Differenzierungsmerkmal zwischen einzelnen Sippen innerhalb der Gattung nicht verwendet werden kann.

4.5. Blütenfarbe

Neben den oben genannten Längenmassen wird häufig auch die Blütenfarbe als charakteristisches Merkmal der Sippendifferenzierung von Formenkreisen herangezogen. ZIMMERMANN (1934) hat dabei eine Methode entwickelt, die auf dem OSTWALDSchen Farbensystem basiert (OSTWALD 1921), und wonach eine exakte Beschreibung der Farbunterschiede möglich ist. Diese Methode findet bei der Sippenabgrenzung innerhalb der Gattung *Pulsatilla* vielfache Anwendung (z. B. VOELTER-HEDKE 1955). WINKLER (1962), die den Formenkreis *P. grandis* untersuchte, unterschied hingegen 2 Gruppen: ganz helle, lichtviolette Blüten und dunkelviolette Blüten.

Nun ist allgemein bekannt, dass es bei vielen *Pulsatilla*-Arten zu einer Veränderung der Blütenfarbe während der Anthese kommt. So weist z. B. ZIMMERMANN (Manuskript, zit. in VOELTER-HEDKE 1955) auf einen solchen Farbwechsel hin: Junge Perigonblätter zeigen ein rötliches Violett; im Laufe der Zeit verwandelt sich der Farbton zunehmend zu einem Blauviolett bis Hellblau um. KRAUSE (1958) gibt einen solchen starken Farbwechsel auch für *P. halleri* an. Im folgenden sollen am Beispiel von *P. vulgaris* Intensität, Zeitpunkt und Gründe dieser Farbänderung während der Anthese geklärt werden. Danach ist zu urteilen, in welchem Umfang dieses Merkmal für taxonomische Untersuchungen Verwendung finden kann.

Die Färbung von *P. vulgaris* wird nach ENSSLIN (1958) durch Anthocyane und dabei im wesentlichen durch Delphinidin-, in geringerem Umfang auch durch Pelargonidin-Glycoside hervorgerufen. Zu einem violettblauen Grundton kommen meist noch Zumischungen von Rot in den verschiedensten Abstufungen. Perigon und Androeceum bilden dabei kontrastierende Farben aus: Violett zu Gelb. In Abb. 11 sind die Remissionsspektren für 3 verschieden alte Perigonblätter (a = 1, b = 3, c = 7 Tage alt) dargestellt. Man erkennt die deutliche Zunahme der Remission im Blau- und ebenso im Rotbereich. Bei *P. vulgaris* ist somit eine Änderung in Farbhelligkeit und Farbton festzustellen, eine qualitative Veränderung in der Pigmentzusammensetzung, wie sie z. B. GOTTSBERGER (1971) an *Malvaviscus arboreus* (Malvaceae) feststellen konnte, liegt in diesem Falle nicht vor; es kommt zu keiner Verlagerung der Remissionsminima bzw. -maxima im Spektrogramm (Abb. 11).

