

**Reproduktion einer entomophilen Baumart
in geringer Populationsdichte
– Das Beispiel der Winterlinde (*Tilia cordata* Mill.) –**



**Reproduktion einer entomophilen Baumart
in geringer Populationsdichte
– Das Beispiel der Winterlinde (*Tilia cordata* Mill.) –**

DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Forstwissenschaft und Waldökologie
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von

Martin Fromm
geboren in Hamburg

Göttingen 2001

Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung
der Universität Göttingen

D7

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H.H. Hattemer
2. Berichterstatter: Prof. Dr. F. Gruber
3. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. S. Herzog

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Juli 2001

meiner Familie und meinen Freunden

Danksagung

Erst durch die einzigartigen Rahmenbedingungen des Instituts für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Georg-August-Universität Göttingen war die Entstehung vorliegender Arbeit möglich. Die heterogene Zusammensetzung der Mitarbeiterschaft dieses Instituts zeigte ein derart hohes Anpassungspotential, daß für die vielfältigen Fragen und Probleme, die im Zuge dieses Forschungsvorhabens aufgetreten sind, immer eine adäquate Antwort bzw. Lösung gefunden werden konnte.

Ganz besonderer Dank gilt dabei dem Initiator und Leiter dieser Arbeit, Herrn Prof. Dr. H.H. Hattemer; auch für die Gewährung großer Freiräume und seiner Geduld und Gelassenheit bei der Inanspruchnahme dieser Freiräume.

Unterstützung bei den Außen- und Laborarbeiten gewährten mir die Herren A. Capelle, G. Dinkel, Dr. L. Leinemann, Dr. W. Maurer, S. Krakuhn und Dr. F. Bergmann. Aus vielen Notlagen bei der Anwendung von Hard- und Software befreiten mich Frau Dr. E. Gillet, Herr Priv. Doz. Dr. M. Ziehe und nicht zuletzt mein langjähriger Bürokollege Dr. „Excel“ H. von Werder. Ein andauerndes Interesse, verbunden mit vielen konstruktiven Vorschlägen, zeigte Herr Prof. Dr. Gregorius. Auf die Hilfe von Frau K. Bendixen, Dr. A. Dounavi und Dr. B. Vornam konnte ich mich immer verlassen - mein Dankeschön an sie und alle Angestellten, die zur familiären Atmosphäre im Institut beigetragen haben.

Vielen Dank auch an Herrn Prof. Dr. E. Röhrig und an die Institute für Bioklimatologie bzw. Forsteinrichtung (im besonderen an Dr. T. Beisch) der Universität Göttingen für die Bereitstellung von Literatur, Daten und Gerätschaften.

Für die Durchsicht der Manuskripte möchte ich mich bei Marion Staron und Karin Gruber sowie bei Dr. Monika Konnert, Landesanstalt für forstl. Saat- u. Pflanzenzüchtung, Teisendorf für die uneingeschränkte Förderung meiner Dissertation bedanken.

Finanziell unterstützt wurde diese Arbeit von der Deutschen Forschungsgemeinschaft, wofür auch an dieser Stelle Dank ausgesprochen sei.

Inhaltsverzeichnis

1	EINLEITUNG	1
2	STAND DER FORSCHUNG	3
2.1	Systematik	3
2.2	Genetik	3
2.3	Geographische Verbreitung	4
2.4	Standortsansprüche und Wachstum	5
2.5	Waldbauliche Bedeutung der Winterlinde	6
2.6	Blüte und Frucht der Winterlinde	7
2.6.1	Die Blüte	7
2.6.1.1	Gynözeum.....	8
2.6.1.2	Pollen.....	8
2.6.1.3	Nektarproduktion.....	11
2.6.2	Frucht.....	12
2.7	Blühbiologie	13
2.8	Die Bestäubungsökologie der Winterlinde	14
2.8.1	Attraktivität der Linde.....	14
2.8.2	Blütenbesucher.....	17
2.8.3	Effektivität der Bestäuber	19
2.8.3.1	Honigbienen.....	19
2.8.3.2	Hummeln	20
2.8.3.3	Motten.....	20
2.8.3.4	Schwebfliegen.....	20
2.8.3.5	Sonstige Insekten	21
2.8.3.6	Wettereinfluß	21
2.8.3.7	Blütenkonstanz und Pollentransport	23
2.8.4	Art des Pollentransportes	25
2.8.5	Geitonogamie oder Fremdbefruchtung?	28
2.8.5.1	Attraktivität der Blütentracht	28
2.8.5.2	Populationsdichte.....	30
2.8.5.3	Nahrungssuchverhalten der Insekten	31

2.8.5.4	Carry-over.....	33
2.8.6	Pollentransportweiten	34
2.9	Selbststerilität.....	36
2.9.1	Inkompatibilitätsmechanismen	39
2.9.1.1	Sporophytische Inkompatibilität.....	39
2.9.1.2	Gametophytische Inkompatibilität.....	40
2.9.2	Inzuchtdepression	41
2.10	Reproduktionserfolg der Winterlinde	44
2.11	Hybridisierung von Winter- und Sommerlinde	47
3	MATERIAL UND METHODEN	50
3.1	Der Versuchsbestand.....	50
3.2	Materialgewinnung.....	51
3.2.1	Gewinnung von Samenstichproben	51
3.2.2	Gewinnung von Blattmaterial	53
3.3	Untersuchtes Material	53
3.4	Kartierung des Versuchsbestandes	54
3.5	Isoenzyme als genetische Marker	58
3.6	Datenanalyse	63
3.6.1	Statistische Prüfung	63
3.6.2	Genetische Parameter.....	64
3.6.2.1	Variationsparameter.....	64
3.6.2.2	Differenzierung von Populationen.....	65
3.6.3	Vererbungsanalyse.....	66
3.6.4	Schätzung allelischer Häufigkeiten von Pollenwolken.....	67
3.7	Bestäubungsversuche	68
3.8	Keimungsversuche.....	70
3.9	Bestimmung von Polleneltern	71
3.9.1	Das eindeutige Ausschlußverfahren.....	71
3.9.2	Schätzung wahrscheinlichster Polleneltern.....	74

3.9.2.1	„Most-likely“-Methode.....	74
3.9.2.2	CERVUS.....	75
3.9.2.3	„Paternity analysis“ nach ADAMS et al.	77
3.9.2.4	Schätzung der Polleneltern mit EFG.....	78
3.10	Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten.....	83
3.10.1	Das Ausschlußverfahren	83
3.10.2	MLTR	83
3.10.3	Schätzung der Selbstbefruchtungsrates über die Bestimmung von Polleneltern.....	84
3.11	Bestimmung von Pollentransportweiten.....	85
4	ERGEBNISSE	86
4.1	Genetische Marker	86
4.1.1	Vererbungsanalyse.....	86
4.1.2	Interpretation der Zymogramme	88
4.2	Genetische Struktur des Versuchsbestandes.....	96
4.3	Effektive Pollenwolken	98
4.4	Bestäubungsversuche	105
4.4.1	Art des Pollentransportes	106
4.4.2	Selbststerilität.....	107
4.5	Keimungsversuche	111
4.6	Bestimmung von Polleneltern	114
4.6.1	Eindeutiges Ausschlußverfahren.....	115
4.6.2	EFG.....	115
4.6.3	CERVUS.....	115
4.6.4	Vergleich der Pollenelternbestimmungsverfahren	116
4.7	Selbstbefruchtung	117
4.7.1	Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten.....	118
4.7.2	Umfang der Selbstbefruchtung	119
4.7.3	Ursachen der Selbstbefruchtung	125
4.7.4	Auswirkung der Selbstbefruchtung.....	136
4.7.4.1	Auswirkung von Selbstbefruchtung auf das Samengewicht.....	136
4.7.4.2	Hohlkornanteil	139

4.8	Genfluß durch Pollen	139
4.8.1	Eindeutiges Ausschlußverfahren.....	140
4.8.2	CERVUS.....	143
4.8.3	EFG.....	144
4.8.4	Umfang des Genflusses.....	145
4.8.5	Ursachen des Genflusses.....	150
4.9	Reproduktionserfolg.....	151
4.9.1	Klimafaktoren	152
4.9.2	Individueller Genfluß über Pollen.....	154
4.10	Hybridisierung.....	155
4.10.1	Artunterscheidung mit Hilfe von Isoenzymgenmarkern.....	155
4.10.2	Reproduktionserfolg der Hybride	155
5	DISKUSSION.....	157
5.1	Vererbungsanalyse	157
5.2	Art des Pollentransportes.....	158
5.2.1	Evolution der Bestäubungsökologie	158
5.2.2	Bestäubungsversuche	165
5.3	Effektive Pollenwolken.....	167
5.4	Bestimmung von Polleneltern.....	169
5.4.1	Eindeutiges Ausschlußverfahren.....	169
5.4.2	CERVUS.....	170
5.4.3	EFG.....	171
5.5	Selbstbefruchtung.....	173
5.5.1	Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten.....	173
5.5.2	Ausmaß der Selbstbefruchtung.....	175
5.5.3	Ursachen selbstbefruchteter Nachkommen.....	177
5.5.3.1	Generelle Faktoren.....	178
5.5.3.2	Individuelle Faktoren.....	181
5.5.3.3	Selbststerilität	184
5.6	Genfluß durch Pollen	187
5.6.1	Bestimmung von Pollentransportweiten über Polleneltern.....	188
5.6.2	Ausmaß und Faktoren des Genflusses	192

5.7	Reproduktion	194
5.7.1	Reproduktionserfolg	194
5.7.2	Ursachen des Reproduktionserfolgs.....	195
5.7.3	Individueller Genfluß über Pollen.....	200
5.8	Hybridisierung.....	202
6	WALDBAULICHE KONSEQUENZEN	204
7	ZUSAMMENFASSUNG	208
8	SUMMARY	214
9	LITERATURVERZEICHNIS.....	219
	ANHANG	I

Abbildungsverzeichnis

Abb. 2.1	Verbreitung der Winterlinde (MEUSEL et al. 1978). sa = synanthrop.....	5
Abb. 2.2	Knospen und Früchte von Winterlinde (W), Hybride (H) und Sommerlinde (S) (FROMM 1999).	48
Abb. 2.3	Verbreitung der Sommerlinde (MEUSEL et al. 1978). sa = synanthrop.	48
Abb. 3.1	Werbung von Nachkommenschaften aus den Kronen von ca. 150-jährigen Winterlinden durch Herrn Dr. Leinemann.....	53
Abb. 3.2	Ultraleichtflugzeug, welches für die Aufnahme der Luftbilder (im Rahmen einer genehmigten Dienstreise) benutzt wurde.....	55
Abb. 3.3	Zur weiteren Auswertung ausgewählte Luftbildaufnahme des Versuchsbestandes Schwiegershausen; weiß abgesetzt die blühenden Kronen der Linden.	56
Abb. 3.4	Mit dem Programm Erdas.imagine 8.2 digitalisierte und entzerrte Luftbildaufnahme mit 50 x 50 m Gitternetz.	57
Abb. 3.5	Kronenkartierung der 137 Linden im Versuchsbestand Schwiegershausen. Die vier solitär in der Feldmark stehenden Linden befinden sich außerhalb dieser Karte.	58
Abb. 3.6	Durchführung der Bestäubungsversuche am Beispiel der Winterlinde Nr. 54.	69
Abb. 3.7	Expected exclusion probabilities when increasing numbers of independent loci (each with two codominant alleles in equal frequency) are employed in paternity analysis (dashed curves), and expected proportions of offspring with unambiguous paternity (solid curves) for varying numbers of possible parents ($N = 25-200$). Figure 1a applies when diploid genotypes of offspring are analyzed, and Fig. 1b when haploid pollen gametes of offspring can be identified (aus ADAMS 1992).	73
Abb. 3.8	A flow chart illustrating the operation of the CERVUS program's simulation of paternity inference. Boxes indicate repeated loops. Simulation of paternity inference where mothers are unsampled is carried out in a parallel simulation (Abb. und Beschreibung aus MARSHALL et al. 1998).	76
Abb. 4.1	Aufspaltung der Allele in den 40 Nachkommen des heterozygoten Samenelterns Nr. 72 am Genort PGM-C.	86
Abb. 4.2	Aufspaltung der Allele in den 27 Nachkommen des heterozygoten Samenelterns Nr. 59 am Genort SKDH-B. In der Mitte der Zymogramme ist der Sameneltern zu sehen.	87
Abb. 4.3	Vereinfachte schematische Darstellung der Zymogramme von homozygoten bzw. heterozygoten Individuen, bei welchen ein monomeres, dimeres bzw. tetrameres Enzym von einem Genlocus kodiert wird (aus HATTEMER et al. 1993).....	88
Abb. 4.4	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem AP mit Bezeichnung der Enzymvarianten für den Genort AP-B. Die Trennung erfolgte mit dem Puffersystem Ashton.....	89
Abb. 4.5	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem AP mit Bezeichnung der Enzymvarianten für den Genort AP-D. Die Trennung erfolgte mit dem Puffersystem Histidin-Citrat.....	89
Abb. 4.6	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem FDH mit Bezeichnung der Enzymvarianten.	90
Abb. 4.7	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem MDH mit Bezeichnung der Enzymvarianten für die Genorte MDH-B, -C und -D.	91
Abb. 4.8	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem MNR mit Bezeichnung der Enzymvarianten.	92

Abbildungsverzeichnis

Abb. 4.9	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem PGI mit Bezeichnung der Enzymvarianten für die Genorte PGI-B und -C.....	93
Abb. 4.10	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem PGM mit Bezeichnung der Enzymvarianten für die Genorte PGM-A, -B, -C und -D.....	94
Abb. 4.11	Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem SKDH mit Bezeichnung der Enzymvarianten für den Genort SKDH-B.....	95
Abb. 4.12	Variation innerhalb (δ_T) und zwischen (D_j) effektiv gewordener Pollenwolken für 49 Winterlinden des Versuchsbestandes Schwiegershausen (gepoolt über 12 Genorte). Als Referenz dient die genetische Struktur des Altbestandes (ganz rechts).....	99
Abb. 4.13	Abhängigkeit von D_j und δ_T der Pollenwolken von der Selbstbefruchtungsrate für 49 Winterlinden der Gesamtpopulation Schwiegershausen. Die Selbstbefruchtungsraten wurden mit dem Programm MLTR berechnet.....	102
Abb. 4.14	Abhängigkeit von D_j und δ_T der Pollenwolken von der \emptyset Entfernung des Samenalters zu den nächsten 10 Paarungspartnern für 49 Winterlinden der Gesamtpopulation Schwiegershausen.....	103
Abb. 4.15	Abhängigkeit von D_j und δ_T der Pollenwolken von der Kronengröße des Samenalters für 49 Winterlinden der Gesamtpopulation Schwiegershausen.....	104
Abb. 4.16	Vergleich der Reduktion fremdbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.....	108
Abb. 4.17	Vergleich der Reduktion fremdbefruchteter und selbstbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.....	109
Abb. 4.18	Vergleich der Reduktion selbstbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.....	110
Abb. 4.19	Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen der Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden). Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.	131
Abb. 4.20	Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen der Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden) mit Kronengrößen $> 32 \text{ m}^2$. Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.	132
Abb. 4.21	Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen der Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden) mit Kronengrößen $< 32 \text{ m}^2$. Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.	133
Abb. 4.22	Abb. 4.21 aus veränderter Perspektive. Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen der Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden) mit Kronengrößen $< 32 \text{ m}^2$. Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.....	135
Abb. 4.23	Nach dem Ausschlußverfahren eindeutig nachgewiesene Transportweiten von 331 Pollen der Lindenpopulation Schwiegershausen, Einteilung in 10 m Distanzklassen und Anpassung einer Kurvenfunktion ($a \cdot \exp(-b \cdot \ln(x))$) an die Punktwolke unter Annahme unterschiedlicher Pollentransportweiten für Selbstbefruchtung (0,1 m / 1,9 m / 3,8 m).	140

Abbildungsverzeichnis

Abb. 4.24	Ausschnittsvergrößerung von Abb. 4.23 zur Verdeutlichung der Auswirkung unterschiedlicher Annahmen für die \varnothing Pollentransportweite bei Selbstbefruchtung (0,1 m/ 1,9 m/ 3,8 m).....	142
Abb. 4.25	Kumulative Häufigkeitsverteilung für die nach dem Ausschlußverfahren eindeutig nachgewiesenen Transportweiten von 331 Pollen der Lindenpopulation Schwiegershausen	143
Abb. 4.26	Kumulative Häufigkeitsverteilung der Pollentransportweiten nach verschiedenen Pollenelterbestimmungsverfahren für die Winterlindenpopulation Schwiegershausen.....	147
Abb. 4.27	Kumulative Häufigkeitsverteilung der Pollentransportweiten nach verschiedenen Pollenelterbestimmungsverfahren für die Winterlindenpopulation Schwiegershausen. Gezeigt wird nur der Bereich ab einer Transportweite von mehr als 400 m.....	148
Abb. 5.1	Mögliche Ursachen für eingeschränkten Reproduktionserfolg der Winterlinde.....	196

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.1	Pollenkornzahlen je Eizelle, modifiziert nach POHL (1936). I = insektenbestäubt, W = windbestäubt.....	9
Tab. 2.2	Durchschnittliche Pollenerzeugung von Blütenständen (POHL 1936). I = insektenbestäubt, W = windbestäubt.....	10
Tab. 2.3	Durchschnittliche Pollenerzeugung eines zehnjährigen Zweigsystems (POHL 1936).....	11
Tab. 2.4	Von den Tiergruppen bevorzugte Zuckerkonzentration im Nektar (PYKE und WASER 1981)	16
Tab. 2.5	Pollenanflug in den Kronen blühender Bäume (nach REMPE 1937).....	26
Tab. 3.1	Untersuchte Enzymsysteme bei Linde. Die fett gedruckten Enzymsysteme wurden für die genetische Inventur der Altbäume und Nachkommen verwendet. Trennsysteme: Ashton, Histidin-Citrat (H.-C.) und Tris-Histidin (T.-H.).....	60
Tab. 3.2	Zusammensetzung der Stärkegele und Laufbedingungen der im Routineverfahren verwendeten Trennsysteme.....	62
Tab. 3.3	Zusammensetzung der Färbelösungen bei Extraktion aus Samengewebe. Bei Extraktion aus Blattgewebe sind die Substratmengen nach Bedarf zu erhöhen.	63
Tab. 3.4	Größe blühender Kronen einer Auswahl von Linden des Versuchsbestandes Schwiegershausen. Die logarithmierte Kronenfläche (\ln) geht als Faktor Fertilität in das EFG-Verfahren ein (vgl. beigefügte Karte 1).....	80
Tab. 3.5	Wahrscheinlichkeit der Gametenproduktion eines potentiellen Pollenelters bei gegebenem Genotyp von Samenelter und Nachkomme. X = jedes andere Allel außer B, Y = jedes andere Allel außer B und C.	81
Tab. 3.6	Herleitung der Wahrscheinlichkeit einer Pollenelternschaft mit dem Verfahren EFG. In die Gesamtwahrscheinlichkeit geht die Entfernung in m nicht mit ein. (Im Interesse der Übersichtlichkeit wurden die sehr kleinen Werte für die Wahrscheinlichkeit einer Gametenproduktion (G) einheitlich mit dem Faktor 100 multipliziert). Die potentiellen Polleneltern sind nach abnehmender EFG-Wahrscheinlichkeit geordnet (s. beigefügte Karten 1 und 3).	82
Tab. 4.1	Test auf gleichmäßige Segregation und Zufallsfusion der Gameten in 40 Nachkommen des heterozygoten Samenelters Nr. 72 am Genort PGM-C. k = Fremdtypallel.....	87
Tab. 4.2	Test auf gleichmäßige Segregation und Zufallsfusion der Gameten in 40 Nachkommen des heterozygoten Samenelters Nr. 72 am Genort PGM-C. N_3 = Fremdtypallel.....	87
Tab. 4.3	Genetische Analyse des Altbestandes der Winterlindenpopulation Schwiegershausen und der Teilkollektive autochthoner und gepflanzter Winterlinden.	96
Tab. 4.4	Allelhäufigkeiten und allelischer Abstand an Genorten mit signifikanten Unterschieden zwischen autochthonen und gepflanzten Winterlinden.	97
Tab. 4.5	Genotyphäufigkeiten, Heterozygotiegrad und genotypischer Abstand an Genorten mit signifikanten Unterschieden zwischen autochthonen und gepflanzten Winterlinden.....	98
Tab. 4.6	Berechnete Korrelation von Diversität (v), hypothetisch gametischer Multilocus-Diversität (v_{gam}), Variation innerhalb einer Pollenwolke (δ_T) und Differenzierung zwischen den Pollenwolken (D_j) mit dem Heterozygotiegrad des Samenelters . In die Berechnung der Bestimmtheitsmaße ging die Gesamtpopulation jeweils inklusive und exklusive der in der Feldmark stehenden Winterlinden ein. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.	100

Tab. 4.7	Berechnete Korrelation der über verschiedene Verfahren ermittelten Selbstbefruchtungsraten mit δ_T und D_j der Pollenwolken für 49 Winterlinden. In die Berechnung der Bestimmtheitsmaße ging die Gesamtpopulation jeweils inklusive und exklusive der in der Feldmark stehenden Winterlinden ein. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.....	101
Tab. 4.8	Berechnete Korrelation von D_j und δ_T der Pollenwolken mit der Entfernung des Samenelters zu den nächsten potentiellen Paarungspartnern, der \emptyset Kronengröße der nächsten potentiellen Paarungspartner und der Kronengröße des Samenelters. In die Berechnung der Bestimmtheitsmaße ging die Gesamtpopulation jeweils inklusive und exklusive der in der Feldmark stehenden Winterlinden ein. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.....	103
Tab. 4.9	Ausmaß der Entwicklung von Blüten zu vitalen Samen unter verschiedenen Versuchsbedingungen.....	105
Tab. 4.10	Reduktion fremdbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.....	109
Tab. 4.11	Reduktion fremdbefruchteter und selbstbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.....	110
Tab. 4.12	Vergleich der Reduktion selbstbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.....	111
Tab. 4.13	Entwicklung von Keimlingen bzw. mehrjährigen Pflanzen aus je 200 Samen isoliert (Baum F1 und F3) und dicht stehender Winterlinden (Baum 42 und 82).	112
Tab. 4.14	Selbstbefruchtungsanteil und Heterozygotiegrad für Samen und Jungpflanzen aus Nachkommenschaften isoliert (Baum F1 und F3) und dicht stehender Winterlinden (Baum 42 und 82). Der Selbstbefruchtungsanteil wurde über das Ausschlußverfahren, der Heterozygotiegrad zum einen für alle Genorte und zum anderen für diejenigen Genorte ermittelt, für die der Samenelter homozygot war. Δ = Differenz zwischen Samen und Jungpflanzen.	113
Tab. 4.15	Effizienz bei der Identifizierung von Polleneltern mit verschiedenen Pollenelterbestimmungsverfahren bzw. Eingangsparemtern; jeweils ermittelt für die Gesamtpopulation, den im Bestand und den vier in der Feldmark stehenden Linden. Bei CERVUS: 0% und 1% = fiktive Fehlerquote, + und * Signifikanzniveau bei 80% bzw. 95%. ...	114
Tab. 4.16	Selbstbefruchtungsrate in den Nachkommen der Winterlindenpopulation Schwiegershausen, ermittelt über das Verfahren EFG unter Verwendung verschiedener Diskriminanzschwellen (Δ) vor und nach Bereinigung nicht eindeutig zuzuordnender Nachkommen.	119
Tab. 4.17	Über mehrere Verfahren ermittelte Selbstbefruchtungsraten für die Gesamtpopulation Schwiegershausen, die Linden im Bestand und in der Feldmark.	120
Tab. 4.18	Mit verschiedenen Verfahren berechnete Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommen von 54 Winterlinden der Population Schwiegershausen. Mit F sind die Winterlinden in der Feldmark bezeichnet.	122
Tab. 4.19	Vergleich der mit MLTR und EFG 2Δ ermittelten Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommen von 54 Linden der Population Schwiegershausen. Mit F sind die Linden in der Feldmark bezeichnet.	124
Tab. 4.20	Über verschiedene Verfahren ermittelte Selbstbefruchtungsraten unter den Nachkommen von 54 Winterlinden der Population Schwiegershausen zusammen mit Kronengröße, Abstand zum nächsten Nachbarn und \emptyset Abstand zu den nächsten 10 Nachbarn des Samenelters.....	126

Tabellenverzeichnis

Tab. 4.21	Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für die Gesamtpopulation und den Bestand (ohne Feldlinden). In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.	128
Tab. 4.22	Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für die acht Winterlinden der Gesamtpopulation mit einer Kronengrößen $> 140 \text{ m}^2$. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.....	129
Tab. 4.23	Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für verschiedene Gruppierungen von Kronengrößen der Sameneltern des Bestandes. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.....	130
Tab. 4.24	Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für Sameneltern mit Kronengrößen $< 32 \text{ m}^2$. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.	134
Tab. 4.25	Durchschnittliches Samengewicht nach Fremd- bzw. Selbstbefruchtung für die Gesamtpopulation, den Linden im Bestand und in der Feldmark.....	137
Tab. 4.26	Durchschnittliches Samengewicht, Verhältnis des Hohlkornanteils zu vitalen Samen und über verschiedenen Verfahren ermittelte Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommenschaften von 54 Winterlinden.....	138
Tab. 4.27	Güte der Anpassung der Kurvenfunktion $a \cdot \exp(-b \cdot \ln(x))$ an die Punktwolken bei Annahme unterschiedlicher Pollentransportweiten für Selbstbefruchtung (0,1 m/ 1,9 m/ 3,8 m).140	
Tab. 4.28	Über CERVUS mit verschiedenen Eingabeparameter identifizierte Polleneltern und die daraus hergeleiteten \emptyset Pollentransportweiten für die Nachkommen der Winterlinden 14, 38, 77 und 114. Variierte Eingabeparameter bei CERVUS: Fehlerquote 0 % und 1 %, Signifikanzniveau des Δ -Wertes 95 % (*) und 80 % (+).....	144
Tab. 4.29	Über die verschiedenen Pollenelternbestimmungsverfahren ermittelten \emptyset Pollentransportweiten für die Gesamtpopulation Schwiegershausen, die im Bestand und in der Feldmark stehenden Linden einschließlich Selbstbefruchtung. Bei Selbstbefruchtung wird eine Transportweite von 1,9 m angenommen. Dazu ist kleingedruckt die absolute Anzahl der identifizierten Polleneltern angegeben.....	145
Tab. 4.30	Über die verschiedenen Pollenelternbestimmungsverfahren ermittelten \emptyset Pollentransportweiten für die Gesamtpopulation Schwiegershausen, die im Bestand und in der Feldmark stehenden Linden für fremdbefruchtete Nachkommen. Dazu die absolute Anzahl der identifizierten Polleneltern (klein gedruckt) und die ermittelte maximale Transportweite.	146
Tab. 4.31	Über verschiedene Pollenelternbestimmungsverfahren hergeleitete \emptyset Pollentransportweiten für die Nachkommenschaften von 54 Winterlinden im Versuchsbestand Schwiegershausen und die Zahl der für die Nachkommenschaften identifizierten Polleneltern. .	149
Tab. 4.32	Korrelation der \emptyset Pollentransportweiten der fremdbefruchteten Nachkommenschaften von 54 Winterlinden mit den aufgeführten Faktoren. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.	151
Tab. 4.33	Gemessene Durchschnittstemperatur für den Zeitraum der Blüte bzw. Samenreife der Winterlinde (im Vorharz) und für die Sommer der Jahre 1995-1998 im Mittel der Wetterstationen Bad Grund, Herzberg und Seesen	152
Tab. 4.34	Gemessene Durchschnittstemperatur für den Zeitraum der Blüte bzw. Samenreife der Winterlinde (im Vorharz) und für die Sommer der Jahre 1995-1998 der Wetterstation Herzberg	153

Tabellenverzeichnis

Tab. 4.35	Gemessene mittlere Tageshöchsttemperatur für den Zeitraum der Blüte bzw. Samenreife der Winterlinde (im Vorharz) und für die Sommer der Jahre 1995-1998 der Wetterstation Herzberg	154
Tab. 4.36	Reproduktionserfolg zweier Winter-/Sommerlindenhybriden (<i>Tilia x vulgaris</i>) des Versuchsbestandes Schwiegershausen.....	156

1 Einleitung

Die durch die Masse der Blüten weiß erscheinende Krone, ist eines der auffälligsten Merkmale der europäischen Linden. Begriffe wie Lindenblütentee oder Lindenhonig sind sprichwörtlich in aller Munde und deuten gleichzeitig auf eine große Attraktivität der Linde für Insekten hin. Wer einmal während der Blüte unter einer Linde gestanden hat, wird sicherlich sowohl den intensiven Duft des Nektars als auch das Summen der zahlreichen Insekten wahrgenommen haben. Eine üppige Nektarproduktion sowie die farbliche Absetzung der weißen Tracht vom grünen Blätterdach geben vielen Insektenarten Anreiz für einen Besuch der Blüten.

Tatsächlich gilt die Familie der *Tiliaceae* als insektenbestäubt, hat sie doch ihren Ursprung in den Tropen und nur wenige Vertreter in den temperierten Zonen. Dazu zählt die Gattung *Tilia*, die in Deutschland durch die Winterlinde (*Tilia cordata* MILL.), die Sommerlinde (*Tilia platyphyllos* SCOP.) und deren Hybride (*Tilia x vulgaris*) natürlich vertreten ist.

Im Zuge der klimatischen Abkühlung nach der mittleren Wärmezeit ist die Linde von der konkurrenzstärkeren Buche und in jüngerer Zeit durch anthropogene Einflüsse aus den Wäldern zurückgedrängt worden. In natürlichen Vorkommen ist sie in mitteleuropäischen Wäldern meist als Mischbaumart anzutreffen (ebenfalls ein Merkmal tropischer Baumarten). Ein Vorkommen in geringer Dichte läßt einen eingeschränkten Paarungskontakt innerhalb der Lindenpopulation erwarten. Während der Blüte sind die einzeln oder truppweise im Bestand verteilten Linden nicht nur räumlich, sondern zusätzlich durch andere im vollen Laub stehende Baumarten getrennt. Ungeklärt ist, über welche Entfernungen ein ausreichender Paarungskontakt durch Pollentransport über tierische Vektoren oder den Wind aufrecht erhalten werden kann. Unter der Voraussetzung, daß die Linde nicht über voll wirksame Inkompatibilitätsmechanismen verfügt, ist anzunehmen, daß es bei den hermaphroditischen Linden zu einer Selbstbefruchtung kommt, deren Anteil mit abnehmender Populationsdichte steigt. Dieses könnte eine verringerte Viabilität der Nachkommen zur Folge haben.

In Anbetracht der jährlich schwankenden Samenproduktion der Linden und des hohen Anteils an Hohlkörnern in den Samen beernteter Lindenbestände stellt sich die Frage, ob dieses auf eine unzureichende Effektivität der Insekten als Pollinatoren in unseren gemäßigten Breiten zurückzuführen ist oder ob auch andere Ursachen für die teilweise spärliche Produktion vitaler Samen verantwortlich sind.

Arbeitsprogramm und Ziele

Eine eingehende **Literaturrecherche** sollte einen Überblick auf bisherige, bezüglich des Reproduktionssystems der Linde, relevante Untersuchungen geben. Die Auswahl und **Kartierung** eines geeigneten Versuchsbestandes war Voraussetzung für alle weiteren Arbeiten. Ziel einer Kartierung war u. a. die Erstellung einer **Entfernungsmatrix** für alle Mitglieder der Lindenpopulation.

Entscheidend für den Erfolg des gesamten Vorhabens war die **Identifikation geeigneter genetischer Marker**. Die Effizienz bei der Bestimmung z. B. von **Selbstbefruchtungsanteilen** und der **Identifizierung von Polleneltern** steigt mit der Zahl verwendeter variabler Genloci. Aus diesem Grunde war die Entwicklung elektrophoretischer Verfahren zur Identifikation möglichst vieler variabler Markergenloci ein wichtiger Schritt bei der Realisierung dieses Forschungsvorhabens. Die Gattung *Tilia* war bislang noch nicht Gegenstand eingehender genetischer Untersuchungen.

Über Bestäubungs- und Keimungsversuche sollte eine **Quantifizierung der Anteile von Wind- bzw. Insektenbestäubung** erfolgen und eine mögliche **Selbststerilität** in Form von **Inkompatibilität** und/oder früher **Inzuchtdepression** untersucht werden. Zudem kann in Zusammenhang mit diesen Versuchen untersucht werden, ob die Linde **apomiktisch** reproduziert und ob der **Hohlkornanteil** bei der Linde physiologische und/oder genetische Ursachen hat.

Ziel einer genetischen Inventur zahlreicher Einzelbaumabsaaten war u. a. die Klärung einer möglichen Abhängigkeit des **Reproduktionserfolges** von der Populationsdichte und eine Quantifizierung des **Genflusses über Pollen**. Für Letzteres ist zusätzlich eine Bestimmung von Polleneltern nötig. Ohne die Zuordnung von Polleneltern zu ihren Nachkommen ist eine Herleitung von **Pollentransportweiten** über genetische Marker nicht möglich. Aus diesem Grund war beabsichtigt, neben dem Einsatz bekannter Pollenelternbestimmungsverfahren ein an die Reproduktionsbiologie der Linde angepaßtes Verfahren zu entwickeln.

2 Stand der Forschung

Dieses Kapitel enthält eine Zusammenfassung aller wichtigen Informationen bezüglich des Reproduktionssystems der Winterlinde aus der mir zu Verfügung stehenden Literatur. Dabei gibt es nur wenige Arbeiten, die sich explizit mit dem Reproduktionssystem der Linde beschäftigen haben. Da die Familie der *Tiliaceae* tropischen Ursprungs ist und die Gattung *Tilia* typische Merkmale tropischer Baumarten aufweist, finden auch Arbeiten über Pflanzenarten der Tropen und Subtropen Beachtung.

2.1 Systematik

Die Familie der *Tiliaceae* umfaßt etwa 45 Gattungen mit mehr als 400 Arten und ist bis auf die Gattung *Tilia* in den Tropen und Subtropen beheimatet (BARTELS 1983).

Für die Gattung *Tilia* werden je nach Autor etwa 10 bis 50 Arten in den gemäßigten Zonen der nördlichen Erdhalbkugel genannt (KRÜSSMANN 1978, SDW 1991). Diese weite Spanne der Artenzahl ist nach EISENHUT (1957) auf eine schwierige Abgrenzung durch den Formenreichtum, die Bildung geographischer Rassen und auf eine Hybridisierung der Arten zurückzuführen. Nach SCHELLER (1972) enthält die Gattung *Tilia* 24 Arten, wobei er davon sechs Arten in Europa, Kleinasien und im Kaukasus, vier in Nordamerika und 14 in Asien verbreitet sieht. In den Wäldern Mitteleuropas ist die Gattung *Tilia* mit der Winterlinde (*Tilia cordata* MILL.) und der Sommerlinde (*Tilia platyphyllos* SCOP.) vertreten. Bei Sympatrie der Winter- und Sommerlinde kommt es zur einer spontanen Hybridisierung im Bestand. Die Hybride dieser beiden heimischen Linden, die Holländische Linde (*Tilia x vulgaris* HAYNE) wird seit dem 17. Jahrhundert intensiv kultiviert und ist die am stärksten verbreitete Linde unter den Park- und Alleebäumen in Europa (PIGOTT 1991).

2.2 Genetik

Die Gattung *Tilia* besitzt einen einfachen Chromosomensatz von $n = 41$ und hat damit einen der größten genomischen Anzahlen unter den heimischen Waldbäumen. Es wird vermutet, daß alle Pflanzen mit einer Chromosomenzahl > 12 auf evolutionär alte oder Paläo-Polyploidie zurückgehen. Unter dieser Annahme liegt der Anteil polyploider Holzpflanzen global bei 70 %. Da sämtliche Verwandte unter den *Tiliaceae*n nur über einen Chromosomensatz von $n = 7$ verfügen, wird vermutet, daß die Gattung *Tilia* unter Verlust eines Chromosoms aus einer hexaploiden Art dieser Familie entstanden ist (HATTEMER et al. 1993).

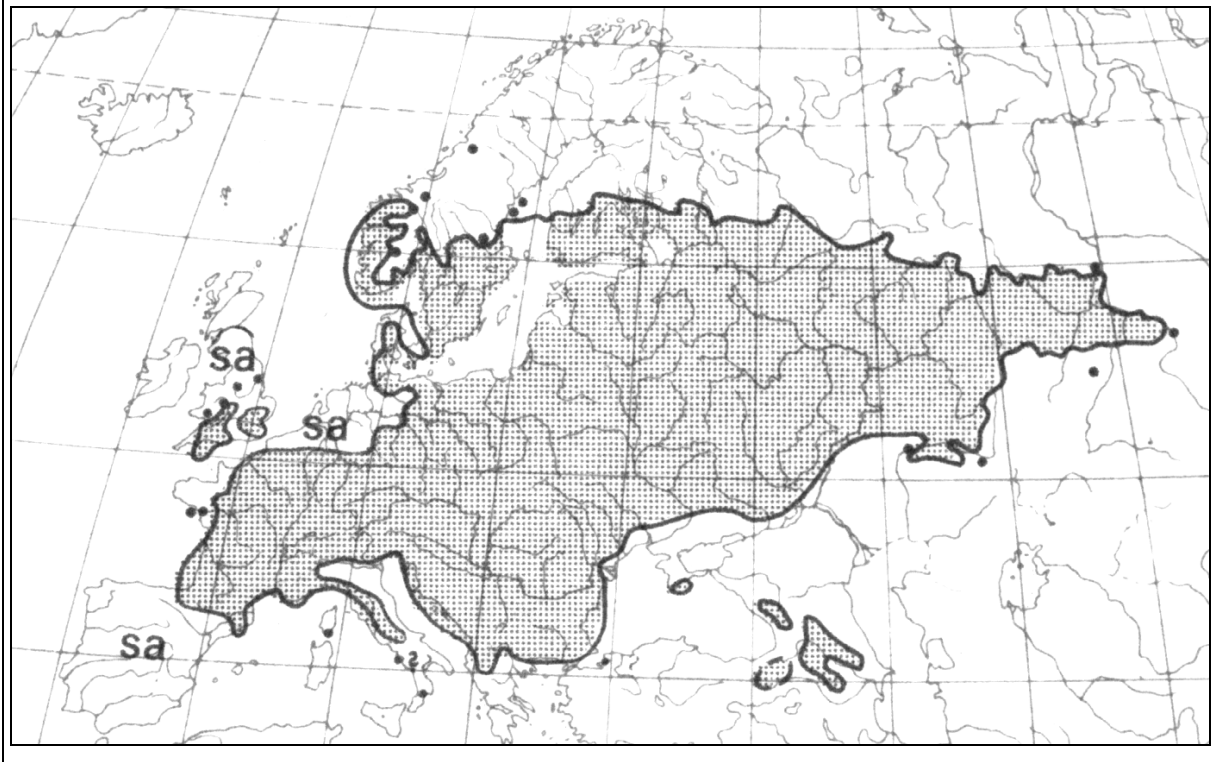
2.3 Geographische Verbreitung

Den Höhepunkt ihrer Verbreitung erreichten die Winter- und Sommerlinde nach der letzten Vereisung in der Eichen-Mischwaldzeit (ca. 6000-2500 v. Chr.). In Pollendiagrammen sind Lindenpollen (vorwiegend der Winterlinde) mit mehr als 20 % vertreten (PIGOTT und HUNTLEY 1978). Die Linde war damit neben Eiche, Ulme und Esche eine der Hauptbaumarten dieser Zeit. Ein Wechsel zu einem feuchteren und kälteren Klima förderte die Konkurrenzkraft der Buche und machte sie zur vorherrschenden Laubbaumart. Eine kontinuierliche Verdrängung der Linde durch die Buche setzte in England etwa 3500 v. Chr. und in Mitteleuropa um 2500 v. Chr. ein. Um 1700 v. Chr. war der Anteil des Lindenpollens in England auf 1 % gesunken (PIGOTT und HUNTLEY 1978). Im Raum Göttingen setzte eine starke Reduktion um 2000 v. Chr. ein, bis sie ca. 800 v. Chr. den heutigen Stand erreichte (STRASBURGER et al. 1991).

Eine schlechte Eignung der Linde als Bau- und Brennholz sowie das schwindende Interesse an anderen Lindenprodukten wie Schnitzzholz, Honig, Bast, Arzneimittel etc. hat die Linde in den letzten Jahrhunderten waldbaulich ein Schattendasein fristen lassen; sie wurde sogar als „forstliches Unkraut“ aus den Wäldern eliminiert. So hat zwar der anthropogene Einfluß das natürliche Verbreitungsgebiet der Linden kaum beeinflußt, aber deren Anteil am gesamten forstlichen Baumbestand gesenkt.

Das natürliche Verbreitungsgebiet der Winterlinde reicht von Nordspanien bis an den Ural und von Skandinavien bis an den Bosphorus, kleinflächig bis in die Osttürkei (Abb. 2.1). Nach PIGOTT und HUNTLEY (1980) und PIGOTT (1981) ist die Winterlinde in den Randbereichen ihrer nördlichen Verbreitung nur noch durch Reliktorkommen vertreten. In Norden Englands und in Skandinavien haben die Populationen ihre Fähigkeit zur sexuellen Reproduktion aufgrund des veränderten Klimas verloren. Die Langlebigkeit der Linde (bis 1000 Jahre) und ihre hervorragende vegetative Vermehrung über Stockausschlag, Wurzelbrut und Absenker haben die dortigen Bestände bis heute erhalten.

Abb. 2.1 Verbreitung der Winterlinde (MEUSEL et al. 1978). sa = synanthrop



Der Verbreitungsschwerpunkt der Winterlinde liegt eindeutig im östlichen Europa. In den ehemaligen Sowjetrepubliken, Polen und Ungarn kommt Winterlinde teilweise noch in Reinständen vor. Der Anteil am Baumbestand liegt mit 6 % deutlich über dem im westlichen Teil Europas (POCKBERGER 1963). Der Anteil des Lindenholzes am Gesamteinschlag betrug in den sechziger Jahren in den alten Bundesländern durchschnittlich 3 % (KOLTZENBURG 1973). EISENHUT (1957) stuft die Winterlinde in den gemäßigt-kontinental-mediterranen Arealtyp ein. Die Verbreitung der Winterlinde wird nicht durch niedrige Wintertemperaturen, sondern durch mangelnde Sommerwärme eingeschränkt.

In ihrer vertikalen Verbreitung erreicht die Winterlinde im Erzgebirge Höhenlagen bis 590 m, im Bayerischen Wald 615 m, in den Bayerischen Alpen 950 m und in den Schweizer Zentralalpen 1500 m. Grundsätzlich deckt sich das Verbreitungsgebiet der Winterlinde mit dem des Spitzahorns (*Acer platanoides* L.) (EISENHUT 1957).

2.4 Standortsansprüche und Wachstum

Eine gute Wachstumsleistung erreicht die Winterlinde nur auf mittel- bis tiefgründigen, lockeren, neutralen bis basischen Böden mit einem ausgeglichenen Wasserhaushalt. Hier zeigt sie sich hinsichtlich ihrer Lichtansprüche als eine Halbschatten oder sogar Schatten ertragende Baumart. Diese Eigenschaft büßt sie auf suboptimalen Standorten aber ein und nähert sich dort den

gehobeneren Lichtansprüchen der Lichtbaumarten. Als gemäßigt-kontinental-mediterrane Baumart bevorzugt sie ausreichend warme Sommer, wobei sie gegen Winterfrost unempfindlich ist.