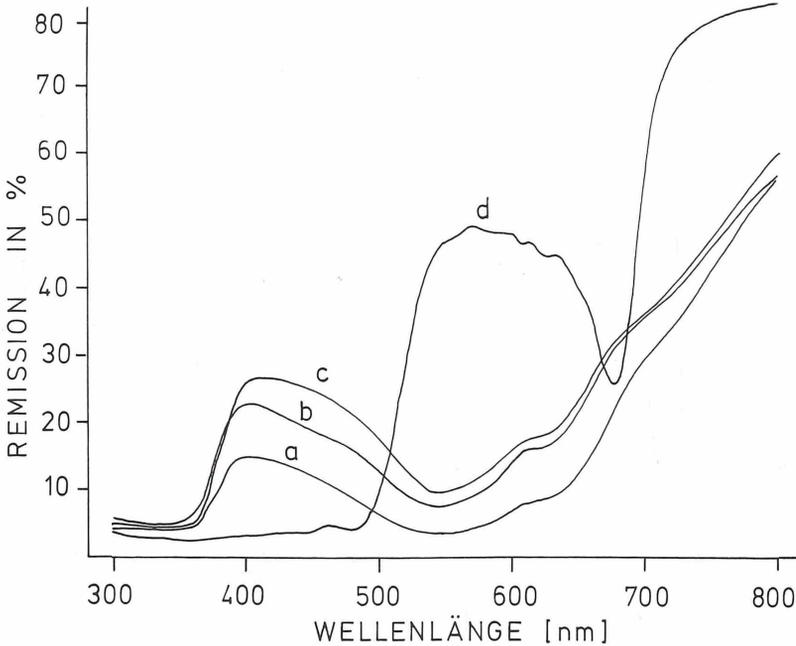


Abb. 11. Remissionsspektrum von Perigonblatt (a-c) und Androeceum (d); a = 1, b = 3, c = 7 Tage alte Blüte.

Bei *P. vulgaris* trat der Farbwechsel nicht kontinuierlich ein, sondern innerhalb von 1 bis 2 Tagen war eine merkliche Veränderung des Farbtons zu erkennen. Bei der hier untersuchten Population konnte eine hellere Verfärbung der Perigonblätter im Durchschnitt am 6. Tag nach Öffnen der Knospe festgestellt werden ($\bar{x} = 6,1 \pm 1,3$; $n = 22$). Somit verteilt sich der Anteil dunkle/helle Farbe auf die gesamte Blühzeit im Verhältnis $1:1,2 \pm 0,3$ ($n = 20$). Dieses Ergebnis deckt sich gut mit der Angabe bei WELLS und BARLING (1971), die ein Verbleichen und Verblässen nach etwa einer Woche festgestellt haben. So kommt es, dass an einem Fundort meist alle Farbtöne von dunkelviolet bis hellblau vorkommen.

Im folgenden seien einige mögliche Gründe für einen solchen Farbwechsel von Blüten während der Anthese genannt und am Beispiel von *P. vulgaris* getestet.

1) Der Farbwechsel zeigt den Beginn bzw. das Ende der Nektarproduktion an (Beispiele: KUGLER 1936; GOTTSBERGER 1971).

Da *P. vulgaris* eine Pollenblume ist und nur geringe Nektarmengen produziert, besteht für eine solche Anpassung kein Selektionsdruck.

2) Veränderung der Blütenfarbe als Folge einer Bestäubung (Beispiele: DUNN 1956, JONES und BUCHMANN 1974, SCHAAL und LEVERICH 1980 zit. in CASPER und LA PINE 1984).

Zwischen dem Zeitpunkt der Bestäubung und dem der Veränderung der Blütenfarbe existiert bei *P. vulgaris* keine signifikante Korrelation ($y = 5,8 + 0,12 x$, $s^2 = 1,69$, $r = 0,1434$; $n = 22$).

3) Die Farbveränderung zeigt das Ende einer noch möglichen Pollenschlauchbildung auf den Narben an (Beispiele: ESTES und BROWN 1973).

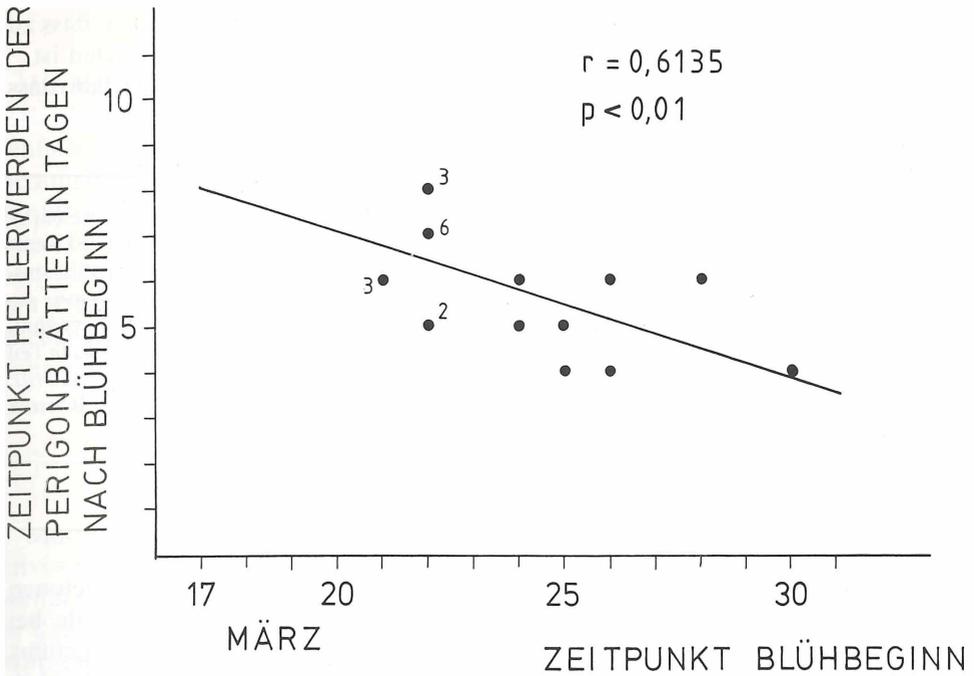


Abb. 12. Zeitpunkt des Hellerwerdens der Perigonblätter in Korrelation zum Blühbeginn der einzelnen Blüten innerhalb der Population ($y = 8,5 - 0,33 x$, $s^2 = 1,67$, $p < 0,01$; $n = 22$). Eine Zahl neben einem Messpunkt gibt die Anzahl sich gleich verhaltender Blüten an.

Auch hier besteht bei *P. vulgaris* keine signifikante Korrelation, denn sogar Blüten mit völlig leeren Antheren und Tepalen, die schon lange Zeit aufgehellt waren und kurz vor dem Verwelken standen, konnten noch Pollen auf den Narben zur Pollenschlauchbildung anregen (H_2O_2 -Test in Anlehnung an LOPRIORE 1928 und ZEISLER 1938). Somit handelt es sich bei dem Farbwechsel der Tepalen von *P. vulgaris* auch nicht um einen Postpollinations-Prozess, wie er bei anderen Pflanzenarten beschrieben wurde (ESTES und BROWN 1973, JONES und BUCHMANN 1974 u. a.).

4) Farbwechsel bedingt durch das Streckungswachstum der Tepalen während der Anthese.

Der Zeitpunkt der Aufhellung korreliert signifikant mit dem Blühbeginn der Einzelblüte (Abb. 12): Früh innerhalb der Population erscheinende Blüten verändern erst später ihre Blütenfarbe als solche, die spät erscheinen.

Von den verschiedenen Faktoren, die als Auslöser eines Farbwechsels in Frage kommen (Beispiele: SUESSENGUTH 1936, FLOREN 1941/42), spielt indirekt die Temperatur die grösste Rolle, da sie das Streckungswachstum der Tepalen nachhaltig beeinflusst und dadurch mit der Zeit eine grösserflächige Verteilung der Farbstoffe, die im Zellsaft gelöst sind, bewirkt. Eine deutlich merkliche Farbveränderung war besonders nach warmen Tagen festzustellen, die das Tepalenwachstum beschleunigt hatten. Die durchschnittliche Perigonblattlänge, bei der die Verfärbung offensichtlich wird, liegt bei 3,2 cm ($\bar{x} = 3,2 \pm 0,5$; $n = 19$). Da die durchschnittliche Tepalenlänge zum Zeitpunkt der beginnenden Staubblattöffnung etwa 2 cm ($\bar{x} = 2,2 \pm 0,5$; $n = 12$;

Minimum 2,1 cm, Maximum 3,5 cm) beträgt (s. Kap. 4.2), ist gewährleistet, dass zu diesem Zeitpunkt eine altersbedingte Farbveränderung noch nicht eingetreten ist.