Die Winterlinde deckt sich in ihren ökologischen Ansprüchen mit denen der konkurrenzstärkeren Buche und wird von dieser in deren ökologischen Optimum in Mitteleuropa verdrängt. Die Winterlinde ist weitgehend nur noch dort natürlich vertreten, wo die Buche aufgrund des Wasserhaushaltes in ihrer Konkurrenzkraft geschwächt ist, z. B. in der feuchten Hartholzauwe oder auf den trockenen Standorten des Eichen-Hainbuchen-Waldes. Dort ist sie der Buche aufgrund ihrer Unempfindlichkeit gegen Staunässe bzw. ihrer Trockenresistenz überlegen. Auch in Regionen mit strenger Winterkälte kann sie sich gegenüber der Buche durchsetzen. Auf guten Standorten erreicht die Winterlinde im Bestand eine Höhe von durchschnittlich 15-25 m, wobei auch Höhen von über 35 m erreicht werden können. Nach anfänglich tragem Jugendwachstum ist sie etwa in den ersten 50 Jahren der Buche vor- bis gleichwüchsig, um danach aber von der Buche überwachsen zu werden. Das Höhenwachstum wird ab einem Alter von 150 Jahren eingestellt. Das durchschnittliche Höchstalter der Linden wird mit 800 Jahren angegeben, wobei einzelne Exemplare ein weitaus höheres Alter erreichen können. Damit gehören sie zu den Baumarten der mitteleuropäischen Flora, die am ältesten werden können.

Zitierte Literatur für dieses Kapitel: DENGLER 1992, EISENHUT 1957, NAMVAR und SPETHMANN 1986, KOSS 1982, RÖHRIG 1967, RÜHL 1968, SDW 1991, STRASBURGER et al. 1991.

2.5 Waldbauliche Bedeutung der Winterlinde

Die Linde hat in den letzten beiden Jahrhunderten waldbaulich kaum Beachtung gefunden und ist sogar gezielt aus den Forsten verdrängt worden. Selbst bei ansprechender Wuchsleistung auf besseren Standorten wurde dem Anbau anderer Edellaubhölzer bzw. der Buche der Vorzug gegeben. So sind selbst im Großraum Göttingen, wo für die Linde günstige Bedingungen vorherrschen, Lindenaltbestände nur selten vorzufinden.

Die Linde wird im Waldbau meistens als Nebenbaumart eingesetzt, z. B. zur Schaftpflege der Eiche, und weniger als größere Stammholzdimensionen erreichende Hauptbaumart. Erst in den letzten 30-40 Jahren wird ihr wirtschaftlich und vor allem ökologisch eine bedeutendere Rolle zugewiesen. Sie ist aufgrund der sich sehr schnell zersetzenden und mineralstoffreichen Streu die bodenpfleglichste Baumart in unseren Breiten und auch die nektarreiche Blüte im Hochsommer paßt gut in die Zielsetzungen des modernen Waldbaus. So sind denn heute so-

wohl im Göttinger Umland als auch bundesweit wieder nennenswerte Rein- und Mischbestände in den unteren Altersklassen zu finden.

Die jährlich eingeschlagene Menge von ca. 3500-5000 m³ an Lindenstammholz kann den hiesigen Bedarf im Starkholz nicht decken (ANONYMUS 1979). Die besonders feine und gleichmäßige Struktur des Holzes und die geringen Dichtekontraste (SACHSSE und SCHWAER 1991) machen das Lindenholz für viele Verwendungszwecke gerade bei der drastisch abnehmenden Verfügbarkeit an Tropenholz kaum ersetzbar, so daß zusätzliches Lindenholz importiert werden muß. So sind für Stammholz in den stärkeren Dimensionen gute Erlöse zu erzielen, die um ein Vielfaches über denen der Buche liegen können (SIEPENKÖTTER 1987).

2.6 Blüte und Frucht der Winterlinde

2.6.1 Die Blüte

Die Linde ist hermaphroditisch, d. h. die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane befinden sich in einer Blüte. Diese ist 5-zählig in einen grünlich gefärbten Kelch und in eine weiße bis cremefarbene Blumenkrone unterteilt (Blütenformel: $*K_5 C_5 A_\infty G (5)$). Bei der Winterlinde sind 2-16 Einzelblüten (\varnothing 5 Einzelblüten) zu Infloreszenzen vereinigt, die an der Basis ein hellgrün/gelbliches Hochblatt besitzen. Die Blüte entspricht in ihrer Gestalt der typischen Scheiben- und Schalenblume insektenbestäubter Angiospermen. Dieser Gestalttypus wird in Nektar- und Pollenblumen unterteilt, wobei die Linde zu den Nektarblumen gezählt wird (HEB 1983). Die Blüten folgender Baumarten der gemäßigten Breiten werden ebenfalls diesem Typ zugeordnet:

Spitzahorn (*Acer platanoides*)

Kornelkirsche (*Cornus mas*)

Magnolie (*Magnolia spec.*)

Apfel (*Malus sylvestris*)

Süßkirsche (*Prunus avium*)

Birne (*Pyrus communis*)

Eberesche (*Sorbus aucuparia*)

Evolutionär werden die Scheiben- und Schalenblumen an den Anfang der Entwicklungsreihe der Angiospermen-Blumentypen gesetzt (HEB 1983, STRASBURGER et al. 1991) und sind von

allen Blumentypen am wenigsten auf eine Bestäubergruppe spezialisiert; es handelt sich, bezüglich der Attraktivität für Insekten, um Generalisten.

Die Lindenblüten sind ausgesprochen zwittrig und nur in seltenen Fällen funktionell eingeschlechtlich. Für ROHMEDER (1972) gilt die Winterlinde als Beispiel für Ausbildung einer perfekten zwittrigen Blüte. In einigen Fällen konnte EISENHUT (1957) bei der Winterlinde gegen Ende der Blühperiode die Bildung funktionell eingeschlechtlicher Blüten feststellen; während die weiblichen Blütenorgane fertil waren, blieben die Antheren unentwickelt. Ebenso beobachtete er bei einer 250-jährigen Linde eine 95 %ige Sterilität der weiblichen Blütenorgane, während sich der produzierte Pollen als fertil erwies.

Die Blüte der Winterlinde ist dichogam und blüht protandrisch, d. h. innerhalb der zwittrigen Blüte gelangen erst die männlichen, nachfolgend die weiblichen Blütenorgane zur Reife. Beobachtungen von ANDERSON (1976), EISENHUT (1957) und KLEIN (1992) zeigten, daß diese zeitliche Trennung der geschlechtsreifen männlichen und weiblichen Blütenorgane nicht ausreicht, um eine Selbstbestäubung der Blüte (Autogamie) auszuschließen. Die Antheren entließen noch reichlich Pollen, während die Narbe schon rezeptiv war. Die Blüte ist herkogam; eine räumliche Trennung von Griffel und Staubbeuteln verhindert eine direkte Bestäubung der Narbe mit dem Pollen der eigenen Blüte. Für eine detaillierte Beschreibung der Anthese wird auf EISENHUT (1957) und ANDERSON (1976) verwiesen.

2.6.1.1 Gynözeum

Die Oberfläche der Narbe ist trocken (HESLOP-HARRISON und SHIVANNA 1977). Die Narbe ist 2-5 Tage, bei kühler Witterung bis zu 7 Tage rezeptiv (EISENHUT 1957, PIGOTT und HUNTLEY 1981). Der Fruchtknoten besteht aus fünf Fächern mit je zwei Eizellen. Insgesamt besitzt jede Blüte zehn Eizellen, von denen aber in den meisten Fällen nur eine Eizelle zu einer Frucht heranreift. EISENHUT (1957) konnte unter den untersuchten Früchten bei der Winterlinde nur 8,1 % zweisamige und 0,1 % dreisamige finden.

2.6.1.2 Pollen

Eine Blüte der Winterlinde produziert durchschnittlich etwa 43.500 (\pm 3.430) Pollen. Bei zehn Samenanlagen pro Fruchtknoten liegt das Pollen/Eizellen-Verhältnis bei 4.350. Damit ist es verglichen mit anderen Baumarten niedrig:

Tab. 2.1 Pollenkornzahlen je Eizelle, modifiziert nach POHL (1936).
I = insektenbestäubt, W = windbestäubt

	Art	Bestäubungart	Pollen/Eizellen-Verhältnis
1.	<i>Corylus avellana</i> nach GREGUSS I nach POHL nach GREGUSS II	W W W	3 591 266 2 548 799 219 086
2.	<i>Fagus sylvatica</i>	W	636 594
3.	<i>Aesculus hippocastanum</i>	I	451 543
4.	<i>Acer pseudoplatanus</i>	I	94 078
5.	<i>Pyrus communis</i>	I	60 778
6.	<i>Secale cereale</i>	W	57 310
7.	<i>Arrhenatherum elatius</i>	W	37 124
8.	<i>Plantago lanceolata</i>	W	15 486
9.	<i>Zea mais</i>	W	14 636
10.	<i>Sanguisorba officinalis</i>	I	11 040
11.	<i>Plantago media</i>	I/W	8 036
12.	<i>Betula verrucosa</i>	W	6 734
13.	<i>Polygonum bistorta</i>	I	5 678
14.	<i>Tilia cordata</i>	I	4 350

POHL (1936) berücksichtigte nicht, daß die Linde zehn Eizellen pro Fruchtknoten besitzt; der ursprüngliche Wert wurde von 43.500 auf 4.350 korrigiert. Dieser Autor berechnete für eine Infloreszenz der Winterlinde die durchschnittliche Produktion von ca. 200.100 Pollen, die im Vergleich zu anderen Baumarten gering ist (Tab. 2.2). Für die Ermittlung der absoluten Pollenerzeugung traf er für die Winterlinde die Annahme, daß ein zehnjähriges Zweigsystem 445 Infloreszenzen trägt, und kam auf einen relativ hohen Wert von rund 89 Millionen Pollen (Tab. 2.3). Diese Werte wurden für frei stehende Bäume berechnet.

Tab. 2.2 Durchschnittliche Pollenerzeugung von Blütenständen (POHL 1936).
I = insektenbestäubt, W = windbestäubt

	Art	Bestäubungsart	Ø Pollenerzeugung pro Blütenstand
1.	<i>Rumex acetosa</i>	W	392 950 500
2.	<i>Typha angustifolia</i>	W	174 000 000
3.	<i>Aesculus hippocastanum</i>	I	41 764 800
4.	<i>Acer pseudoplatanus</i>	I	24 891 048
5.	<i>Ricinus communis</i>	W	24 063 150
6.	<i>Pinus nigra</i>	W	22 448 225
7.	<i>Zea mais</i>	W	18 423 320
8.	<i>Erythrina crista galli</i>	I	7 684 000
9.	<i>Pinus montana</i>	W	7 541 650
10.	<i>Populus canadensis</i>	W	5 813 333
11.	<i>Pinus sylvestris</i>	W	5 773 445
12.	<i>Betula verrucosa</i>	W	5 452 500
13.	<i>Alnus glutinosa</i>	W	4 445 000
14.	<i>Secale cereale</i>	W	4 240 940
15.	<i>Corylus avellana</i>	W	3 933 333
16.	<i>Arrhenatherum elatius</i>	W	3 730 962
17.	<i>Plantago media</i>	I	3 343 780
18.	<i>Polygonum bistorta</i>	I	2 861 712
19.	<i>Sanguisorba minor</i>	W	2 532 750
20.	<i>Plantago lanceolata</i>	W	2 010 063
21.	<i>Fraxinus excelsior</i>	W	1 605 705
22.	<i>Acer californicum</i>	W	1 095 110
23.	<i>Carpinus betulus</i>	W	890 272
24.	<i>Sanguisorba officinalis</i>	I	589 019
25.	<i>Quercus petraea</i>	W	554 368
26.	<i>Pyrus communis</i>	I	437 602
27.	<i>Acer platanoides</i>	I	238 230
28.	<i>Tilia cordata</i>	I	200 100
29.	<i>Fagus sylvatica</i>	W	173 976
30.	<i>Artemisia pontica</i>	W	25 100

Tab. 2.3 Durchschnittliche Pollenerzeugung eines zehnjährigen Zweigsystems (POHL 1936)

	Art	Pollenerzeugung eines zehnjähr. Zweigsystems
1.	<i>Pyrus communis</i>	12 865 499
2.	<i>Aesculus hippocastanum</i>	18 543 571
3.	<i>Fagus sylvatica</i>	28 010 130
4.	<i>Pinus montana</i>	51 532 094
5.	<i>Tilia cordata</i>	89 044 500
6.	<i>Carpinus betulus</i>	95 259 104
7.	<i>Populus canadensis</i>	100 373 008
8.	<i>Picea excelsa</i>	106 699 500
9.	<i>Quercus petrea.</i>	110 984 474
10.	<i>Betula verrucosa</i>	118 502 500
11.	<i>Pinus nigra</i>	119 716 384
12.	<i>Corylus avellana</i>	243 866 646
13.	<i>Alnus sibirica</i>	302 266 000
14.	<i>Acer pseudoplatanus</i>	336 029 148
15.	<i>Pinus sylvestris</i>	346 412 700

Der Winterlindenpollen ist im Mittel 30 µm groß und besitzt eine netzig-grubige Außenhaut. Die Sinkgeschwindigkeit eines Einzelpollens wird mit 3,2 cm/sec angegeben (KNOLL 1932). Die Pollengröße und Sinkgeschwindigkeit befinden sich damit im Rahmen windbestäubter Baumarten (ROHMEDER 1972).

Nach HESSE (1979) wird bei der Sommerlinde (*Tilia platyphyllos*) eine große Menge Pollenkittsubstanz vom Antherentapetum gebildet, welche aber weitgehend an der Loculuswand verbleibt und nicht zu den Pollen transportiert wird. Daraus resultiert nur eine mittelmäßige Pollenklebrigkeit, die auch bei der Silberlinde (*Tilia tomentosa*) nur geringfügig besser war. Er beschreibt ein Drittel des Sommerlindenpollens als lose, ein Drittel als mäßig verklebt und ein Drittel als gut haftend. REMPE (1937) stellte bei in der Krone deponierten Winterlindenpollen eine Aggregation von 38,5 % fest, wobei die Aggregate im Schnitt aus vier Pollenkörnern bestanden. PIGOTT und HUNTLEY (1980) beobachteten eine weitaus größere Klebrigkeit und Aggregation des Pollens der Winterlinde. Bei ihnen waren 85 % des Pollens in Aggregaten zu durchschnittlich neun Pollenkörnern verklebt. K. VON DER OHE (pers. Mitteilung) bescheinigt den Pollen der Winterlinde im norddeutschen Raum eine mittlere Klebrigkeit, welche aus einer dünnen Schicht Pollenkitt resultiert.

2.6.1.3 Nektarproduktion

Die Nektarien der Lindenblüten besitzen die Form von Grübchen und befinden sich paarweise angeordnet an der Basis der Kelchblätter. Es sind aktive Drüsen, die in der Lage sind, den Phloemsaft zu konzentrieren und mit Enzymen anzureichern (ZIEGLER 1953).

Die Nektarproduktion der Blüte einer Winterlinde beläuft sich auf ca. 1,9 mg pro Tag (BEUTLER 1930) und ist damit im Vergleich zu anderen Blütenpflanzen als groß einzustufen (KUGLER 1970).

Bei der Linde unterliegen die Menge und die Zuckerkonzentration des produzierten Nektars einem tageszeitlichen Rhythmus und sind auch von dem Entwicklungsstadium der Blüte abhängig. Die zu allererst entwickelten Blüten der Linde produzieren keinen Nektar; mit zunehmendem Alter der Blüte nimmt die Zuckerkonzentration ab (von 38 % auf 26 %) und mit der beginnenden Degeneration der Narbe wird die Nektarproduktion eingestellt (BEUTLER 1930, KLEBER 1935). Der höchste Zuckergehalt und die maximale Nektarmenge werden am zweiten Tag nach Öffnung der Blüte erreicht (ANDERSON 1976).

Der tageszeitliche Rhythmus wird von der Luftfeuchtigkeit, der Lufttemperatur, der Sonneneinstrahlung und dem Wasserhaushalt des Bodens bestimmt. Während die Quantität in den Nachtstunden und am frühen Morgen ihr Maximum erreicht, ist die Zuckerkonzentration nach abends und nachts mit weniger als 24 % am niedrigsten und mit 71 % um die Mittagszeit am höchsten (ANDERSON 1976, KLEBER 1935). Die gleiche Periodizität stellten auch CORBET et al. (1979) in ihren Untersuchungen fest. Die Untersuchungen von CORBET et al. (1979) zeigten zudem eine räumliche Variation der Zuckerkonzentration innerhalb einer Lindenkronen. Dies wird mit einem unterschiedlich starken Saffttransport im Phloem der einzelnen Kronenbereiche begründet.

Eine Degeneration (Braunfärbung) der Narbe hat die sofortige Einstellung der Nektarproduktion zur Folge (EISENHUT 1957).

2.6.2 Frucht

Nach der Befruchtung entwickelt sich in den meisten Fällen nur eine der zehn Samenanlagen zu einer kugeligen Nuß, welche Endosperm enthält. Häufig sind auch zwei, selten drei, Samen in einer Winterlindenfrucht vorhanden. In diesen Fällen bilden die Samen in ihrer Gesamtheit eine kugelige Form, die einzelnen Nüsse weichen dementsprechend von der Kugelform ab. Das Gewicht der Nüsse aus mehrsamigen Früchten ist geringer als aus einsamigen Früchten (EISENHUT 1957, PIGOTT 1991).

Die Samenreife ist im September, spätestens Mitte Oktober erreicht. Die Samen können aber noch einige Wochen oder Monate am Baum hängen bleiben, ehe sie vom Wind verweht werden (ROHMEDE 1972; eigene Beobachtungen). Die Windverfrachtung der Samen wird durch das Hochblatt an der Basis der Infloreszenz unterstützt. Bei einer Windgeschwindigkeit von

5,9 m/sec ermittelte KOHLERMANN (1950) aus 14 m Höhe die Verbreitung der Winterlindensamen bis zu einer Entfernung von 64 m.

Die Früchte der Linde gehören zu dem stark keimgehemmten forstlichen Saatgut. PUCHNER (1922) berichtet bei der Winterlinde von Saatgut, welches noch sieben Jahre nach Aussaat mit der Keimung begann. Die Dormanz wird durch eine geringe Wasserdurchlässigkeit der Testa verursacht. Der Anteil des überliegenden Saatgutes kann durch eine Aussaat noch nicht vollständig ausgereifter grüner Früchte verringert werden (EISENHUT 1957).

2.7 Blühbiologie

Die Blühreife der Winterlinde hängt stark von der sozialen Stellung des Baumes im Bestand ab. Im Freiland beginnt sie im Alter von 20-25 Jahren zu blühen, Stockausschläge sogar schon im Alter von 10 Jahren. Im geschlossenen Bestand erreicht sie ihre Geschlechtsreife erst nach 30-50 Jahren (EISENHUT 1957). Die Blüte der Linde ist im Mischbestand regelmäßiger und stärker als im Reinbestand. Die Winterlinde blüht erst nach Laubausbruch gegen Ende Juni/Anfang Juli und damit am spätesten von allen einheimischen Baumarten (BARTELS 1983).

Der Blühtermin der Winterlinde variiert je nach geographischer Breite und Höhenlage. Der Blühbeginn verzögert sich bei Zunahme um einen Breitengrad um sieben Tage und je 100 m Höhenzunahme um vier Tage (EISENHUT 1957). 1995 begann die Blüte im Vorharzgebiet in 250 m Höhenlage am 12. Juli, im Stadtgebiet von Göttingen (150 m ü. NN) ca. eine Woche früher.

Generell ist die Blütenbildung von einer ausreichenden Lichtversorgung abhängig. Blüten werden nur in den gut mit Licht versorgten Kronenbereichen gebildet. EISENHUT (1957) stellte eine Abhängigkeit der Anzahl von Infloreszenzen von der jeweiligen Exposition des Kronenmantels fest. Bei der Krimlinde (*Tilia euchlora* K.KOCH) befanden sich dreimal mehr Infloreszenzen in der mittleren und oberen Kronenpartie als im unteren Kronenbereich. Die Entwicklung der einzelnen Blüte begann zuerst im mittleren und oberen Bereich der nach Süden exponierten Krone, während die Blüten sich bei östlicher Exposition im unteren Bereich als letztes entwickelten. Dagegen berichten PIGOTT und HUNTLEY (1981) von einer über den ganzen Baum nahezu simultanen Blütenentwicklung der Winterlinde. Nur die Blühabfolge innerhalb einer Infloreszenz sei zeitlich versetzt, wobei sich die Terminalblüte als erste öffnet. Diese Blühabfolge innerhalb einer Infloreszenz wurde auch von EISENHUT (1957) beschrieben und dieser Autor weist darauf hin, daß sich zum gleichen Zeitpunkt stäubende und embryonale Blüten in einer großen Infloreszenz befinden können. ANDERSON (1976) betont

ebenfalls, daß während der Blühphase alle Entwicklungsstadien der Blüte innerhalb eines Baumes vorzufinden sind. Insgesamt erstreckt sich die Blüte einer Linde in Abhängigkeit von den klimatischen Gegebenheiten über einen Zeitraum ca. zwei Wochen.

Die Öffnung der einzelnen Blüte ist an keine Tageszeit gebunden. Während sich bei den Untersuchungen von ANDERSON (1976) der überwiegende Teil der Blüten in den Nachmittags- und Abendstunden öffnete (82 %) und nur 18 % in den Morgenstunden, begann bei der Untersuchung von PIGOTT und HUNTLEY (1981) die Mehrheit der Blüten am späten Morgen und frühen Nachmittag mit der Öffnung.

Die individuellen Unterschiede zwischen früh- und spätblühenden Winterlinden gibt EISENHUT (1957) mit maximal sechs Tagen an. Eine weitgehende Synchronie der Blüte der Mitglieder einer Winterlindenpopulation konnte auch mit Hilfe eigener Luftbildaufnahmen festgestellt werden (s. Kap. 3.4).

2.8 Die Bestäubungsökologie der Winterlinde

2.8.1 Attraktivität der Linde

Wie bereits erwähnt, ist die Linde auf keine Bestäubergruppe spezialisiert - sie ist ein Generalist. Die Blüte ist einfach gebaut und Tag und Nacht geöffnet (ANDERSON 1976, CZUBACKI 1996, KNUTH 1898). Es ist also ein Leichtes für Insekten, zu jeder Zeit an Pollen und Nektar zu gelangen.

Die weiße Farbe der in Infloreszenzen gebündelten Einzelblüten hebt sich für tag- und nacht-aktive Insekten deutlich sichtbar vom grünen Blätterdach ab. Diese farbliche Abhebung dient vielen Insektengruppen zur Nah- und Fernorientierung.

Eine Orientierung wird den Insekten zudem durch den unverwechselbaren, intensiven Duft der Lindentracht ermöglicht, der von dem Blütenduftstoff Farnesol herrührt. Er stellt eine weitere starke Stimulation für einen Anflug der Linde dar. Dieser zu den Sesquiterpenen gehörende Blütenduftstoff wird im Pflanzenreich sonst nur noch von den Maiglöckchen produziert (HEß 1983). Der eigentliche Nektar ist hingegen geruchlos. Der Blütenduftstoff Farnesol enthält zudem Geraniol und Zitral. Das Bemerkenswerte daran ist, daß diese auch als Pheromone von den Bienen produziert werden und ihr Duft eine enorme Anziehungskraft auf diese ausübt. Die Attraktivität des Blütenduftstoffes der Linde ist so stark, daß Bienen von Linden angelockt werden, selbst wenn die Blüten wenig oder gar keinen Nektar produzieren (pers. Mitteilung VON DER OHE, W.).

Das Hochblatt der Infloreszenz trägt ebenfalls zur Attraktivität der Linde bei (ENGLER 1909). Dieses ist vom Blattgrün farblich differenziert und dient laut ANDERSON (1976) weniger als Flugorgan für die Windverbreitung der Samen als vielmehr der optischen Anlockung von Insekten. Das Hochblatt ist nach ANDERSON (1976) insbesondere für nachtaktive Insekten attraktiv.

Pollen und Nektar werden von der Linde reichlich angeboten (s. Kap. 2.6.1). Damit stellen vereinzelt im Mischbestand stehende Linden eine lohnende Nahrungsquelle dar. Die Lindenpopulation als Einheit bietet genügend Anreize, um Insekten und Insektenvölker aus größerer Entfernung anzulocken und um in der interspezifischen Konkurrenz mit anderen Blütenpflanzen zu bestehen (HEINRICH 1975). Die starke Konkurrenzkraft der Linde bezüglich ihrer Attraktivität für Insekten konnte ANDERSON (1976) eindrucksvoll nachweisen: Der Anteil der Lindenpollen auf den 114 von ihm untersuchten Insekten betrug durchschnittlich 70 %. Bei den seiner Meinung nach wichtigsten Bestäubergruppen, den Bienen (inkl. Hummeln), Motten und Fliegen, lag der Anteil sogar bei 85 %, 82 % bzw. 77 %. Diese Angaben sprechen für eine hohe Blütenkonstanz der Insekten während der Lindenblüte. Nach CORBET et al. (1979) wird das üppige Nahrungsangebot der Linde in dieser Phase von keiner anderen Pflanze erreicht. Gerade in der in Mitteleuropa weit verbreiteten Agrarlandschaft stellt die Tracht der Linde für Insekten im Sommer die einzig nennenswerte Nahrungsquelle dar. VON DER OHE (pers. Mitteilung) konnte Honigbienenvölker beobachten, die als Hauptnahrungsquelle Lindenpopulationen in 4 km bis 6 km Entfernung anfliegen. Nicht umsonst gilt die Linde bei den Imkern seit jeher als sehr wichtiger Trachtbaum.

Eine weitere Strategie zur Anlockung eines breiten Insektenspektrums ist eine Abdeckung unterschiedlicher Nahrungsbedürfnisse der verschiedenen Insektengruppen. Dieses geschieht bei der Linde durch eine im Tagesrhythmus variierende Nektarmenge und -konzentration. Da die verschiedenen Insektengruppen unterschiedliche Nektarkonzentrationen bevorzugen (s. Kap. 2.8.2), beeinflusst die Linde durch eine im Tagesverlauf wechselnde Zuckerkonzentration des Nektars (s. Kap. 2.6.1.3) die Artenzusammensetzung der sie besuchenden Insekten: CHOI (1987), CORBET et al. (1979) und KLEBER (1935) stellten bei der Linde eine im Laufe des Tages wechselnde und versetzte Abundanz von Fliegen, Hummeln und Honigbienen fest. Diese ist nach CORBET et al. (1979) vorrangig auf die Variation der Nektarkonzentration zurückzuführen. Die Nektarmenge variiert auch im Tagesverlauf, ist aber immer im Überfluß vorhanden und stellt daher im Sinne der Periodizität des Blütenbesuchs von Insekten kein alternierendes Attraktivitätskriterium dar. Nach KLEBER (1935) ist Nektar mit einem Zucker-

gehalt unter 25 % für Honigbienen uninteressant; ein lebhafter Bienenbesuch ist erst ab einem Zuckergehalt von 35 % zu verzeichnen, während ein Zuckergehalt von 45 % auf die Hummel die größte Anziehungskraft ausübt (CORBET et al. 1979). KLEBER (1935) berichtet, daß trotz einer sehr hohen Nektarkonzentration über die Mittagsstunden nur spärlicher Bienenbesuch auf der Linde zu beobachten war. Sie führt dieses auf einen zu hohen Zuckergehalt und eine geringe Nektarmenge zurück: Der Nektar sei dann so dickflüssig, daß er nur noch schwer von den Bienen aufgesaugt werden könne und die geringe Nektarmenge sei für einen Blütenbesuch nicht ausreichend attraktiv.

PYKE und WASER (1981) haben den Zuckergehalt der Nektare von insgesamt 447 zoophilen Arten von Blütenpflanzen zusammengetragen. Sie ermittelten die durchschnittliche Zuckerkonzentration der Nektare von Pflanzen, die nur von einer bestimmten Tiergruppe bestäubt werden und konnten zeigen, daß für die einzelnen Tiergruppen der bevorzugte Zuckergehalt des Nektars unterschiedlich ist. Abweichend von PYKE und WASER (1981) gibt HEB (1983) die Zuckerkonzentration der meisten Bienenblumen mit 30 % bis 35 % an.

Tab. 2.4 Von den Tiergruppen bevorzugte Zuckerkonzentration im Nektar (PYKE und WASER 1981)

Bestäubergruppe	Ø Nektarkonzentration in %	Anzahl untersuchter Pflanzenarten
Fledermäuse	18,9	7
Motten	22,1	36
Kolibris	25,4	202
Schmetterlinge	28,8	40
Bienen	41,6	134
Hummeln	46,5	22

Die von vielen Autoren berichteten zahlreichen Besuche von Motten auf der Linde sind somit leicht zu erklären (vgl. Kap. 2.8.2). Die Nektarproduktion der Linde ist in der Nacht am größten und die Nektarkonzentration mit weniger als 24 % am niedrigsten (s. Kap. 2.6.1.3); sie entspricht der bevorzugten Nektarkonzentration der Motten.

Fazit

Von der Linde werden sehr viele Insektengruppen angelockt. Sowohl optisch als auch aufgrund ihres reichhaltigen Nahrungsangebots an Nektar und Pollen am Tage und in der Nacht, bis hin zu (den Pheromonen der Bienen ähnlichen) Blütenduftstoffen verfügt sie über zahlreiche relevante Attraktionen. Sie ist spezialisiert auf das „Nicht-spezialisiert-sein“.

2.8.2 Blütenbesucher

Im vorigen Kapitel wurden die morphologischen Merkmale der Linde beschrieben, die einen Besuch für eine Vielzahl von Insektenpezies interessant macht. Diese Rolle der Linde als Generalist wird durch viele Untersuchungen bestätigt, die den Anflug von Insekten auf die Arten der Gattung *Tilia* beobachteten.

Die Liste der auf den Linden nach Nahrung suchenden Insekten ist lang und soll hier nur in Umrissen beschrieben werden. Eine sehr ausführliche Untersuchung über die Artenvielfalt der die Linde aufsuchenden Insekten wurde von ANDERSON (1976) durchgeführt. In einem dreiseitigen Anhang führt dieser Autor 66 Insektenarten aus 29 Gattungen auf, die an *Tilia americana*, *Tilia platyphyllos* und *Tilia cordata* beobachtet wurden. Dabei konnten allein an der auf dem Campus der Universität von Connecticut stehenden *Tilia cordata* 38 Arten aus 24 Gattungen gezählt werden. Zusätzlich wurde bei 114 Insekten der an ihnen haftende Pollen untersucht. Es stellte sich eine schon in Kap. 2.8.1 erwähnte Blütenkonstanz der Insekten heraus. Auf fast allen untersuchten Insekten befanden sich überwiegend Lindenpollen; Pollen anderer Pflanzenarten waren wenig vertreten und selten fand sich Pollen von mehr als zwei Arten auf einem Insekt. ANDERSON (1976) stellte die höchsten absoluten Mengen transportierter Pollen an Bienen, Hummeln und Fliegen fest. Seine Versuche zeigten eine hohe Wirksamkeit nachtaktiver Insekten bei der Bestäubung der Linde und er zählt die Motten (*Lepidoptera*) neben den Bienen (*Apidae*) und Schwebfliegen (*Syrphidae*) zu den wichtigsten Bestäubergruppen. Den beobachteten Käfern und Wanzen mißt er eine eher unbedeutende Rolle als Pollinatoren bei.

PIGOTT (1991) berichtet ebenfalls, daß es von Insekten während der Blüte der Winterlinde nur so schwärmt. Bei warmem Wetter konnte er in der englischen Waldlandschaft einen enormen Anflug verschiedenster Insekten beobachten. Mit einer großen Häufigkeit waren wiederum die Schwebfliegen (*Syrphidae*) vertreten, aber auch viele nicht identifizierte Fliegen und Kleinfliegen aus der Ordnung *Diptera*, die hier nicht aufgezählt werden. Hinzu kommen noch mehrere *Bombus*-Arten, die auch bei kaltem und windigem Wetter ihre Nahrungssuche fortsetzten. Auch Faltenwespen (*Vespidae*) und mehrere Mottenarten (*Lepidoptera*) werden als Besucher der Winterlinde angegeben. Die Honigbiene (*Apis mellifera*) konnte PIGOTT (1991) in der Waldlandschaft an der Winterlinde nur in geringer Zahl antreffen, in einer anderen Region Englands hingegen in großer Abundanz (PIGOTT und HUNTLEY 1981). Die Untersuchungen von CORBET et al. (1979) und EISENHUT (1957) bestätigen die Beobachtungen von ANDERSON (1976) und PIGOTT (1991) im weitesten Sinne; auch hier waren die häufigsten Besucher der Linde Fliegen, Hummeln und Bienen.

Bei sieben koreanischen *Tilia*-Arten wurden 43 Insektenarten aus 30 Familien als Blütenbesucher gezählt (CHUNG und KIM 1984). Bienen, Hummeln und Motten waren bei den koreanischen Linden die wichtigsten Pollinatoren, in Japan waren bei *Tilia japonica* überwiegend Bienen, Hummeln, Schwebfliegen und sonstige Fliegen zu finden (ISHIDA und NAGASAKA 1997). Bei der koreanischen *Tilia kiusiana* waren 67 % aller beobachteten Insekten Honigbienen (CHOI 1987). FERRAZZI (1996) berichtet neben Honigbienen, Hummeln und Schwebfliegen auch über ein häufiges Auftreten von Schmetterlingen bei der Winterlinde in Italien.

Nach HEDKTE (1996) sind einige Hummelarten regelrecht spezialisiert auf die Linde. *Bombus hypnorum* und *Bombus pratorum* fliegen auf ihren Futterflügen fast ausschließlich nur die Linde an. Ebenso betont FREE (1970) die Bedeutung der Linden als wichtige Pollenquelle für Hummeln.

Bei den Autoren, die ihre Untersuchungen nur am Tage durchgeführt haben, werden Motten nicht als Bestäuber aufgezählt. Motten gehören aber mit Sicherheit zu den regelmäßigen Besuchern der Linde.

EISENHUT (1957) erwähnt den geringen Anteil von Lindenpollen im Honig (ZANDER 1935) und deutet dies als Hinweis für einen seltenen Anflug der Lindenblüten durch Honigbienen. Er folgert daraus, daß die Honigbiene als Bestäuber nicht sonderlich effektiv sein kann. Diesen geringen Anteil von Lindenpollen mit Werten von 7,2-16,3 % am Gesamtpollen im Honig haben unter anderem auch FERRAZZI (1996) und VON DER OHE et al. (1993) feststellen können. VON DER OHE et al. (1993) konnten jedoch nachweisen, daß dieser geringe Anteil an Lindenpollen nicht auf die geringe Sammelaktivität der Honigbiene auf der Linde zurückzuführen ist. Im Gegenteil, der untersuchte Honig bestand zu über 80 % aus Lindennektar. Dieser Umstand ist vielmehr mit der geringen Einstäubung des Lindennektars mit Pollen zu erklären. Durch die senkrechte Position der Blüte und durch die Haftung des Pollens in den Antheren fällt sehr wenig Pollen in den von den Blüten produzierten Nektar (pers. Mitteilung VON DER OHE). Diese Einstäubung ist bei den meisten anderen Nektarpflanzen dagegen sehr viel größer; deren Pollen ist im Bienenhonig überrepräsentiert, während ihr Nektaranteil gering ist. Der von den Bienen als Eiweiß- und Proteinquelle von der Linde reichlich gesammelte Pollen gelangt nicht in den Honig.

Fazit

Zu den häufigsten Besuchern der Linde zählen die Honigbienen (*Apis mellifera*), Hummeln (*Bombus*), Schwebfliegen (*Syrphidae*) und Motten (*Lepidoptera*). Auch sonstige Fliegen (*Diptera*) wurden in größerer Anzahl in den Kronen der Linden beobachtet.

Wildbienen (*Apidae*) sind bezüglich ihrer Abundanz hinter den voran genannten Insekten einzuordnen.

2.8.3 Effektivität der Bestäuber

Die Individuenzahl, mit der Insektengruppen in der Tracht der Linde anzutreffen sind (s. Kap. 2.8.2), ist nur ein Faktor, der die Effektivität der Insekten als Bestäuber bestimmen kann. Ebenso beeinflusst das Verhalten bei der Nahrungssuche und die Gestalt der Insekten in hohem Maße, wieviel Pollen auf den Narben der Blüten deponiert wird.

2.8.3.1 Honigbienen

Auch wenn bei einigen Pflanzen eine geringe Bestäubungseffizienz der Honigbiene nachgewiesen wurde (HURYŃ 1997, WESTERKAMP 1991), gilt sie seit jeher als der Universalbestäuber schlechthin. Die große Individuenzahl der sozial lebenden Völker (bis zu 40.000), das große Nahrungsaufkommen eines Volkes (120 kg Nektar und 20 kg Pollen im Jahr), ihr schnelles Aufspüren lukrativer Nahrungsquellen über weite Entfernungen (nachgewiesen bis 14 km) und nicht zuletzt aufgrund ihrer wirkungsvollen Pollenübertragung bei vielen ökologischen Blumentypen gilt die Honigbiene für zahlreiche Pflanzenarten als wichtiger Bestäuber (SEELEY 1997, ECKERT et al. 1994). Die Bedeutung der Honigbiene als effektiver Universalbestäuber für die verschiedensten Pflanzenarten ist zahlreicher Literatur zu entnehmen; auf eine Ausführung wird in diesem Zusammenhang aber verzichtet. Es sollen hier nur die Ergebnisse der Bestäubungseffektivität von Honigbienen bei den *Rosaceae* erwähnt werden. Diese sind am ehesten auf die Linde übertragbar, da die *Rosaceae* ebenfalls Scheiben- und Schalenblumen besitzen, baum- und strauchartige Formen annehmen und in einigen Fällen mit der Linde sympatrisch vorkommen. Die wichtige Funktion der Honigbienen als Pollinator sind für Pflaume, Birne, Pfirsich, Aprikose, Kirsche etc. nachgewiesen (CALZONI und SPERANZA 1998, JAY 1986, LANGRIDGE und GOODMAN 1985, WESTRICH 1989).

Die Honigbiene wird für die Linde dann einen wichtigen Bestäuber darstellen, wenn sich Lindenpopulationen in dem oft über 100 km² großen Einzugsgebiet von Bienenvölkern befinden. Innerhalb dieses Bereiches werden von der Biene lukrative Futterquellen mit einer 95 %igen Wahrscheinlichkeit entdeckt (SEELEY 1997). Diese wird durch die Produktion des Blütenduftstoffs Farnesol, welches die bieneneigenen Pheromone Geraniol und Zital enthält, erhöht (s. Kap. 2.8.1). VON DER OHE (pers. Mitteilung) hat das Verhalten der Honigbiene auf den Blüten der Winterlinde eingehend studiert und beurteilt die Honigbiene in ihrer Häufigkeit und ihrem Verhalten auf der Lindenblüte als einen sehr effektiven Bestäuber dieser Baumart.

2.8.3.2 Hummeln

Die Aktivitätsschwelle der Hummeln ist bei tieferen Lufttemperaturen angesiedelt als bei den anderen für die Linde bestäubungsökologisch relevanten Insekten (s. 2.8.3.6, S. 21). Sie gehen schon bei Temperaturen um 16 °C in großer Zahl auf Nahrungssuche, während Honigbienen und andere Insektengruppen unter diesen Bedingungen nur vereinzelt als Blütenbesucher anzutreffen sind. Da während der Blühperiode der Winterlinde im europäischen Raum nicht immer über die gesamte Tageszeit hinweg Temperaturen von 16 °C erreicht werden, beginnt die Hummel an kalten Tagen früher und mit höherer Abundanz mit ihren Futterflügen und hört später am Tage auf. Läßt man das unbekannte Verhalten der Motten unberücksichtigt, ist die Hummel deshalb bei kühlen Sommern effizienter als andere Bestäuber. In extrem kühlen Sommern ist sie unter Umständen vielleicht sogar der einzige bedeutsame Pollinator der Linde.

Aufgrund ihrer guten Thermoregulierung hat die Hummel einen hohen Energiebedarf und muß dementsprechend viele Blüten besuchen, um die nötige Energie in Form von Nektar aufzunehmen. Die Besuchsrate von Blüten ist deshalb bei Hummeln doppelt so hoch wie bei der Honigbiene und viermal so hoch wie bei Wildbienen (in HEINRICH 1975). Betrachtet man zusätzlich die hohe Spezialisierung einiger Hummelarten auf den Pollen der Linde (s. Kap. 2.8.2), ist die Bedeutung der Hummeln als Bestäuber der Linde nicht zu unterschätzen.

2.8.3.3 Motten

Untersuchungen über die Effektivität der für die Linde relevanten Pollinatoren hat bisher nur ANDERSON (1976) durchgeführt. Bei seinen Versuchen hat er die Effektivität der tag- und nachtaktiven Insekten verglichen. Dabei waren in Connecticut Motten für ca. 20 % der Samenproduktion bei der Winterlinde verantwortlich. Bei der in Nebraska untersuchten *Tilia americana* waren die Anteile der durch tag- und nachtaktive Insekten bestäubten Samen genau umgekehrt. Der von den Motten erzeugte Samenansatz lag bei 75 %, der durch die tagaktiven Insekten initiierte nur bei 25 %. ANDERSON (1976) führt dieses auf eine beträchtlich höhere Abundanz der Motten in Nebraska zurück.

2.8.3.4 Schwebfliegen

Schwebfliegen werden von der Linde in großer Anzahl angelockt; teilweise übertraf ihre Häufigkeit die der anderen Insektengruppen. Da auch auf ihnen große Mengen an Pollen gefunden wurde und ihre Blütenkonstanz der von Honigbienen, Hummeln und Motten nicht nachsteht, können sie zumindest für einen Teil der effektiven Pollenübertragung verantwortlich gemacht werden (s. Kap. 2.8.2).

HEARD et al. (1990) haben Cashewbäume mit Käfigen versehen, in denen sich entweder Honigbienen, Schwebfliegen oder Wollschweber befanden. Die Honigbienen bestäubten 96 %, die Schwebfliegen 43 % und die Wollschweber 36 % der Blüten. Wie weit die Blüte des Cashewbaums mit der einer Linde vergleichbar ist, sei dahingestellt.

2.8.3.5 Sonstige Insekten

Von den 380 blütenbesuchenden Wildbienenarten in Deutschland sind ca. 30 % auf eine Pflanzenfamilie spezialisiert (oligolektisch) und 70 % wie die Honigbiene polylektisch (WESTRICH 1989). Wie viele dieser polylektischen Arten nicht durch die Honigbiene oder durch die Kulturlandschaft verdrängt worden sind, ist schwer einzuschätzen; Gleiches gilt auch für ihre Bedeutung als Pollinatoren der Linde. Sollten Wildbienen Lindenblüten zur Nahrungsaufnahme aufsuchen, werden durch sie mit großer Bestimmtheit Pollen bestäubungseffektiv transportiert.

Bei den Kleininsekten ist die umgekehrte Situation gegeben. Sie können in großer Zahl in den Kronen blühender Linden beobachtet werden (s. Kap. 2.8.2). Ob sie aber Pollen auf die Narben befördern, ist bei der Linde bislang nicht untersucht worden.

Interessant ist in diesem Zusammenhang die Arbeit von KEYS et al. (1995). Sie untersuchten die Bestäubungseffektivität der Insekten auf *Prosopis velutina*, einer für die Honigindustrie in den U.S.A. wichtigen Baumart (*Leguminosae*). Als wichtigste Bestäuber für *Prosopis velutina* galten Honigbienen, Wildbienen und Schwebfliegen. In den Versuchen, bei denen die Blüten mit einem Netz mit 3 mm Maschenweite vor größeren Insekten geschützt wurden, stellte sich ein gleich großer Fruchtansatz ein wie bei den ungeschützten Blüten. KEYS et al. (1995) machen Kleininsekten für den Fruchtansatz verantwortlich, die zahlreich auf den Blüten dieser Baumart beobachtet werden konnten.

2.8.3.6 Wettereinfluß

Einen großen Einfluß auf die Aktivität der Insekten und damit auf eine mögliche Bestäubung haben die Witterungsverhältnisse während der Blühperiode der Linde.

Bei Regen, starkem Wind und zu niedrigen oder zu hohen Temperaturen werden Futterflüge eingestellt. Leichter Regen scheint zumindest die Honigbienen nur bedingt zu stören, bei stärkerem Regen wird der Stock jedoch nicht verlassen (KLEBER 1935). Der leichte Regen ist nach BRITAIN (1935) nicht die Ursache für die etwas reduzierte Aktivität der Honigbienen, sondern die mit dem bewölkten Himmel verbundene niedrige Lichtintensität. Ist eine gewisse Temperaturschwelle erst einmal überschritten, wird die Flugaktivität hauptsächlich von der Stärke des Lichtes bestimmt.