Zusammenfassend lässt sich auch in Hinblick auf die Blütenfarbe feststellen, dass der Zeitpunkt der beginnenden Staubblattöffnung ein gutes Mass für vergleichende Untersuchungen der Blütenfarbe innerhalb eines Formenkreises darstellt.

BÖCHER (1954) fand unterschiedliche Blütenfarben auch bei *P. pratensis* auf Seeland (Dänemark). Er führt dies auf die verschiedenen edaphischen Bedingungen zurück (basisch-neutral: dunkle Form = *nigricans*-Typ, sauer: hellere Form = *eupratensis*-Typ). NILSSON (1983, Fig. 3B) zeigt ein Remissionspektrum von *P. pratensis*, das im Bereich von 450–650 nm deutlich von dem von *P. vulgaris* abweicht. Sehr wahrscheinlich handelt es sich um die helle *P. pratensis*-Form. HUMMEL (1943) erwähnt, dass die «Unterart» *nigricans* in den pannonischen Steppen vorkommt, *eupratensis* im nördlichen Teil des Areals. Auf eine mögliche altersbedingte Farbveränderung bei den Tepalen von *P. pratensis*, welche auch bei dieser Art sehr wahrscheinlich ist, haben beide Autoren (HUMMEL 1943, BÖCHER 1954) nicht hingewiesen.

5. Abschliessende Bemerkungen

Manche Autoren (z. B. AICHELE und SCHWEGLER 1957, GOTTHARD 1965) betonen den grossen Formenreichtum und die starke Variation einzelner Merkmale bei *P. vulgaris*. Dies hat u. a. auch zu zahlreichen Beschreibungen von Sippen geführt (AICHELE und SCHWEGLER 1954). Viele der für die taxonomischen Untersuchungen zugrundegelegten Merkmale unterliegen jedoch einerseits einer starken umweltbedingten Variation, andererseits ontogenetisch bedingten Veränderungen. Hieraus resultiert die Notwendigkeit, nur Merkmale für vergleichend-taxonomische Untersuchungen heranzuziehen, die von altersgleichen Blüten stammen und die von gleichen exogenen Faktoren beeinflusst wurden. Unter diesem Gesichtspunkt ist Herbar- oder Freilandmaterial nur verwendbar, wenn die Merkmale unabhängig vom Entwicklungszustand und Umweltfaktoren konstante Qualität besitzen. Dies gilt, wie oben gezeigt werden konnte, nicht für die Längenmasse von Tepalen, Blütenschaft, Blütenstiel oder die Blütenfarbe. Im Falle der Tepalen- und Blütenschaftlänge sowie bei der Blütenfarbe schafft erst eine Normierung der Messung auf den Zeitpunkt der beginnenden Antherenöffnung die Voraussetzung für den Vergleich. Dies gilt jedoch nicht für die Blütenstiellängen.

Die vorgestellten Untersuchungen an *P. vulgaris* sollten zeigen, dass genaue Untersuchungen besonders auch an Freilandpopulationen wichtige Grundlagen liefern können, um die Variation von Einzelmerkmalen zu überprüfen. Ein besonderes Ziel muss es sein, den jeweiligen Entwicklungszustand der Pflanzen zu erkennen. Als wichtiges Merkmal hat sich im vorgestellten Beispiel der Zeitpunkt der beginnenden Staubblattöffnung erwiesen. Dies gilt jedoch nur für die untersuchte Art und mit grosser Wahrscheinlichkeit auch für alle Arten der Gattung *Pulsatilla*. Ob die beginnende Staubblattöffnung auch bei anderen Arten als Normierungsmass verwendet werden kann, muss im einzelnen überprüft werden.

Durch das Aufzeigen bestimmter statistisch gesicherter Korrelationen können einzelne Merkmale auf einen Entwicklungszustand einer Pflanze hinweisen; erst dadurch wird eine vergleichend-morphologische Untersuchung zur Sippenabgrenzung möglich.