Unterschreitet die Lufttemperatur die Grenze von 15 °C, nimmt die Sammelaktivität der Honigbienen rapide ab. Herrscht akuter Nahrungsmangel im Bienenstock, können Futterflüge auch schon bei einer Temperatur von 9 °C beobachtet werden, die aber bei zahlreichen Sammlerinnen zum Kältetod führen. Die Flugaktivität erreicht ihr Maximum bei Temperaturen von etwa 23-25 °C, bei Temperaturen von 36 °C war keine Insektenaktivität mehr zu verzeichnen. (KLEBER 1935, PIGOTT und HUNTLEY 1981, SEELEY 1997, WEBER EL GHOBARY 1984). Ebenso scheint stärkerer Wind (5-8 m/sec), ungeachtet der sonstigen Wetterverhältnisse, die Honigbienen zu einem Verbleiben im Stock zu veranlassen (FREE 1970, KLEBER 1935, PIGOTT und HUNTLEY 1981). Wenig empfindlich reagieren Hummeln auf Kälte. Aufgrund der besseren Thermoregulierung ihres Körpers fliegen sie auch bei niedrigeren Temperaturen die Linde an (EISENHUT 1957, PIGOTT und HUNTLEY 1981). Die Nahrungssuche wird auch nicht so sehr vom Wind beeinflusst, wie es bei der Honigbiene beobachtet wurde, wird aber bei Regen ebenso eingestellt.

Über den Einfluß des Wetters auf die Flugaktivität der Fliegen ist bisher wenig bekannt. SEDGLEY und GRIFFIN (1983) schließen aus der bis dahin erschienenen Literatur, daß diese in ähnlicher Weise auf Wettereinflüsse reagieren wie die Honigbienen. VOGT (1986) beobachtete bei der Fliegenart *Musca vetustissima* (*Muscidae*) einen Beginn der Flugaktivität ab einer Lufttemperatur von 12 °C. Diese steigerte sich kontinuierlich bis zu einer Lufttemperatur von 27 °C, um bei höheren Temperaturen wieder abzufallen. Regen, Sonneneinstrahlung und Windgeschwindigkeit nennt er als weitere wichtige Faktoren, die eine Aktivität einschränken können.

Die Beeinflussung des Verhaltens nachtaktiver Insekten, speziell der Motten, durch Wetterfaktoren wurde bislang nicht untersucht. Generell reagieren größere Insekten unempfindlicher auf ungünstige Witterungsverhältnisse.

PIGOTT und HUNTLEY (1981) haben für die Winterlinde den Einfluß des schlechten Wetters auf den effektiven Pollentransport bei der Winterlinde nachgewiesen. Während der Blühperiode 1973 verglichen sie die Anteile der bestäubten Stigmata mehrerer Winterlindenbestände im Nordwesten und im Süden Englands. Im regnerischem Nordwesten wiesen die Bestände nur 23 % bis 71 % bestäubte Stigmata auf, während der Anteil im sonnigeren Süden Englands bei 95 % lag. In dem außergewöhnlich warmen und sonnigen Sommer 1976 konnten PIGOTT und HUNTLEY (1981) auf allen untersuchten Narben Pollen feststellen. Dabei ist nicht nur die geschilderte verminderte Flugaktivität der bestäubungsrelevanten Insekten ausschlaggebend. Wie in Kap. 2.6.1.3 erwähnt, hängt die Nektarproduktion und Nektarmenge von dem Wasserhaushalt, der Sonneneinstrahlung und der Luftfeuchtigkeit ab. Vereinfachend kann man sa-

gen, daß mit zunehmender Feuchtigkeit und abnehmender Sonneneinstrahlung die Nektarmenge zunimmt und die Nektarkonzentration abnimmt. SEDGLEY und GRIFFIN (1989) nehmen an, daß bei ungünstigen Wetterbedingungen eine ausreichende Nektarkonzentration für die Anlockung bestimmter Insektengruppen nicht mehr erreicht wird. Zudem machen sie auf eine mögliche Verdünnung und Auswaschung des Nektars durch Regenfälle aufmerksam. Umgekehrt kann es bei extremer Trockenheit zum Erliegen der Nektarproduktion und damit zum Erliegen des Insektenbesuchs kommen; eine Ausnahme bildet dabei die Honigbiene (s. Kap. 2.8.1). Ein weiterer wichtiger Faktor ist das Wetter für die Artenvielfalt und Abundanz von Insekten. Kalte Winter und Frühjahre bzw. lang anhaltende Feuchtigkeit führen zu einer erhöhten Mortalität und Reduktion von Insektenpopulationen und haben zwangsläufig einen verminderten Blütenbesuch der Winterlinde zur Folge. Auf diesen Aspekt soll im Rahmen dieser Arbeit aber nicht weiter eingegangen werden.

Fazit

Ungünstige Witterungsverhältnisse führen bei der Linde, u. a. durch verminderte Flugaktivität bestäubungsrelevanter Insekten, über eingeschränkten Pollentransport zu einer unzureichenden Bestäubung.

2.8.3.7 Blütenkonstanz und Pollentransport

Wichtig für eine effektive Bestäubung einer Art ist die Blütenkonstanz oder Konditionierung der Insekten auf eine Art. Je weniger die Insekten Futterflüge zwischen verschiedenen Pflanzenarten unternehmen, desto geringer ist die Pollenfracht auf den Insekten durchmischt und die Wahrscheinlichkeit steigt, daß die Narbe mit arteigenem Pollen bestäubt wird.

PETANIDOU et al. (1995) haben nachgewiesen, daß die Narben bei *Gentiana cruciata* durch eine Hummel (*Bombus pascuorum*) mit artfremden Pollen benachbarter Kratzbeeren (*Rubus caesius*) regelrecht verstopft werden und sehen dies als Grund für den geringen Fruchtansatz.

Wie in Kap. 2.8.1 erwähnt, ist die Blütenkonstanz (Konditionierung) bei den wichtigsten Bestäubergruppen der Linde (Honigbienen, Hummeln, Fliegen und Motten) hoch. Die Unterschiede zwischen den Insektengruppen sind gering; einige Hummelarten zeichnen sich durch eine besonders ausgeprägte Blütenkonstanz aus.

Nicht nur die Blütenkonstanz und damit die Artreinheit der Pollenfracht auf den Insekten ist von Bedeutung, sondern auch die Menge des den Antheren entnommenen und transportierten Pollens. ANDERSON (1976) wies große Mengen an Lindenpollen auf den Honigbienen, Hummeln, Fliegen und Wildbienen nach. Motten transportierten dagegen geringere Mengen an

Pollen auf ihrem Körper, erwiesen sich aber aufgrund ihrer Abundanz oder der gezielten Pollenübertragung als gute Bestäuber der Linde.

Ein großer Teil des produzierten Pollens geht beim Transport durch Insekten verloren. Dieser ist um so größer, je weniger Pflanzen und Insekten aufeinander spezialisiert sind. Untersuchungen über den tatsächlichen Verlust von Pollen durch Nahrung und Transport sind bisher nur wenige gemacht worden. Ihre Ergebnisse sind auf die Bestäubungseffektivität der für die Linde relevanten Insekten nicht direkt übertragbar, geben aber eine Vorstellung über den möglichen Pollenverlust bei der Linde:

YOUNG und STANTON (1990) haben den Pollenverlust durch den Besuch der Honigbiene (*Apis mellifera*) bei der Weiderichart *Raphanus sativa* gemessen. 93,7 % des von einer Honigbiene aus Blüten exportierten Pollens ging während des Transportes verloren. Nach dem Besuch von zehn Blüten befanden sich noch 4 % auf dem Körper der Bienen, 2 % wurden auf den nichtstigmatischen Oberflächen der Blüten entdeckt. Insgesamt gelangten 0,3 % des produzierten Pollens auf Narbengewebe, überwiegend innerhalb der eigenen Pflanze. Nur 0,06 % des Pollens wurde auf die Narben anderer Populationsmitglieder transportiert. Ähnliche Beobachtungen machten HOLSINGER und THOMSON (1994) bei *Erythronium grandiflorum*, einer durch Hummeln bestäubten Zahnliebe. Hier wurde 0,5 % des Pollens auf die Stigmata anderer Blüten deponiert, 0,4 % verblieb auf Narben derselben Pflanze. Über 99 % des Pollens war nicht erfolgreich. Ebenfalls nur 1 % des von *Calystegia spec. (Convolvulaceae)* produzierten Pollens wurde von Insekten erfolgreich auf deren Narben deponiert. Interessanterweise wird diese in Japan von USHIMARU und KIHACHIRO (1999) untersuchte Zaunwinde, wie die Linde, ebenfalls von Honigbienen, Hummeln, Fliegen und Wildbienen bestäubt. WEBB und BAWA (1983) konnten bei einer tropischen Malvenart (*Malva viscosa*) eine 3 %ige Pollendeposition durch Kolibris auf die Stigmata eigener und fremder Blüten feststellen. Man kann demnach auch bei der Linde nicht davon ausgehen, daß mehr als ein Prozent des Pollen auf die Stigmata befördert wird. Der Anteil dürfte sogar noch weitaus geringer sein, da die Linde als Generalist und als massenblühende Baumart höhere Pollenverluste erwarten läßt.

Fazit

Nicht nur bezüglich ihrer Abundanz (s. Kap. 2.8.2) sondern auch aufgrund ihres effektiven Pollentransportes gehören Honigbienen, Hummeln, Schwebfliegen und Motten in den Kreis der wichtigsten Bestäuber der Linde. Eine generelle Gewichtung der Effektivität der einzelnen Bestäubergruppen soll und kann hier nicht vorgenommen werden, da diese in Abhängigkeit von Abundanz der Insekten, Landschaft, Klima etc. örtlich verschieden und einem ständigen Wechsel unterworfen ist. Eine unbekannte Größe

bleiben die zahlreichen Kleininsekten verschiedener Ordnungen. Sollten sie zu einer Pollendeposition auf die Narben der Lindenblüte fähig sein, wurde ihre Bedeutung bislang unterschätzt.

2.8.4 Art des Pollentransportes

Die Frage über die Art des bestäubungseffektiven Pollentransportes bei der Winterlinde kann anhand bisher erschienener Literatur nicht eindeutig beantwortet werden.

Als grundlegende und viel zitierte Arbeit über die Bestäubungsökologie der Linde kann die Dissertation von EISENHUT aus dem Jahre 1957 gelten. Seit dieser Arbeit wird die Linde bis heute als überwiegend windbestäubt angesehen. Nach seinen Ergebnissen sind Insekten als Pollenvektoren nicht notwendig. Ein voller Fruchtansatz werde durch eine alleinige Pollenverbreitung über den Wind erreicht.

Die Untersuchungen von ANDERSON (1976) haben die Aussagen EISENHUTS relativiert. Nach seinen Ergebnissen wird die Linde überwiegend von Insekten bestäubt. Bei seinen Bestäubungsversuchen erreichte eine ausschließliche Windbestäubung weniger als ein Drittel des Samenansatzes des durch Insekten bestäubter Blüten. Oft sind in der jüngeren Literatur beide Arbeiten mit ihren konträren Untersuchungsergebnissen zitiert.

Die Argumentation EISENHUTS (1957) für eine effektive Windbestäubung bei der Linde basiert im wesentlichen auf der seiner Auffassung nach tendenziell anemophilen Pollenproduktion und -morphologie der Linde im Vergleich zu anderen anemophil und entomophilen Baumarten und auf die Ergebnisse seiner durchgeführten Bestäubungsversuche. Nach seiner Ansicht zeichnen sich windbestäubte gegenüber insektenbestäubten Baumarten durch ein wesentlich höheres Pollen/Eizellen-Verhältnis aus. Diese hohe Pollenproduktion sieht er auch bei der Linde gegeben und verweist dabei auf die von POHL (1936) ermittelten Werte. Eine einzelne Blüte der Winterlinde produziere demnach mehr Pollen als die Blüten der windbestäubten *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* und *Betula verrucosa*. Ein weiteres Indiz für Anemophilie sieht EISENHUT (1957) in dem von ihm gezählten durchschnittlichen Pollenanflug von ca. 5700 Pollenkörnern je cm^2 in der Krone einer frei stehenden Winterlinde, wobei er REMPE (1937) u. a. mit den Worten zitiert: „Ihr Pollenanflug im Kronenraum kann durchaus (von der größeren Häufigkeit von Gruppen abgesehen) demjenigen von Eiche, Ulme und Buche zur Seite gestellt werden.“ Wobei anzumerken ist, daß genannte Baumarten allesamt Windbestäuber sind. REMPE (1937) selber beobachtete mit 1200-6800 Pollenkörnern pro cm^2 einen ähnlich starken Pollenanflug innerhalb der Krone älterer,

gut entwickelter, kräftig blühender und frei stehender Linden für die Dauer der gesamten Blühperiode (s. Tab. 2.5). Er setzte den gemessenen Pollenanflug anschließend aber noch in Relation zur der absoluten Pollenproduktion von Winterlinden und kommt zu folgender Schlußfolgerung, die indes von EISENHUT (1957) nicht zitiert wird: „Eine auffällige Unstimmigkeit liegt in der Stellung der Linde und des Bergahorns vor, da beide Bäume nach POHL besonders große Pollenmengen erzeugen, ihr Anflug dagegen gering blieb. Doch ist dies, wie auch POHL unter Hinweis auf die Stellung der Linde bei HESMER betont, leicht erklärlich, da bei diesen insektenblütigen Bäumen eben offenbar nur ein geringer Teil des Pollens verweht wird.“

Tab. 2.5 Pollenanflug in den Kronen blühender Bäume (nach REMPE 1937).

	Art	Anflug pro cm ² innerhalb des Kronenraumes in 1000 Pollenkörnern
1.	<i>Corylus avellana</i>	61 – 105
2.	<i>Taxus baccata</i>	80 – 100
3.	<i>Alnus glutinosa</i>	46 – 85
4.	<i>Betula verrucosa</i>	60 – 63
5.	<i>Populus tremula</i>	57,5
6.	<i>Carpinus betulus</i>	43 – 50
7.	<i>Pinus sylvestris</i>	7,2 – 15,2
8.	<i>Fagus sylvatica</i>	15 – 20
9.	<i>Quercus petraea</i>	7,6 – 11,6
10.	<i>Quercus robur</i>	10,2
11.	<i>Castanea sativa</i>	2,0 – 17,6
12.	<i>Ulmus montana</i>	4,6 – 7,9
13.	<i>Ulmus campestris</i>	3,5
14.	<i>Larix europaea</i>	3,0 – 5,3
15.	<i>Salix caprea</i>	27,6 – 36,8
16.	<i>Salix fragilis</i>	10,4 – 18,2
17.	<i>Salix alba</i>	8,0
18.	<i>Salix aurita</i>	3,5
19.	<i>Salix cinerea</i>	1,0
20.	<i>Acer monspessulanum</i>	12,2
21.	<i>Acer italum</i>	4,4
22.	<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,73 – 1,7
23.	<i>Acer platanoides</i>	0,44 – 0,94
24.	<i>Tilia cordata/platyphyllos</i>	1,2 – 6,8
25.	<i>Malus toringo</i>	2,0
26.	<i>Pyrus communis</i>	1,7

EISENHUT verweist weiterhin auf die geringe Aggregation und Sinkgeschwindigkeit des Pollens (s. Kap. 2.6.1), die für Einzelpollen der Linde im Rahmen windbestäubter Baumarten liegen. Zudem sollen die Narben einiger Lindenarten eine klebrige Oberfläche besitzen, welches ebenfalls auf eine anemogame Eignung hinweise. Ferner macht er darauf aufmerksam,

daß Lindenpollen im Honig unterrepräsentiert sei. Er schließt daraus auf eine geringe Effektivität der Honigbiene als Bestäuber der Linde. Bei den Bestäubungsversuchen hat er Zweige mit einem sechseckigen Maschengeflecht mit einer Maschenweite von 1,9 mm gegen Insekten isoliert. Der komplette Ergebnisteil seiner Bestäubungsversuche stellt sich folgendermaßen dar: „An allen eingebeutelten Zweigen bildeten sich normale Früchte; die Früchte unterschieden sich weder mengen- noch gütemäßig, vor allem auch nicht in der Keimfähigkeit, von jenen, die aus ungeschützten Blüten entstanden.“

Für ANDERSON (1976) dagegen spielt die Windbestäubung bei der Linde nur eine untergeordnete Rolle. Bei seinen Bestäubungsversuchen an *Tilia americana* bildeten nur 0,9 % der gegen Insekten geschützten Blüten fertile Früchte, während der Samenansatz bei den ungeschützten Blüten 3 % erreichte. Als Isoliermaterial gegen einen Insektenbesuch verwendete er Nylongewebe mit einer Maschenweite von 1,2 mm.

PIGOTT und HUNTLEY (1980) untersuchten die Pollendeposition auf dem Waldboden in der Umgebung einer isolierten, sehr stark blühenden Winterlinde in einem Mischbestand aus *Quercus petraea*, *Larix decidua* und *Acer pseudoplatanus*. Der meiste Pollen wurde von *Quercus*- und *Betula*- Arten deponiert, der Pollen der Winterlinde war ab einer Entfernung von 60 m vom Baum nicht mehr signifikant vertreten. Selbst direkt unterhalb der Baumkrone konnte nur 9 % Winterlindenpollen gefunden werden, 91 % des Pollens wurde von anderen Baumarten eingetragen. Sie führen diese geringe Pollenverbreitung über den Wind auf die im Vergleich zu anderen Baumarten relativ geringe Pollenproduktion der Winterlinde, auf die Aggregation des Pollens und der damit verbundenen geringen Vermischung mit der Luft sowie auf die Filterwirkung des belaubten Kronendaches zurück.

Fazit

Lindenpollen wird in mäßigen Mengen in die Atmosphäre entlassen und nur kleinräumig verbreitet. Sollte der Pollen in der Phase der Windverbreitung noch befruchtungsfähig sein, so kann er nur in der Krone des Baumes selbst oder in direkt benachbarten Lindenkronen effektiv sein. Eine Windbestäubung hätte größtenteils Selbstbefruchtung zur Folge. Für einen weitaus effektiveren Transport des Lindenpollens durch Insekten sprechen die entomophile Morphologie der Lindenblüten (vgl. Kap. 2.6), die große Anzahl und der Artenreichtum der sie besuchenden Insekten (vgl. Kap. 2.8.2) und, bis auf die Arbeit von EISENHUT (1957), die Ergebnisse aller bisherigen Untersuchungen.

2.8.5 Geitonogamie oder Fremdbefruchtung?

Es gibt viele Arbeiten, die sich mit dieser Problematik beschäftigt haben (u. a. FRANKIE und HABER 1983, HEINRICH 1975, HEINRICH 1983, KLINKHAMMER et al. 1994, VOGEL und WESTERKAMP 1991, WASER und PRICE 1983). Im folgenden Abschnitt soll anhand bisheriger Untersuchungen kurz umrissen werden, wie groß die Anteile von Selbst- und Fremdbestäubung bei entomogamen Blütenpflanzen sind und welche Faktoren diese Anteile beeinflussen können. Es wird in diesem Zusammenhang bewußt Bestäubung und Befruchtung unterschieden, da mit einer Bestäubung der Narbe noch keine Befruchtung der Eizelle verbunden ist. Es wird zudem angenommen, daß der Anteil der Autogamie durch eine Herkogamie und Dichogamie der Lindenblüten zu vernachlässigen ist.

2.8.5.1 Attraktivität der Blüentracht

Mit zunehmender Anzahl von Blüten auf einer Pflanze wird deren Attraktivität für Insekten gesteigert, aber auch Selbstbestäubung durch Geitonogamie gefördert (ANDERSSON 1988, GUITAN 1993, KATO und HIURA 1999, KLINKHAMMER et al. 1989, ROBERTSON und MACNAIR 1995, STEPHENSON 1982). Der Anteil der Geitonogamie an der Bestäubung kann bei blütenreichen Individuen bis zu 90 % betragen (KLINKHAMMER und DE JONG 1993).

IWASA et al. (1995) und BROYLES und WYATT (1995) stellten bei eigenen Untersuchungen und einer Interpretation der Literatur eine relative Abnahme der Besuche auf Pflanzen mit vielen Blüten fest. Absolut wurden Pflanzen mit einer großen Blütenanzahl häufiger besucht und es wurden auch mehr Blüten innerhalb dieser Pflanze von den Insekten angefliegen. Proportional nimmt die Zahl der besuchten Blüten jedoch mit der Anzahl der Blüten einer Pflanze ab. Es werden relativ gesehen weniger Blüten auf großen Pflanzen als auf kleinen Pflanzen besucht. In einem Experiment von BELL (1985) wurde die Anzahl der Blüten bei einigen Individuen reduziert. Diese wurden von den Insekten nicht so häufig angefliegen wie Individuen mit großer Blütenzahl, welches sich in einer geringeren Besuchsrate pro Blüte niederschlug.

Eine große Blüentracht kann andererseits auch zu einer Vergrößerung der Pollentransportweite führen. Werden Nahrungsflüge zwischen Pflanzen einer Art unternommen, dann werden (z. B. von Honigbienen) weit entfernt gelegene große Nahrungsquellen direkt angefliegen und kleinere dabei überflogen (HEINRICH 1975). Eine große Nektarproduktion pro Blüte kann die Insekten ebenfalls zu längeren Aufenthalten auf einer Pflanze veranlassen (CRAWLEY 1997, HODGES 1995, PYKE 1982, WADDINGTON 1981).

Aus der Sicht der Pflanze wäre die Kombination großer Attraktivität für Insekten und dem Besuch nur weniger Blüten pro Pflanze optimal für einen gesicherten Genfluß. Eine große Attraktivität kann die Pflanze durch eine große Blütenanzahl erreichen. Ein kurzer Aufenthalt der Insekten auf einer Pflanze wird durch eine Begrenzung des Nahrungsangebotes ermöglicht. Bieten nicht alle geöffneten Blüten die gleiche Menge und Qualität an Nektar und Pollen zu einem Zeitpunkt an, werden nur die Blüten besucht, die für die jeweilige Insektengruppe ein optimales Nahrungsangebot offerieren.

In Kap. 2.6.1.3 werden die Periodizität und die räumliche Variation der Nektarproduktion und -konzentration der Linde ausführlich beschrieben. Während der Blühperiode der Linde finden sich zudem alle Entwicklungsstadien der Anthese innerhalb einer Krone (s. Kap. 2.7). Diese Faktoren bedingen Folgendes: Eine hohe Attraktivität für eine Fernorientierung der Insekten ist durch optische Präsenz der zahlreichen Blüten gegeben, aber nicht alle Blüten bieten die für die jeweilige Insektengruppe optimale Pollen- und Nektarmenge bzw. -konzentration an (vgl. Kap. 2.8.1). Die Insekten sammeln nur von einem relativ kleinen Anteil der Blüten Nahrung, werden aber von der Gesamtheit der Blüten angelockt.

Genau die für die Linde beschriebene Blühphänologie beobachteten FRANKIE und HABER (1983) bei vier massenblühenden Baumarten in Costa Rica. Die Insekten bildeten einen schmalen Ring um den Baum, welcher im Tagesverlauf der optimalen Nektarproduktion folgend vom Fuß bis zur Spitze der Krone hinauf wanderte. Als Gründe für diese Variation nennen sie das unterschiedliche Alter der Blüten in einer Krone und die Abhängigkeit der Nektarproduktion von Saftstrom, Luftfeuchtigkeit, Wasserhaushalt des Bodens und Sonneneinstrahlung. Dies sind die gleichen Ursachen, die für Linde genannt werden. Als Konsequenz des durch die Blühphänologie reduzierten Nahrungsangebots unternehmen die Insekten weniger Futterflüge innerhalb einer Krone und wechseln schneller auf andere Bäume.

Eine weitere Möglichkeit, die Effizienz der Bestäubung zu erhöhen und Flüge zwischen Populationsmitgliedern zu fördern, ist eine vorzeitige Seneszenz schon bestäubter Blüten. Eine Bestäubung der Narbe ist mit einem sofortigen Anstieg der Ethylenproduktion verbunden, die eine Seneszenz der Blüte induziert (BOTHÁ und WHITEHEAD 1992, WOLTERING et al. 1993). Eine vorzeitige Seneszenz ist mit Signalen verbunden, welche die Blüte für Insekten unattraktiv werden läßt. Diese Signale können eine Verfärbung oder Welke der Blüte, eine Umfunktionalisierung der Kelchblätter zu Blättern und eine veränderte Produktion von Duftstoffen oder Nektar sein (HEINRICH 1975, LALONDE und ROITBERG 1994, ROBERTSON und MACNAIR 1995, STEPHENSON 1982). Schon bestäubte Blüten werden nicht mehr besucht, das Nahrungs-

angebot des Individuums sinkt mit jeder erfolgreichen Bestäubung und die Insekten konzentrieren sich auf die noch nicht bestäubten Blüten bzw. setzen ihre Nahrungssuche auf anderen Pflanzen fort. Bei der Linde berichtet EISENHUT (1957) von einer sofortigen Einstellung der Nektarproduktion nach Degeneration des Griffels.

Eingehend hat STEPHENSON (1982) die Auswirkungen einer Blütenreduktion bei *Catalpa speciosa* untersucht. Die Blühphänologie und die Blütenbesucher dieser nordamerikanischen Baumart sind mit der Linde vergleichbar (s. o.). Der Autor verglich die Zahl der bestäubten Blüten und der aus Fremdbefruchtung entstandenen Früchte in der Anfangs-, Haupt- und Endphase einer Blühperiode. In den Blühperioden zweier Jahre wurden die wenigsten Blüten in der Anfangsphase bestäubt (26 % aller untersuchten Blüten). Ebenfalls war hier der Anteil der Fremdbefruchtung am niedrigsten (5,7 %). Im Zeitraum der größten Zahl geöffneter Blüten und damit des größten Nahrungsangebotes (Hauptphase) stieg der Anteil der bestäubten Narben auf 38 % und der Anteil der fremdbefruchteten Blüten auf 12 %. Der mit Abstand größte Anteil an bestäubten Blüten und an Fremdbefruchtung wurde in der Endphase der Blühperiode mit 60 % bzw. 34 % erreicht. STEPHENSON (1982) nimmt an, daß die Anfangs- und Hauptphase vornehmlich dazu dienen, Insekten anzulocken und deren Nahrungssuche auf diese Baumart zu konditionieren. Eine Konditionierung (Blütenkonstanz) der Insekten hat ANDERSON (1976) auch bei der Linde festgestellt (s. Kap. 2.8.1). In der Hauptphase ist das Nahrungsangebot so groß, daß nicht alle Blüten angefliegen werden und der Anreiz für Futterflüge zwischen Bäumen gering ist. In der Endphase kommt es dann zu einem schnellen Rückgang der Blütenneubildung und zusätzlich fallen die schon bestäubten Blüten durch vorzeitige Seneszenz aus. Die Folge ist ein rapide sinkendes Nahrungsangebot eines Baumes für die mittlerweile konditionierten Insekten. Die relativ kleine Zahl der verbliebenen rezeptiven Blüten wird von der noch großen Insektenzahl deutlich intensiver besucht und effektiver bestäubt. Das reduzierte Nahrungsangebot zwingt die Insekten vermehrt zu Futterflügen zwischen den Bäumen, was in einem größeren Anteil an fremdbestäubten Narben resultiert.

2.8.5.2 Populationsdichte

In welchem Ausmaß und über welche Entfernungen Pollen zwischen Individuen einer Population transportiert werden, hängt in großem Maße von der Dichte und Struktur einer Population ab. Davon ausgenommen sind hochspezialisierte Bestäuber/Pflanze-Beziehungen, bei denen ein Pollentransport bei geringer Populationsdichte und über sehr weite Entfernungen die Regel darstellt. Auf Würgefleigen (*Ficus*) spezialisierte Wespen legen z. B. routinemäßig Entfernungen von 6-14 km zurück und führen erfolgreich Fremdbefruchtungen durch (NASON und

HAMRICK 1997). Bei Solitärbienen (*Xylocopa*) konnten Flugweiten von über 20 km nachgewiesen werden (JANZEN 1971).

Bei Generalisten steigt in der Regel der Anteil der Fremdbefruchtung mit der Populationsdichte (ELLSTRAND 1992). Der Anreiz für Insekten für einen Flug von Pflanze zu Pflanze ist in einer eng stehenden Population größer als in einer verstreut stehenden Population. Eine Asynchronie der Blühperioden verringert die Anzahl der potentiellen Paarungspartner und damit die reproduktionseffektive Dichte einer Population. Während die Häufigkeit der Fremdbefruchtungen in einer dichten Population ansteigt, verringert sich die durchschnittliche Pollentransportweite, da der Pollen nur über kurze Entfernungen zwischen den Pflanzen transportiert wird. Kommt es in einer zerstreut stehenden Population zu einer Fremdbefruchtung, müssen längere Entfernungen überbrückt worden sein und die durchschnittliche Pollentransportweite ist relativ groß. Der Anreiz für Pollinatoren, Flüge zwischen Pflanzen zu unternehmen, sinkt mit zunehmendem Abstand zwischen diesen. Bei isoliert stehenden Pflanzen besteht die Gefahr, daß eine Fremdbefruchtung nur in sehr geringem Maße oder unter Umständen überhaupt nicht stattfindet (BOSHIER et al. 1995, HOUSE 1993, LALONDE und ROITBERG 1994, MURAWSKI und HAMRICK 1991, STACY et al. 1996, SCHMITT 1983, TALAVERA et al. 1993, WEBB und BAWA 1983).

Nach KLINKHAMMER und DE JONG (1990) unternehmen Insekten vermehrt Futterflüge innerhalb isoliert stehender Pflanzen. Sie begründen dieses nicht nur mit dem geringeren Anreiz für die Insekten, die weit entfernten Nachbarn anzufliegen. Isoliert stehende Pflanzen werden seltener besucht, die Insekten finden ein kaum verbrauchtes Nahrungsangebot vor und halten sich auch deshalb länger auf dieser Pflanze auf.

2.8.5.3 Nahrungssuchverhalten der Insekten

Generell versuchen die Insekten Nahrung ökonomisch zu sammeln, d. h. sie versuchen auf schnellstem Wege an die maximale Nahrungsmenge zu gelangen. Daher werden auf vielblütigen Pflanzen mehrere Blüten besucht und beim Verlassen dieser Pflanze die nächststehende angeflogen.

Futterflüge der Insekten zwischen Blüten auf einer Pflanze werden in der Literatur in zahlreichen Fällen beschrieben; einige Arbeiten haben den Anteil der Geitonogamie zugleich quantitativ bestimmt: Nach DE JONG et al. (1992) werden im Durchschnitt 47 % der Blüten von *Ipomopsis aggregata* durch Geitonogamie bestäubt, bei *Asclepias syriaca* 37 % (PLEASANTS 1991) und bei *Erythronium grandiflorum* 40 % (HOLSINGER und THOMSON 1994). Motten bestäubten 30 % der Narben der tropischen Orchidee *Aerangis ellisii* mit eigenem Pollen

(NILSSON et al. 1992), im gleichen Ausmaß deponierten Schmetterlinge Eigenpollen auf die Blüten von *Cnidoscolus urens* (BAWA und WEBB 1983). Bei ROBERTSON und MACNAIR (1995) flog die Raupenfliege *Protohystricia huttonii* bis zu 40 Blüten von *Myosotis colensoi* an, bevor sie zur nächsten Pflanze wechselte. Dieselben Autoren zählten bei *Mimulus guttatus* bis zu 20 Blütenbesuche durch *Bombus terrestris* und *Apis mellifera* auf einer Pflanze. Hummel und Honigbiene zeigten auf *Mimulus guttatus* ein ähnliches Verhalten. Bei *Ipomopsis aggregata* fanden 78 % aller Futterflüge der Hummeln innerhalb eines Individuums statt, bei Kolibris betrug der Anteil 85 % (WASER und PRICE 1983).

Eine große Lindenkrone dürfte im Vergleich zu den vorher genannten krautigen Pflanzen noch höhere Selbstbestäubungsanteile haben. Die der Linde ähnliche australische Baumart *Syzigium tierneyanum* ist ebenfalls hermaphroditisch und massenblühend. Der weitaus größte Teil aller von Honigbienen und Motten beobachteten Flüge zwischen den Blüten von *Syzigium tierneyanum* spielten sich innerhalb einer Krone ab (HOPPER 1980). Für Nektar suchende Vögel beziffert HOPPER diesen Anteil sogar mit 99,95 %. Die massenblühende Baumart *Andira inermis* wird in Costa Rica von 70 Bienenarten besucht. Futterflüge zwischen Individuen dieser Baumart unternahmen nur 0,3-1,3 % der Bienen; die meisten Bienen sammelten Nahrung nur innerhalb einer Krone (FRANKIE et al. 1976). STEPHENSON (1982) bestimmte den Anteil der Selbstbestäubung durch Geitonogamie bei *Catalpa speciosa* mit 60,5 %. Dieser in den USA beheimatete Baum hat einer der Linde vergleichbare Blühphänologie und wird wie diese tagsüber von Bienen, Hummeln und nachts von Motten bestäubt. Hummeln besuchen für gewöhnlich Hunderte von Blüten auf einem Strauch, bevor sie den nächsten Strauch anfliegen (HESSING 1988, JOHNSTON 1992). Bei der vielblütigen Orchidee *Aerangis ellisii* sind durch Motten dagegen 70 % der Pollen auf die Stigmata anderer Populationsmitglieder transportiert worden (NILSSON et al. 1992).

Den Anteil der Geitonogamie betreffend zeigen die Untersuchungen geringe Unterschiede beim spezifischen Verhalten zwischen den Bestäubergruppen (s. a. WASER und PRICE 1983). Schmetterlinge stellen eine Ausnahme dar, da ihr Flugverhalten nicht nur der Nahrungsaufnahme, sondern auch der Partnersuche dient (SCHMITT 1980). Schmetterlinge fördern Fremdbefruchtung durch häufige und lange Flüge zwischen Pflanzen. Bei einem Vergleich des Nahrungssucheverhaltens von Honigbienen und Schmetterlingen auf einer Mangrovenart (*Kandelia candel*) waren die Schmetterlinge viel bessere Fremdbestäuber als die Honigbiene, welche viel mehr Blüten ein und desselben Baums besuchten, bevor sie weiterflogen (SUN et al. 1998). Auf das Territorialverhalten von Kolibris (LINHART 1973) oder andere, die Tropen betreffende, Besonderheiten soll hier nicht eingegangen werden. Die in großer Zahl bei der

Linde beobachteten Kleininsekten (s. Kap. 2.8.2) aus den Ordnungen der Fliegen, Käfer und Wanzen werden, wenn bestäubungsrelevant, sich überwiegend nur innerhalb einer Lindenkrone aufhalten und weitgehend zur Selbstbestäubung beitragen (KEYS et al. 1995).

Im Bezug auf einen effizienten Pollentransport sind spezifische Eigenschaften der Insekten von Bedeutung. Viele Insekten sind in der Lage, Nahrungsquellen höchst effizient auszunutzen. Ob eine Blüte über ein lohnendes Nahrungsangebot verfügt, stellen viele Insekten fest, bevor sie eine Blüte anfliegen. Hummeln können optisch die Pollenmenge bestimmen und meiden Blüten mit wenig Pollen (CRESSWELL und ROBERTSON 1994). Honigbienen sind in der Lage, Nektarmenge und -konzentration einer Blüte zu riechen (HEB 1983, SEELEY 1997). Die von Honigbienen besuchten Blüten werden zudem von ihnen mit einem Duft markiert (GIURFA und NÚNEZ 1992). So wird vermieden, daß die entleerten Blüten ein weiteres Mal angefliegen werden. Dieser Duft verfliegt recht schnell und die Blüte wird bei erneuter Nektarproduktion wieder besucht.

Wichtig für einen Pollentransport über weitere Entfernungen ist auch eine Direktionalität der Futterflüge vieler Insekten. Hummeln und Motten fliegen gegen die Windrichtung (HEB 1983), Honigbienen orientieren sich an der Sonne oder an Geländemarken (GINSBERG 1986). So werden Pollen nicht erst 50 m in die eine Richtung verfrachtet, um dann wieder 50 m zurück transportiert zu werden.

Eine große Abundanz der Insekten kann ebenfalls zu mehr Futterflügen zwischen Pflanzen und zu größeren Pollentransportweiten führen. Dieses läßt sich zum einem durch eine größere intra- und interspezifische Konkurrenz der Insekten erklären, die zu kürzeren Besuchszeiten auf einer Pflanze führt (ARROYO 1976, FRANKIE et al. 1976, FREE 1970, HURYN 1997). Zudem wird das Nahrungsangebot auf einer Pflanze schneller aufgebraucht und die Insekten werden veranlaßt, zur nächsten Nahrungsquelle zu fliegen.

2.8.5.4 Carry-over

Der für eine Bestäubung effektive Pollen wird durch die Insekten bei dem Besuch einer Blüte unfreiwillig aufgenommen (einmal als Nahrung aufgenommener Pollen gelangt nicht mehr zur Bestäubung). Wird dieser Pollen nicht vollständig auf der nächsten angefliegenen Blüte deponiert, sondern erst auf später besuchten Blüten, spricht man von einem Carry-over des Pollens. Die Wahrscheinlichkeit, daß sich noch Pollen einer Blüte auf dem Körper eines Insektes befindet, nimmt nach jedem weiteren Besuch weiterer Blüten ab. Dieses Übertragen

des Pollens über mehrere angeflogene Blüten hinweg kann zu erheblich größeren Pollentransportweiten führen, als es die direkten Flugweiten der Insekten allein ermöglichen.

Bei KARRON et al. (1995) waren die Pollentransportweiten durch Carry-over um den Faktor 1,5 länger als die gemessenen Flugweiten der Insekten. Hummeln transportierten bei WASER und PRICE (1983) den Pollen noch bis zur 18. Blüte, über mehr als 20 Blüten bei THOMSON et al. (1986) und bei THOMSON und PLOWRIGHT (1980) sogar bis zur 54. Blüte. STANTON et al. (1992) beobachteten nach dem Besuch der 10. Blüte immer noch große Pollenmengen der erstbesuchten Blüte auf der Honigbiene. Von einer Übertragung des Pollens von Insekt zu Insekt innerhalb des Stockes sozial lebender Bienen und Hummeln berichten FREE (1966 und 1972) und VON DER OHE (pers. Mitteilung). Bei einem Carry-over von Pollen über den Bienenstock sind enorme Transportweiten vorstellbar. Durch den Effekt des Carry-over kann der Anteil der Geitonogamie erheblich gesenkt werden (WASER und PRICE 1983).

2.8.6 Pollentransportweiten

Die Pollentransportweiten zwischen Populationsmitgliedern sind weitgehend von der Dichte der Population abhängig (s. Kap. 2.8.5.2). In eng stehenden Populationen krautiger Pflanzen findet der durchschnittliche Pollentransport nur kleinräumig statt. Die meisten Insekten suchen den nächsten konspezifischen Nachbarn auf und die Flugweiten zwischen den Pflanzen sind bei Bienen, Hummeln, Fliegen und Motten nur selten länger als ein Meter. Häufig betragen sie nur wenige Dezimeter (PLOWRIGHT und GALEN 1985, PYKE 1978, SCHMITT 1980, WADDINGTON 1981, WASER und PRICE 1983). Treten die Pflanzen oder Gruppen von Pflanzen zerstreut auf und wird der Effekt des Carry-overs mit berücksichtigt, ist die mittlere Pollentransportweite schon beträchtlich größer (z. B. 14 m, GODT und HAMRICK 1993).

Interessanter für Rückschlüsse auf das Reproduktionssystem der Linde sind die beobachteten Flugdistanzen bzw. Pollentransporte der Insekten bei vergleichbaren Baum- und Straucharten, also entomophile Arten, die in unterschiedlicher Dichte (von geklumpt bis weit zerstreut) in Mischbeständen vorkommen. Es werden zudem nur die Untersuchungen an den Insektenordnungen aufgeführt, die auch bei der Linde als Bestäuber von Bedeutung sind (*Diptera*, *Hymenoptera*, *Lepidoptera*).

Bei der Baumart *Gliricida sepium* (*Leguminosae*) wurden mindestens 6,1 % der Pollen weiter als 75 m transportiert. Die größte Transportweite dieser durch verschiedene Insekten bestäubten Baumart wird mit 275 m angegeben (DAWSON et al. 1997). Die Pollentransportweiten zweier weiterer Leguminosen sind von HAMRICK und MURAWSKI (1990) und LOVELESS et al. (1998) geschätzt worden. Bei *Platypodium elegans* wurden 25 % des effektiv gewordenen

Pollens mehr als 750 m transportiert. 21 % der Früchte von *Tachigali versicolor* sind von Pollen befruchtet worden, der mindestens 500 m transportiert worden sein muß. Diese beiden tropischen Baumarten werden überwiegend von Bienen bestäubt. Die mittlere Transportweite des effektiven Pollens von *Pithecellobium elegans* durch Motten lag bei 142 m, die maximale bei 350 m (CHASE et al. 1996). HOUSE (1993) konnte einen Pollentransport durch kleine unspezialisierte Insekten in 330 m Entfernung bei der diözischen Baumart *Neolitsea dealbata* nachweisen. Die Bestäubungsrate der Blüten sank rapide mit der Entfernung zum nächsten Paarungspartner. Stand der nächste Paarungspartner 6,5 m entfernt, wurden nur noch 50 % der Blüten bestäubt, in 330 m Entfernung lag der Anteil der bestäubten bei 10 %. Bei *Cordia alliodora* findet der größte Teil der Pollenverbreitung über Bienen und Schmetterlinge innerhalb von 75 m statt (max. 280 m, BOSHER et al. 1995). STACY et al. (1996) schätzten, daß mindestens 62 % der Nachkommen bei *Calophyllum longifolium* von Nachbarbäumen befruchtet worden sind, die 210 m und weiter entfernt standen. Bei *Spondias mombin* geben die selben Autoren eine 5,2 %ige Samenproduktion durch Pollen von über 300 m entfernt stehenden Nachbarbäumen an. Bei dem australischen Strauch *Persoonia mollis* sind 70 % der Samen vom nächsten Nachbar und 82 % von den ersten drei Nachbarn bestäubt worden. Wild- und Honigbienen transportierten den effektiv gewordenen Pollen im Mittel 33 m und maximal 72 m weit (KRAUSS 1994). Die von Schwebfliegen bestäubte Baumart *Nesohedyotis arborea* wurde von PERCY und CRONK (1997) untersucht. Sie bezeichnen den Pollentransport durch die Schwebfliegen bis zu einer Distanz von 50 m als höchst effizient.

ADAMS et al. (1992) ermittelten bei *Eucalyptus regnans* eine durchschnittliche Pollentransportweite nach Fremdbefruchtung von 57 m. Allerdings wurden die fiktiven Nachkommenschaften per Computer simuliert. Basis für die simulierten Datensätze war eine, im Rahmen einer anderen Arbeit genetisch inventierte, 2 ha große, 10 Jahre alte Samenplantage in Australien. Diese Eukalyptusart ist der Linde bezüglich ihrer Reproduktionsbiologie sehr ähnlich.

Konkrete Angaben über die Pollentransportweiten von Insekten für Bäume und Sträucher der gemäßigten Breiten wurden von CASILDA et al. (1994) und ENGLUND (1993) gemacht. ENGLUND (1993) beobachtete die Futterflüge von Käfern auf *Viburnum opulus* in Schweden. Die Flüge des Käfers (*Cetonia*) zwischen den Sträuchern von *Viburnum opulus* waren durchschnittlich 18 m weit, der längste Flug wurde mit 98 m gemessen. CASILDA et al. (1994) untersuchten die Bestäubung von *Prunus salicina* durch Honigbienen in Spanien. Sie untersuchten den Fruchtansatz der Pflaumenbäume in Abhängigkeit von ihrer Entfernung zum Bienen-

stock. Dieser betrug in 25 m Entfernung vom Stock 6,5 %, bei 125 m 6,8 % und bei 300 m sank er auf 2 %.