Zusammenfassung

Am Beispiel morphologischer Merkmale im Blütenbereich von *Pulsatilla vulgaris* (Länge von Perigonblatt, Blütenstiel, Blütenschaft, Grösse der Blütenöffnung, Blütenfarbe) wird die ontogenetische und durch bestimmte Umweltfaktoren (z. B. Temperatur) bedingte Variation während der Anthese aufgezeigt und ihre Verwendbarkeit für taxonomische Sippenabgrenzungen kritisch geprüft. Als wichtiges Normierungsmass für vergleichende Untersuchungen von Perigonblattlänge, Blütenschaftlänge und Blütenfarbe kann der Zeitpunkt der einsetzenden Antherenöffnung herangezogen werden, da er den Entwicklungszustand der Blüte gut charakterisiert. Die Blütenstiellänge und die Grösse der Blütenöffnung sind keine für taxonomische Abgrenzungen innerhalb der Gattung *Pulsatilla* verwertbaren Merkmale.

Summary

Morphological variations occurring during anthesis and caused by ontogenetical or environmental factors (e.g., temperature) are described for certain characters in *Pulsatilla vulgaris* (such as the length of the perigon segments, the scape and pedicel, size of flower opening, and flower colour). The availability of these characters for taxonomical investigations is critically examined. The time of the first anther dehiscence and pollen release is regarded as a reliable standard for comparative investigations on the length of perigon segments, scape and flower colour, since it best reflects the stage of development. Characters such as the length of the pedicel and the flower opening size should not be used for taxonomical differentiation within the genus *Pulsatilla*, since they are influenced by many parameters.

Literatur

- 1957 AICHELE, D. & SCHWEGLER, H. W.: Die Taxonomie der Gattung *Pulsatilla*. Feddes Repert. 60 (1–3), S. 1–230. Berlin (Ost).
- 1954 BÖCHER, T. W.: Natural populations of *Pulsatilla* in Zealand. Bot. Tidsskr. 51, S. 33–47. København.
- 1966 BRAUNER, L. und RAU, W.: Versuche zur Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Pflanzenphysiologische Praktika Bd. III. Berlin u. a. S. 1–138.
- 1953 BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 3. Aufl. Berlin u. a. S. 1–539.
- 1984 CASPER, B. B. & LA PINE, T. R.: Changes in corolla color and other floral characteristics in *Cryptantha humilis* (Boraginaceae): cues to discourage pollinators. Evolution 38 (1), S. 128–141. Lawrence, KS.
- 1956 DUNN, D. B.: The breeding systems of *Lupinus*, group *Micranthi*. Amer. Midl. Nat. 55 (2), S. 443–472. Notre Dame, IN.
- 1958 ENSSLIN, W.: Die Blütenfarbstoffe der Gattung *Pulsatilla*. Naturw. Rdsch. 11, S. 18–20. Stuttgart.
- 1973 ESTES, J. R. & BROWN, L. S.: Entomophilous intrafloral pollination in *Phyla incisa*. Amer. J. Bot. 60 (3), S. 228–230. Columbus, OH.
- 1941/1942 FLOREN, G.: Untersuchungen über Blütenfarbmuster und Blütenfärbungen. Flora 135, S. 65–100. Jena.
- 1955 GOTTHARD, W.: Die Küchenschelle (*Pulsatilla vulgaris* Mill.) im Ries. Bot. Jb. Syst. 84 (1), S. 1–50. Stuttgart.
- 1971 GOTTSBERGER, G.: Colour change of petals in *Malvaviscus arboreus* flowers. Acta bot. neerl. 20 (4), S. 381–388. Amsterdam.