Fast allen Untersuchungen gemeinsam ist eine leptokurtisch abfallende Kurve der Pollen-transportweite. Nur bei CHASE et al. (1996) befruchtete der von Motten transportierte Pollen in 350 m Entfernung genau so viele Eizellen wie in 50 m Entfernung und die Flugweiten der von ENGLUND (1993) untersuchten Käfer ergaben ebenfalls keine leptokurtisch abfallende Kurve. ENGLUND führt dies aber weniger auf das besondere Nahrungssuchverhalten der Käfer, sondern auf die ungleichmäßige Verteilung der Sträucher zurück.

Fazit

Je nach Struktur und Nahrungsangebot eines Bestandes werden auch von nicht spezialisierten Insekten Futterflüge über größere Entfernungen unternommen. Dabei wird Pollen über mehrere hundert Meter effektiv transportiert. Prinzipiell wird die nächststehende lukrative Nahrungsquelle aufgesucht. Motten und Schmetterlinge zeigen indes ein davon abweichendes Nahrungssuchverhalten. Die tatsächlichen Pollentransportweiten können durch ein Carry-over von Pollen die Flugweiten der Bestäuber ein Vielfaches übertreffen.

2.9 Selbststerilität

Das vorige Kapitel zeigt, daß Selbstbestäubung durch Auto- oder Geitonogamie eine häufige Erscheinung bei vielblütigen Pflanzen ist. Unter Selbststerilität versteht man die Selektion gegen Eigenpollen durch präzygotale Inkompatibilitätsmechanismen und/oder postzygotale Inzuchtdepression. Sind diese wirksam, gewährleisten sie eine hohe, selbst wenn ein großer Teil der bestäubenden Pollen Eigenpollen waren. Die weibliche Blüte hat keinen Einfluß darauf, welcher und wieviel Pollen auf ihrer Narbe deponiert wird. Durch die Mechanismen der Inkompatibilität und Inzuchtdepression wird aber zwischen den deponierten Pollen eine Auswahl getroffen (CHARNOV 1979, SNOW 1994, STEPHENSON und WINSOR 1986). BAWA (1974) führt die Existenz von Inkompatibilitätsmechanismen bei zoophilen Pflanzen auf den großen Anteil an Selbstbestäubung durch Geitonogamie zurück. Vollständige Selbststerilität ist mit Entstehung aller Nachkommen aus Fremdbefruchtung verbunden. Entweder wird eine Befruchtung durch Eigenpollen verhindert (Inkompatibilität) oder aus Selbstbefruchtung entstandene Nachkommen verfügen über eine verminderte Viabilität (Inzuchtdepression) und werden verstärkt selektiert. Eine Fremdbefruchtungsrate von 100 % ist unter genetischen Aspekten ein anzustrebendes Ziel. Trotzdem verfügen die wenigsten blühenden Pflanzen über

vollständig wirksame Mechanismen der Inkompatibilität oder Inzuchtdepression und dadurch wird eine Reproduktion über Selbstbefruchtung ermöglicht (CRAWLEY 1997). Es stellt sich daher die Frage, warum sich vollständige Selbststerilität im Laufe der Evolution nicht bei allen Arten durchgesetzt hat. Vollständige Selbststerilität setzt für die Erzeugung von Nachkommen eine ausreichende Fremdbestäubung durch geeignete Pollenvektoren voraus. Faktoren wie ungünstige Wetterverhältnisse (s. Kap. 2.8.3.6), eine geringe Populationsdichte (s. Kap. 2.8.5.2), fehlende Pollinatoren bzw. starke interspezifische Konkurrenz um Pollinatoren (GILL 1989, JAY 1986, RATHKE und REAL 1993) etc. können dazu führen, daß geeignete Pollenvektoren für eine ausreichende Fremdbestäubung nicht zur Verfügung stehen. Bei einer Limitation von Fremdpollen stellt sich in Verbindung mit vollständiger Selbststerilität kein oder nur geringer Reproduktionserfolg ein und kann über einen längeren Zeitraum den Fortbestand einer Population oder der ganzen Art gefährden. Viele Arten in marginalen Umwelten sind daher in unterschiedlichen Graden selbstfertil und ermöglichen eine Reproduktion der Art über Selbstbefruchtung. Selbstfertilität wird deshalb von einigen Autoren als eine Art „Versicherung“ für den Fall einer Pollenlimitation gesehen (DARWIN 1862, HAGERUP 1951, LLOYD 1992, RATHKE und REAL 1993, RICK 1966, WHISLER und SNOW 1992, WYATT 1988). Ein weiterer Vorteil der Selbstfertilität ist ein erhöhter Fruchtansatz, da auch die selbstbefruchteten Blüten Samen ausbilden. Für die gleiche Menge an Früchten müssen weniger Blüten produziert werden und die Kosten der Reproduktion werden gesenkt (BAWA 1974).

Der Zustand unzureichender Fremdbefruchtung stellt sich in der Pflanzenwelt recht häufig ein: Nach BURD (1994) leiden von 258 Pflanzenarten 62 % zumindest zeitweise unter einer Pollenlimitation. PIGOTT und HUNTLEY (1981) beschreiben unzureichende Bestäubung bei der Winterlinde (s. Kap. 2.8.3.6), GUITAN (1993) bei der Heckenkirsche (*Prunus mahaleb*), MEDAN (1994) für *Frangula alnus*. Künstliche Bestäubung erhöhte den Fruchtansatz beim Tulpenbaum (*Liriodendron tulipifera*) um durchschnittlich das Sechsfache (HOUSTON und JOEHLIN 1989). Die zahlreichen Beispiele einer Pollenlimitation bei krautigen und in den Tropen und Subtropen beheimateter Pflanzen sollen hier nicht aufgeführt werden.

Viele Autoren betrachten eine über einen langen Zeitraum anhaltende Limitation an Fremdpollen als die evolutionäre Kraft, die bei vielen Arten zu einer Entwicklung von Selbststerilität zu Selbstfertilität geführt hat (ASHTON 1984, BARRETT 1988, BAWA 1974, BAWA et al. 1985, MURAWSKI und HAMRICK 1991, LINHART et al. 1987, USHIMARU und KIKUZAWA 1999, WHISLER und SNOW 1992).

Selbstfertilität ist bei hermaphroditen entomophilen Baumarten der temperierten nördlichen Hemisphäre z. B. bei dem Tulpenbaum (*Liriodendron tulipifera*), der Robinie (*Robinia pseudoacacia*), der Heckenkirsche (*Prunus mahaleb*) und den Gattungen *Aesculus* und *Sorbus* bekannt. Der Anteil der Selbstbefruchtung in den Nachkommen von *Liriodendron tulipifera* variiert nach BROTSCHOL et al. (1986) von 14 % bis 45 %. Bei der Robinie wurde die Selbstbefruchtungsrate in den Absaaten verschiedener Populationen auf bis zu 55 % geschätzt (SURLES et al. 1990). Bei *Prunus mahaleb* (*Rosaceae*) konnten GUITAN et al. (1993) eine Fruchtbildung nach Geitonogamie feststellen, die allerdings signifikant geringer als nach Fremdbefruchtung ausfiel. Tabellarisch sind in SEDGLEY und GRIFFIN (1989) die Paarungssysteme zahlreicher Gattungen aufgelistet und nach dieser sind die Gattungen *Aesculus* und *Sorbus* ebenfalls selbstfertil. SEDGLEY und GRIFFIN (1989) betonen, daß der Grad der Selbstfertilität innerhalb einer Gattung und innerhalb einer Art stark variieren kann.

Nach EISENHUT (1956) sind die Linden generell selbstfertil. ANDERSON (1976) bezeichnet die Winterlinde als begrenzt selbstfertil, die amerikanische Linde (*Tilia americana*) als weitgehend und die Sommerlinde als vollkommen selbststeril. Unter Ausschluß von Fremdpollen produzierten bei der Winterlinde 8 % der Blüten fertile Früchte (17 % nach freier Abblüte), bei der amerikanischen Linde 0,4 % (3 % nach freier Abblüte). Die Sommerlinde zeigte bei diesen Versuchen keinen Fruchtausatz und die ungeschützten Blüten entwickelten 3 % fertile Früchte. Eingehende Untersuchungen bezüglich der Selbstfertilität der Winterlinde haben PIGOTT und HUNTLEY (1981) unternommen. Sie kommen zu dem Schluß, daß die Winterlinde prinzipiell selbstfertil, der Grad der Selbstfertilität aber individuell sehr unterschiedlich ist.

Das Paarungssystem anderer Vertreter der Familie der *Tiliaceae*n reicht von vollständiger Selbstkompatibilität nach obligatorischer Selbstbestäubung bei den Jutearten *Corchorus capsularis* und *C. olitorius* (in FREE 1970) bis hin zu vollständiger Inkompatibilität bei der Baumart *Grewia occidentalis* (ZIETSMAN 1991). Ebenfalls vollständig selbstkompatibel ist die krautige *Tiliaceae* *Triumfetta semitriloba*. Fremdpollen erhöht den Fruchtausatz jedoch erheblich und läßt auf eine Pollenlimitation und/oder Inzuchtdepression schließen (COLLEVATTI et al. 1997). Ähnliches war auch bei den beiden Jutearten zu beobachten. Drei tropische *Tiliaceae*n der Gattung *Luehea* untersuchten HABER und FRANKIE (1982). Während sich *Luehea candida* als selbststeril erwies, zeigten *Luehea speciosa* und *Luehea seemannii* einen von Baum zu Baum unterschiedlichen Grad der Selbststerilität. Einige Bäume produzierten nach Selbstbestäubung so viel Fruchtausatz wie nach Fremdbestäubung, andere Individuen zeigten nach Selbstbestäubung kaum Fruchtausatz.

2.9.1 Inkompatibilitätsmechanismen

Wie eingangs in Kapitel 2.9 erwähnt, ist der Begriff Inkompatibilität für genetisch gesteuerte Mechanismen definiert, die eine Befruchtung der Eizelle durch Eigenpollen hemmen oder verhindern, also in präzygotalen Stadien wirksam werden. Mechanismen, die eine Reduktion der Viabilität aus Selbstbefruchtung entstandener Nachkommen bewirken, werden als (post-zygotale) Inzuchtdepression bezeichnet.

BARRETT (1988) bezeichnet die Inkompatibilität als den effektivsten Mechanismus, um eine Selbstbefruchtung bei hermaphroditen Pflanzen zu verhindern. Inkompatibilitätsmechanismen werden im allgemeinen durch einen oder wenige Inkompatibilitäts-Genort(e) mit vielen Allelen gesteuert (BARRETT 1988, HATTEMER et al. 1993, STEINER 1992), aber auch eine Kontrolle durch mehrere Genorte ist bekannt (GODLEY und SMITH 1981). Es ist dabei zu beachten, daß Inkompatibilitätsmechanismen nicht nur nach Selbstbestäubung wirksam werden, sondern gleiche Inkompatibilitätsallelen auch nach Fremdbestäubung zusammentreffen können. Die Wahrscheinlichkeit einer Kombination subletaler Allele ist jedoch nach Selbstbefruchtung größer als nach Fremdbefruchtung (STEINER 1992).

BAWA (1974) bezeichnet Pflanzen, deren Anteil befruchteter Eizellen (Embryonen) nach Selbstbefruchtung 20 % kleiner ist als nach Fremdbefruchtung, als selbststeril. Pflanzen mit einem relativ höheren Anteil befruchteter Embryonen nach Selbstbefruchtung sind dementsprechend selbstfertil. BAWA (1974) betont, daß diese Grenze von 20 % willkürlich gezogen wurde und bereits in dem zur Definition benutzten Fall die Selbststerilität nur partiell ist.

2.9.1.1 Sporophytische Inkompatibilität

Eine sporophytische Inkompatibilität wird durch Inkompatibilitätsallele der diploiden Exine des Pollens und der diploiden Narbenoberfläche kontrolliert. Bei einer sporophytischen Inkompatibilität wird eine Pollenkeimung auf der Oberfläche der Narbe verhindert, es kommt zu keinem oder nur minimalem Pollenschlauchwachstum (HEß 1983). Die sporophytische Inkompatibilität wird unterteilt in homomorphe und heteromorphe Inkompatibilität. Eine heteromorphe Inkompatibilität ist mit der Ausprägung verschiedener Blütenformen gekoppelt (Distylie oder Tristylye), wie dies bei den Primeln, Sauerklee oder beim Blutweiderich zu finden ist. Die Morphologie der Blüte ist bei der Linde einheitlich und daher käme nur eine homomorphe Inkompatibilität für die Linde in Betracht

Experimente zum Nachweis von Inkompatibilitätsmechanismen bei der Winterlinde haben PIGOTT und HUNTLEY (1981) durchgeführt. Dabei wurden die Stigmata von 13 Winterlinden mit Eigenpollen versehen. PIGOTT und HUNTLEY (1981) stellten dabei auf den Narben von

drei der 13 Bäume ein Ausbleiben der Keimung von Eigenpollen nach Selbstbestäubung fest. Bei fünf der übrigen Winterlinden war das Keimprozent des Eigenpollens niedriger, bei einem Baum gleich und in vier Fällen höher im Vergleich mit dem Keimprozent aus freier Bestäubung stammender Pollen. Im Mittel aller 13 Winterlinden lag der Anteil der Griffel mit nachgewiesenen Pollenschläuchen nach Selbstbestäubung mit 52 % signifikant niedriger als nach freier Bestäubung (66 %). Dabei wird der aus freier Bestäubung stammende Pollen sich sehr wahrscheinlich nicht nur aus Fremdpollen zusammengesetzt haben; es kann (oder muß) ein Anteil an Eigenpollen angenommen werden. Demnach wird das Ausmaß der sporophytischen Inkompatibilität in diesem Versuch eher unterschätzt.

Auch wenn die relativ kleine Zahl der untersuchten Narben pro Baum keine statistische Absicherung sporophytischer Inkompatibilität für den einzelnen Baum erlaubt und eine endgültige Sicherheit nur über Vererbungsanalysen zu erhalten wäre, zeichnet sich eine große individuelle Variation von Baum zu Baum ab. Insgesamt wurden von PIGOTT und HUNTLEY (1981) an den 13 Winterlinden 251 Narben bzw. Griffel untersucht.

2.9.1.2 Gametophytische Inkompatibilität

Im Gegensatz zur sporophytischen Inkompatibilität wird die gametophytische Inkompatibilität nicht durch die Inkompatibilitätsallele der diploiden Pollenexine, sondern des haploiden Mikrogametophyten und des diploiden Griffelgewebes kontrolliert (HEB 1983). Die Inkompatibilitätsreaktion setzt zu einem späteren Zeitpunkt ein. Es kommt nicht zu einer Beeinträchtigung der Pollenkeimung, sondern der Pollen beginnt mit der Ausbildung eines Pollenschlauches und dieser durchdringt die Narbenoberfläche. Erst beim Erreichen des Griffelgewebes kommt es bei einer entsprechenden Allelkombination zu einer Hemmung des Pollenschlauchwachstums. Dabei werden von kompatiblen Pollen am Ende des Pollenschlauches „Callose-Pfropfen“ gebildet, während bei einer Inkompatibilität das Ende des Pollenschlauches eine Art Verzweigung aufweist (STOTT 1972).

PIGOTT und HUNTLEY (1981) stellten bei den 13 untersuchten Winterlinden kein signifikant unterschiedliches Pollenschlauchwachstum in den Griffeln frei bestäubter und selbstbestäubter Blüten fest. An anderem Untersuchungsmaterial haben PIGOTT und HUNTLEY (1981) große Unterschiede in den Längen der Pollenschläuche in den Griffeln gefunden. Bei diesen Beobachtungen erwähnen sie nicht explizit, ob es sich dabei tatsächlich um Inkompatibilitätsmechanismen handelt oder ob die Pollen lediglich zu verschiedenen Zeitpunkten auf die Narbe gelangten und ein Wachstumsvorsprung Grund für die verschiedenen Pollenschlauchlängen gewesen ist. Aufschlußreicher ist ein ebenfalls von PIGOTT und HUNTLEY (1981) durchge-

fürter Laborversuch. Unter identischen Bedingungen wurde das Pollenschlauchwachstum am Blütenmaterial dreier verschiedener Winterlindenpopulationen gemessen. Die Blüten einer Population wurden mit Eigenpollen bestäubt, die der beiden anderen Populationen mit Fremdpollen. Die Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums betrug bei den fremdbefruchteten Blüten im Mittel 101 $\mu\text{m}/\text{h}$ bzw. 103 $\mu\text{m}/\text{h}$, bei den selbstbefruchteten Blüten 40 $\mu\text{m}/\text{h}$. Unter der Annahme, daß die Wachstumsunterschiede nicht auf Unterschiede zwischen den drei Populationen, sondern auf Effekte der Selbst- bzw. Fremdbestäubung beruhen, ist hier von einer gametophytischen Inkompatibilität auszugehen.

Fazit

Die Untersuchungen von PIGOTT und HUNTLEY (1981) zeigen die Existenz sporophytischer Inkompatibilität bei der Winterlinde. Diese variiert jedoch individuell sehr stark, bis hin zu völliger Selbstkompatibilität. Die Existenz gametophytischer Inkompatibilität kann bei der Winterlinde vermutet werden, ist aber nach den bisherigen Untersuchungen nicht gesichert. Eine sichere Unterscheidung ist erst durch Vererbungsanalysen möglich.

2.9.2 Inzuchtdepression

Wenn Inkompatibilitätsmechanismen Selbstbefruchtung nicht verhindern konnten, können Mechanismen der Inzuchtdepression greifen und eine Entwicklung aus Selbstbefruchtung hervorgegangener Nachkommen erschweren. Letale oder subletale rezessive Allele, meist an mehreren Fitness-Genorten, reduzieren die Viabilität der Nachkommen, wenn sie in homozygoter Form auftreten (CHARLESWORTH und CHARLESWORTH 1987, WRIGHT 1977). Ist eine Homozygotie dieser Allele über mehrere solcher Fitness-Genorte gegeben, ist der Rückgang der Viabilität nicht nur die Summe der subletalen Wirkung der einzelnen Fitness-Genorte, sondern sie wirken synergetisch (CHARLESWORTH et al. 1991). Eine Homozygotie dieser Fitness-Allele ist nicht nur bei den aus Selbstbefruchtung entstandenen Nachkommen möglich, sondern auch fremdbefruchtete Individuen können gleichermaßen unter Inzuchtdepression leiden. Die Wahrscheinlichkeit für Homozygotie an vielen Genorten steigt mit zunehmenden Inzuchtkoeffizienten. Dieser ist nach Selbstbefruchtung am höchsten, nach Paarung unter nicht verwandten Individuen am geringsten.

Viele Arbeiten befassen sich nur mit Inzuchtdepression in den ersten ontogenetischen Phasen nach Selbstbefruchtung. Bei vielen Pflanzen kommt es durch inzuchtdepressive Mechanismen im Stadium der Embryonalentwicklung zu verringertem Fruchtansatz (z. B. GUITAN 1993,

MORSE 1994, RATHKE und REAL 1993, ROBERTSON und MCNAIR 1994, STACY et al. 1996, STEPHENSON und WINSOR 1986, TYBIRK 1993). ECKERT und BARRETT (1994) sowie SURLS et al. (1989) haben Inzuchtdepression in Form geringerer Keimprozentate selbstbefruchteter Samen festgestellt.

Mehrere (in ihrer Blühbiologie der Linde sehr ähnliche) Eukalyptusarten zeigen Inzuchtdepression über einen langen Lebensabschnitt. In der Phase vom Fruchtausatz bis hin zum mehrjährigen Baum liegt die Viabilität selbstbefruchteter Nachkommen unter denen fremdbefruchteter (ELDRIDGE und GRIFFIN 1983, GRIFFIN und COTTERILL 1988, HARDNER und POTTS 1995, KENNINGTON und JAMES 1997). Inzuchtdepression kann auch noch während der Reproduktionsphase von bis dahin nicht selektierten Nachkommen auftreten. Inzuchtdepressive Pflanzen produzieren weniger Blüten und bilden weniger und kleinere Früchte aus (CARR und DUDASH 1995, HAUSER und LOESCHKE 1995, VAN TEUREN et al. 1993). Der Grad der Inzuchtdepressivität von Nachkommenschaften ist auch davon abhängig, ob die Eltern ihrerseits schon aus Verwandtschaftspaarung oder Selbstbefruchtung hervorgegangen sind. Je größer der Inzuchtkoeffizient der Eltern, umso größer auch der Grad der Homozygotie und infolgedessen die Inzuchtdepression ihrer Nachkommen. Dieser Effekt ist besonders ausgeprägt, wenn diese Nachkommen wiederum aus Selbstbefruchtung (fortgesetzte Selbstbefruchtung) entstanden sind (HAUSER und LOESCHKE 1995, KREBS und HANCOCK 1990, WOLFE 1993, VAN TEUREN et al. 1993).

Inzuchtdepression kann in den verschiedensten ontogenetischen Stadien und in unterschiedlichen Ausmaßen wirksam werden. Bei HOLSINGER und THOMSON (1994) ist Inzuchtdepression in Stadien der Embryonalentwicklung und der Keimung der Samen wirksam. In nachfolgenden Stadien weisen ingezüchtete Individuen keine verminderte Viabilität gegenüber fremdbefruchteten Individuen auf. Bei HAUSER und LOESCHKE (1995) war der Fruchtausatz selbstbefruchteter Blüten und das Gewicht der Samen mit denen fremdbefruchteter vergleichbar und Inzuchtdepression setzte erst später ein. Ebenfalls wird von Inzuchtdepressionen unterschiedlicher ontogenetischer Stadien berichtet, die in zeitlicher Abfolge voneinander getrennt sind (SCHEMSKE 1983, VAN TEUREN et al. 1993).

Die Stärke der Inzuchtdepression kann auch indirekt von der Dichte der Population beeinflusst werden. Nach STANTON et al. (1991) und KENNINGTON und JAMES (1997) ist die Selektion in dichten Populationen ausgeprägter, da hier ein größeres Artenspektrum an Insekten in höherer Abundanz angelockt wird, die zu einer erhöhten Fremdbefruchtungsrate der Blüten beitragen. Eine erhöhte mittlere Fremdbefruchtungsrate führt zu einem verstärkten Konkurrenzdruck gegen den geringen Anteil selbstbefruchteter Nachkommen. Ebenfalls steigern inter- und

intraspezifische Konkurrenz sowie physiologische Streßfaktoren die Wirkung von Inzuchtdepression (CARR und DUDASH 1995, DUDASH 1990, MARSHALL und ELLSTRAND 1988, SCHEMSKE 1983, VAN TEUREN et al. 1993).