- 1943 HUMMEL, K.: Die Vegetationsrhythmik einiger Arten und Rassen von *Anemone* subg. *Pulsatilla*. Diss. Univ. Tübingen. S. 1–81.
- 1974 JONES, C. E. & BUCHMANN, S. L.: Ultraviolet floral patterns a functional orientation cues. *Anim. Behav.* 22, S. 481–485. London.
- 1891 KERNER v. MARILAUN, A.: Pflanzenleben. 2 Bd. Geschichte der Pflanzen. Leipzig und Wien. S. 1–896.
- 1898 KNUTH, P.: Handbuch der Blütenökologie. Bd. II. Leipzig. S. 1–697.
- 1984 KRATOCHWIL, A.: Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). *Phytocoenologia* 11 (4), S. 455–669. Stuttgart und Braunschweig.
- 1988 KRATOCHWIL, A.: Zur Bestäubungsstrategie von *Pulsatilla vulgaris* Mill. *Flora*. Jena.
- 1958 KRAUSE, K.: Zur taxonomischen Gliederung, Verbreitung und Genetik der *Pulsatilla Halleri* (All.) Willd. *Bot. Jb. Syst.* 78, S. 1–68. Stuttgart.
- 1936 KUGLER, H.: Die Ausnutzung der Saftmalsumfärbung bei den Rosskastanienblüten durch Bienen und Hummeln. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 54, S. 394–400. Berlin.
- 1928 LOPRIORE, G.: Die Katalase-Reaktion und die Biologie des Pollens. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 46, S. 413–423. Berlin-Dahlem.
- 1881 MÜLLER, H.: Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig. S. 1–611.
- 1983 NILSSON, L. A.: *Anthecology of Orchis mascula* (Orchidaceae). *Nord. J. bot.* 3, S. 157–179. Copenhagen.
- 1921 OSTWALD, W.: Die Farbenfibel. Leipzig.
- 1964 RUMPELSBACHER, J.: Beitrag zur Kenntnis der *Pulsatilla montana* (Hoppe) Reichenbach. *Feddes Repert.* 71 (1–3), S. 1–49. Berlin.
- 1980 SCHAAL, B. A. & LEVERICH, W. J.: Pollination in *Lupinus texensis* (Leguminosae). *Southwest Nat.* 25, S. 280–282. Natchitoches, LA.
- 1936 SUESSENGUTH, K.: Über den Farbwechsel von Blüten. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* 54, S. 409–417. Berlin.
- 1955 VOELTER-HEDKE, L.: Das Problem der Artgrenzen bei *Pulsatilla vulgaris*. *Feddes Repert.* 57 (1/2), S. 101–155. Berlin.
- 1971 WELLS, T. C. E. & BARLING, D. M.: *Biological Flora of the British Isles* List. *Br. Vasc. Pl.* (1958) No. 44.1 *Pulsatilla vulgaris* Mill. (*Anemone pulsatilla* L.). *J. Ecol.* 59 (1), s. 275–292. Oxford.
- 1962 WINKLER, S.: Systematische Untersuchungen über den Formenkreis *Pulsatilla grandis* W. *Bot. Jb.* 81, S. 213–251. Stuttgart.
- 1986 WITSCHEL, M.: Zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung des Berghähnleins (*Anemone narcissiflora* L.) in Baden-Württemberg. *Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 61, S. 155–173. Karlsruhe.
- 1938 ZEISLER, M.: Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beih. Bot. Cbl. sect. A* 58, S. 308–318. Dresden.
- 1934 ZIMMERMANN, W.: Vortrag über eine Methode zum Bestimmen der Farben von Pflanzen. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 52, S. 18. Berlin-Dahlem.
- 1952 ZIMMERMANN, W.: Unsere Küchenschelle (*Pulsatilla*). *Veröff. Landesanst. Natursch. Landschaftspf. Württb.-Hohenz.* 21, S. 132–156. Ludwigsburg.

Adresse des Autors:

Dr. Anselm Kratochwil, Institut für Biologie II/Geobotanik und Systematik, Universität Freiburg, Schänzlestr. 1, D-7800 Freiburg i. Br.