Das Ausmaß von Inzuchtdepression ist des weiteren abhängig vom vorherrschenden Paarungssystem der Pflanzenart. Obligatorisch fremdbefruchtete Arten weisen stärkere Inzuchtdepressionsmechanismen auf als obligatorisch selbstbefruchtete Arten. Als grober Richtwert wird bei obligatorisch fremdbefruchteten Arten ein 50 %iger Viabilitätsnachteil selbstbefruchteter Nachkommen angegeben. Bei obligatorisch selbstbefruchteten Arten liegt der Viabilitätsnachteil dieser Nachkommen bei 25 % im Vergleich mit den aus Fremdbefruchtung entstandenen (CHARLESWORTH und CHARLESWORTH 1987, LANDE und SCHEMSKE 1985).

Hohlkörner können durch ausbleibende Befruchtung der Eizellen (Pollenlimitation, Inkompatibilitäten) oder durch gehemmte Entwicklung der Embryonen (z. B. durch Inzuchtdepression) gebildet werden. Häufig ist eine genaue Unterscheidung, auf welche der Ursachen die Bildung von Hohlkörnern genau zurückzuführen ist, schwierig (HATTEMER et al. 1993).

Mit Hilfe lichtmikroskopischer Untersuchungen haben PIGOTT und HUNTLEY (1981) den Fruchtansatz einer Winterlinde detailliert untersucht. In dem für England außergewöhnlich warmen Sommer 1976 produzierte diese Winterlinde 16 % fertile Früchte und in weiteren 20 % waren die Embryonen unvollständig entwickelt. Die restlichen 64 % wiesen verschrunpelte Eizellen auf, die auf eine nicht erfolgte Befruchtung hinweisen. Auf die Möglichkeit, daß diese 20 % unterentwickelten Samen auf die Existenz inzuchtdepressiver Mechanismen zurückzuführen sind, wird in der Arbeit von PIGOTT und HUNTLEY (1981) nicht explizit eingegangen, ihre Beobachtungen machen diese aber sehr wahrscheinlich.

Nach ROHMEDER (1972) sind im Durchschnitt langjähriger Samenprüfungen nur knapp 48 % der Samen der Winterlinde keimfähig. Als Normwert für Handelssaatgut wird für die Winterlinde jedoch 80 % Keimfähigkeit der Samen vorausgesetzt (ROHMEDER 1972). In einer jüngeren Arbeit von KLEIN (1992) wird von weitaus geringeren Anteilen keimfähiger Samen berichtet. Nach Angaben der hessischen Samendarre Wolfgang erwiesen sich im langjährigen Mittel nur 9 % bzw. 22 % der geernteten Samen zweier Winterlindenbestände als keimfähig. Bei eigenen Untersuchungen beerntete KLEIN (1992) 18 Winterlinden und überprüfte die Lebensfähigkeit optisch vital erscheinender Samen mittels des Tetrazoliumtests. Dabei zeigte sich, daß von diesen optisch vitalen Samen laut Tetrazoliumtest 15-89 %, im Mittel 56 %, nicht lebensfähig waren.

KLEIN (1992) erwägt die Möglichkeit, daß inzuchtdepressive Mechanismen bei der Winterlinde die Ursache für den von ihm beobachteten vorzeitigen Fruchtabort und den hohen Anteil nicht lebensfähiger Samen sein könnten. Über vorzeitige Fruchtabortion im großen Umfang wird ebenfalls von anderen Autoren berichtet (siehe dazu folgendes Kap. 2.10). Über 90 % der Früchte der Winterlinde enthalten einen, weniger als 10 % zwei Samen und nur vereinzelt werden drei Samen pro Frucht gebildet (EISENHUT 1957, PIGOTT und HUNTLEY 1981). Vielen fertilen Eizellen bleibt demnach eine Entwicklung zum Samen vorenthalten. Nach EISENHUT (1957) tritt nach der Befruchtung mehrerer Eizellen eines Ovariums ein starker Konkurrenzkampf um Platz und Nährstoffe ein, durch die eine Auslese eingeleitet wird. EISENHUT (1957) zieht nicht direkt eine Selektion durch Inzuchtdepression in Erwägung; da er aber die Linde als selbstfertil bezeichnet und Geitonogamie als die vorherrschende Bestäubungsart bei der Linde erachtet, ist die Existenz inzuchtdepressiver Mechanismen bei der Linde eine sehr plausible Schlußfolgerung aus seinen Beobachtungen.

Fazit

Mechanismen der Inzuchtdepression sind von sehr vielen Blütenpflanzen bekannt. Ein Inzuchtdepression kann verstärkte Selektion gegen aus Selbstbefruchtung entstandene Nachkommen in allen ontogenetischen Stadien von der Embryonalentwicklung bis hin zur erneuten Reproduktionsphase und in unterschiedlichster Intensität bewirken. Bei der Winterlinde kann aufgrund bisheriger Untersuchungen die Existenz von Inzuchtdepression zumindest für die Phasen der Embryonalentwicklung und der Keimung der Samen angenommen werden.

2.10 Reproduktionserfolg der Winterlinde

Nach DENGLER (1992) ist eine biologische Eigenschaft der Linde die reichliche Fruktifikation, der aber nur ein geringer Verjüngungserfolg gegenübersteht. Danach reproduziert sich die Linde überwiegend asexuell über Ausschläge am Stammfuß oder aus dem Stock. Über ein nicht unerhebliches Aufkommen an Naturverjüngung wird jedoch in anderen Arbeiten berichtet (HOCKER 1979, KLEIN 1992, PIGOTT und HUNTLEY 1981, VON BERLEPSCH 1979). KLEIN (1992) sieht eine natürliche Verjüngung der Winterlinde trotz der hohen Hohlkornanteile als gesichert an. Bei einer Produktion von 25 000 Samen (ca. 1 kg) einer Winterlinde würden die bei einem 80 %igen Verlust durch Hohlkörnern verbleibenden 5 000 Samen für Naturverjüngung ausreichen.

Auffallend ist bei der Winterlinde, daß weit mehr Blüten mit entwicklungsfähigen Samenanlagen produziert werden, als fertile Samen aus ihnen entstehen. Ein umfangreicher vorzeitiger

Abwurf unterentwickelter Früchte ist bei der Winterlinde die Regel (ANDERSON 1976, EISENHUT 1957, PIGOTT und HUNTLEY 1981). KLEIN (1992) berichtet von Winterlinden, bei denen zwei Monate nach der Blüte der komplette Fruchtanhang abgefallen war. In Untersuchungen von ANDERSON (1976) entwickelten sich bei der Winterlinde 17 %, bei der amerikanischen und der Sommerlinde 3 % der Blüten zu fertilen Früchten. Von den am Baum verbleibenden Früchten sind viele hohl oder weisen unterentwickelte Embryonen auf. Der Anteil der Früchte mit toten Samen kann unter Umständen bis zu 90 % erreichen (KLEIN 1992, PIGOTT und HUNTLEY 1981). Für die im Verhältnis zur Blütenproduktion geringe Ausbildung vitaler Samen werden von den Autoren verschiedene Gründe genannt:

Nach EISENHUT (1957) sind bei den Linden in der Regel alle zehn Samenanlagen eines Ovariums entwicklungsfähig. Bei PIGOTT und HUNTLEY (1981) variierte der durchschnittliche Anteil fertiler Eizellen unterschiedlicher Populationen von 23 bis 77 %. Eine sehr alte Winterlinde wies in ihren Untersuchungen vollständige Sterilität der Eizellen auf und die genannten Autoren sehen ebenso wie EISENHUT (1957) zunehmende Sterilität der Eizellen in Abhängigkeit von dem **Alter** eines Baumes gegeben. Letztgenannter Autor ermittelte den Hohlkornanteil einer 30-jährigen Winterlinde mit 37,4 %, einer 180-jährigen von 63,8 % und eine 250-jährige Winterlinde hatte 97,5 % hohle Früchte. Auch KLEIN (1992) führt die von ihm beobachtete vorzeitige Fruchtabortion sowie Hohlkornanteile u. a. auf die Seneszenz des betreffenden Baumes zurück.

EISENHUT (1957) und KLEIN (1992) machen neben der im Alter zunehmenden Sterilität der Eizellen auch die Unterversorgung an **Nährstoffen** für den geringen Reproduktionserfolg verantwortlich. Diese ist nach EISENHUT (1957) von der **Exposition** des Baumes und seiner Krone abhängig. In der Kronenspitze und in den südlich exponierten Kronenteilen von *Tilia corinthiaca* BOSC. konnte er den höchsten Anteil mehrsamiger Früchte und den geringsten Anteil hohler und toter Samen finden. PIGOTT und HUNTLEY (1981) stellten bei der Winterlinde in den südlich exponierten Kronenteilen den höchsten Fruchtansatz fest. KLEIN (1992) vermutet, daß physiologischer **Streß** durch Trockenheit und Bodenversauerung die Bildung von Hohlkörnern fördert, ohne dieses jedoch statistisch zu belegen.

PIGOTT und HUNTLEY (1981) führen den verhältnismäßig geringen Reproduktionserfolg der Winterlinde in den Randzonen an der nördlichen Grenze des natürlichen Verbreitungsgebietes der Winterlinde auf zu **kühle Sommer** zurück. Sie stellten eine Abhängigkeit der Pollenkeimung und des Pollenschlauchwachstums von der Lufttemperatur fest. Eine Keimung des Pollens erfordert Temperaturen von über 15 °C. Ein nennenswertes Wachstum des Pollenschlauches ist erst ab Temperaturen über 19 °C zu verzeichnen und steigert sich bei Temperaturen

um 24 °C deutlich. Nach PIGOTT und HUNTLEY (1981) ist mit einem Ausfall der Reproduktion zu rechnen, wenn während der Blühperiode im Juli die Lufttemperatur nur selten über 20 °C ansteigt. Die hohe Rate nicht befruchteter Eizellen im Nordwesten Englands führen sie auf die niedrigen Julitemperaturen in dieser Region zurück. Lufttemperaturen von über 20 °C über mehrere Stunden täglich werden auch für die Samenreife im August und September benötigt. PIGOTT (1981) konnte im kontinentaler geprägten Klima in Schweden und Finnland eine hohe Rate erfolgreich befruchteter Eizellen finden, da hier die Temperaturen während der Blüte der Winterlinde ausreichend hoch sind. Der Reifungsprozeß der Samen wurde aber durch den in dieser Region klimatisch bedingten starken Temperaturabfall ab Ende August gestoppt und es wurden keine fertilen Samen gebildet. Über einen Zeitraum von 25 Jahren produzierten Populationen im kälteren Norden Englands nur in drei überdurchschnittlich warmen Jahren geringe Mengen (max. 15 %) an fertilen Nachkommen; in den restlichen Jahren war kein fertiler Fruchtansatz zu verzeichnen (PIGOTT 1991). Im Süden Englands sind hingegen regelmäßig nennenswerte Fruchtansätze mit (für die Winterlinde) relativ geringen Hohlkornanteilen von 40 bis 95 % zu verzeichnen. Die durchschnittliche Tageshöchsttemperatur ist mit 18 °C in den Monaten Juli und August im Nordwesten Englands um 2 °C niedriger als im Süden Englands und ist nach PIGOTT und HUNTLEY (1981) die Ursache für den äußerst geringen sexuellen Reproduktionserfolg in dieser Region. Aber auch eine Pollenlimitation durch geringen Insektenflug bei widrigen **Witterungsverhältnissen** und **Inkompatibilitätsmechanismen** (s. Kap. 2.9.1) werden von PIGOTT und HUNTLEY (1981) als Gründe für eine unzureichende Befruchtung der Eizellen angegeben. Bei nasser und kühler Witterung variierte der Anteil bestäubter Stigmata von 23 bis 71 %; bei besserem Wetter blieben maximal 5 % der untersuchten Narben ohne Pollen. Ein zusätzlicher ungünstiger Einfluß regnerischen und kühlen Wetters kann die von PACINI und FRANCHI (1982) bei den Linden festgestellte vorzeitige Pollenkeimung innerhalb der Antheren sein. Bestäubung der Stigmata mit schon gekeimten Pollen bleibt erfolglos, es kommt zu keinem Pollenschlauchwachstum und infolgedessen zu keiner Befruchtung der Eizelle.

Fazit

Selbst unter günstigen klimatischen Bedingungen ist die Bildung viabler Nachkommen in Relation zu der Produktion von Blüten bei der Winterlinde gering. In kühlen Sommern ist oft ein kompletter Ausfall der sexuellen Reproduktion zu verzeichnen. Bei den bisherigen Untersuchungen werden die Schwerpunkte für die Begründung der relativ geringen Fruchtansätze und Keimprozente bei physiologischen und weniger bei genetischen Ursachen gesetzt.

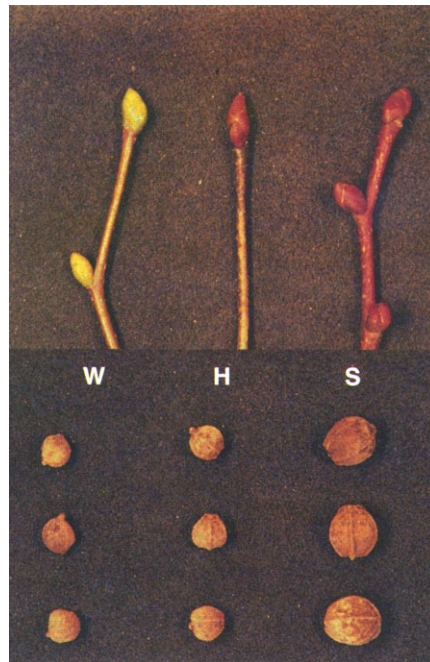
2.11 Hybridisierung von Winter- und Sommerlinde

Bereits im 19. Jh. berichten Botaniker (z. B. SPACH 1834, BAYER 1862, SIMONKAI 1888) über Hybridisierung der Sommerlinde (*Tilia platyphyllos*) und Winterlinde (*Tilia cordata*) zur Holländischen Linde (*Tilia x vulgaris*). Die Holländische Linde wird seit dem 17. Jahrhundert intensiv kultiviert und ist die am stärksten verbreitete Linde unter den Park- und Alleebäumen in Europa (PIGOTT 1991). Ein natürliches Vorkommen dieser Zwischenform in mitteleuropäischen Wäldern wird in vielen Abhandlungen beschrieben (u. a. BOINSKA und CHMIELEWSKA 1977, FROMM 1999, KEIPER 1916, PIGOTT 1969). Ferner weisen Pollenanalysen die Existenz dieser Arthybride schon in der Holstein-Warmzeit ca. 150.000 v. Chr. und 5500 v. Chr. nach (PIGOTT 1991). Es muß demnach von einer mehr oder weniger starken Vermischung von Sommer- und Winterlinde in den heutigen Beständen und somit von einem nicht nur artreinen Vorkommen dieser beiden Linden ausgegangen werden. Im praktischen Waldbau wird nicht immer zwischen den verschiedenen Lindenarten unterschieden, häufig ist nur von der „Linde“ die Rede. Eine Ursache dafür könnte die über lange Zeit untergeordnete Rolle der Linde im Waldbau sein, da sie dort meist nur als dienende Baumart Verwendung fand. Ein weiterer Grund ist sicherlich die selbst für geübte Beobachter anhand morphologischer Merkmale nur schwere Ansprache und Unterscheidung der Sommer-, Winter- und Holländischen Linde. Im unbelaubten Zustand und ohne Samenanhang ist dieses sogar weitestgehend unmöglich (SCHELLER 1972).

Sommer- und Winterlinde unterscheiden sich erheblich u. a. aufgrund ihrer Standortansprüche, ihrer Frost- und Trockenresistenz, ihres Wachstumsverhaltens, ihrer Holzeigenschaften sowie der Austriebs- und Blühtermine voneinander und decken deshalb im Waldbau verschiedene Einsatzbereiche ab. Bezüglich ihrer ökologischen Anforderungen gilt die Winterlinde gegenüber der Sommerlinde generell als anspruchsloser. Sie hat geringere Bedürfnisse an Licht und Boden und gilt als kältetoleranter sowie trockenresistenter. Durch den späteren Austrieb ist sie weniger durch Spätfrost gefährdet, auch soll der Jungwuchs der Winterlinde weniger unter Mäuseverbiß leiden. Die Winterlinde zeigt ein langsames Wachstum als die Sommerlinde und erreicht geringere Endhöhen. Allgemein besitzt die Winterlinde bessere waldbauliche Eignung für den Einsatz als Mischbaumart und, da sie im Vergleich zur Sommerlinde ein schwereres, dichteres und härteres Holz besitzt, ist sie auch auf dem Holzmarkt stärker gefragt (EISENHUT 1957, NAMVAR und SPETHMANN 1986, RÜHL 1968, SDW 1991).

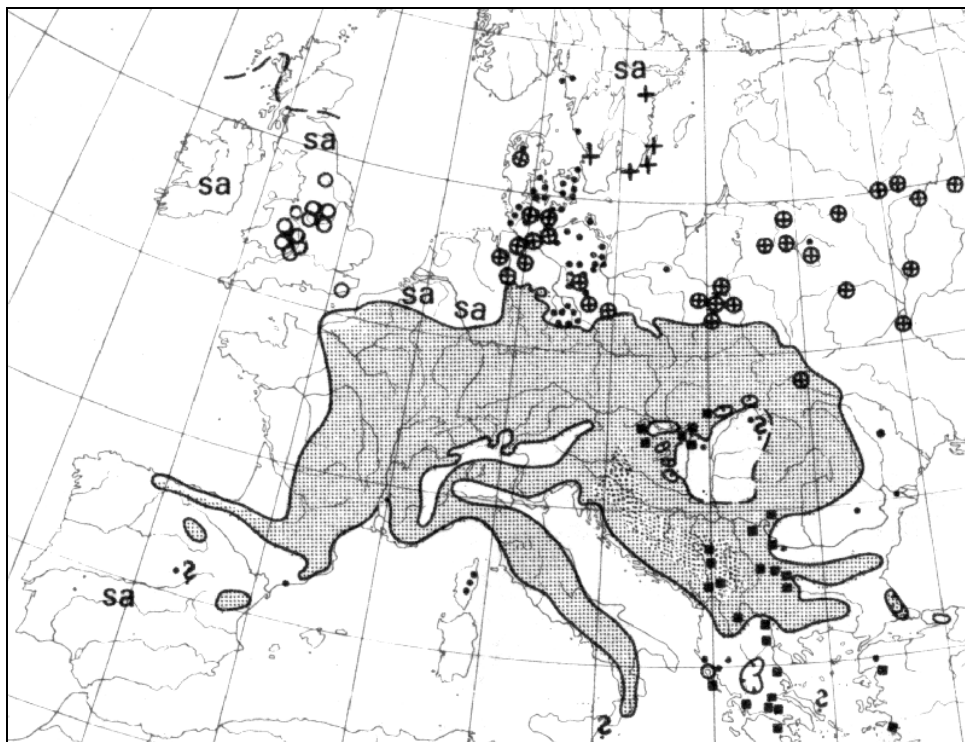
Die Holländische Linde liegt bezüglich der meisten morphologischen Merkmale zwischen denen der Sommer- und der Winterlinde (FROMM 1999, PIGOTT 1969 und 1991). Selbst der Pollen der Hybride zeigt eine intermediäre Morphologie (ANDREW 1971).

Abb. 2.2 Knospen und Früchte von Winterlinde (W), Hybride (H) und Sommerlinde (S) (FROMM 1999).



Winter- und Sommerlinde haben ein über weite Teile Europas überschneidendes Verbreitungsgebiet. Die Sommerlinde dringt im Vergleich zur Winterlinde nicht so weit in den Norden, Westen und Osten vor (vgl. Abb. 2.3 mit Abb. 2.1 auf S. 5).

Abb. 2.3 Verbreitung der Sommerlinde (MEUSEL et al. 1978). sa = synantrop.



Auf Standorten, die den Ansprüchen beider Arten genügen, können Winter- und Sommerlinde im Bestand gemischt vorkommen. Bezüglich ihrer Blütenmorphologie sind die Lindenarten nicht klar von einander abgrenzbar und werden von den gleichen Insektengruppen besucht; ein interspezifischer Pollentransport durch Insekten ist möglich. Bei Untersuchungen in den USA konnte ANDERSON (1976) bei sich teilweise überschneidenden Blühperioden von *Tilia americana*, *Tilia platyphyllos* und *Tilia cordata* keine Bevorzugung der Insekten für eine bestimmte Lindenart feststellen. In Mitteleuropa sind die Blühperioden von Winter- und Sommerlinde zeitlich getrennt. Die Sommerlinde beginnt mit ihrer Blüte zwei bis drei Wochen früher als die Winterlinde (EISENHUT 1957, FROMM 1999, PIGOTT 1969). Die Hybride (Holländische Linde) liegt mit ihrer Blühperiode zwischen denen der Winter- und Sommerlinde oder deckt sich mit der Blüte der Sommerlinde (PIGOTT 1991). Eine spontane Hybridisierung zeigt, daß diese zeitliche Trennung nicht immer ausreicht, um zwischenartlichen Genfluß zu verhindern.

Über die Fertilität der Hybride gibt es unterschiedliche Angaben. SCHELLER (1972) beobachtete bei allen von ihm untersuchten Arthybriden einen trotz ausgiebiger Blüte sehr schwachen Samenansatz mit gleichzeitig stark erhöhtem Hohlkornanteil. NAMVAR und SPETHMANN (1986) berichten von vollständiger Unfruchtbarkeit der Holländischen Linde. Nach PIGOTT (1969, 1991) sind viele Hybriden fertil und der Jungwuchs zeigt eine Rekombination und Segregation der elterlichen Merkmale. Über mögliche Paarungen der Holländischen Linde mit Winter- oder Sommerlinde ist bislang nichts bekannt.

3 Material und Methoden

3.1 Der Versuchsbestand

Als typische Nebenbaumart kommt die Linde weitgehend nur in Mischungsanteilen unter 5 % vor. In den Bestandesbüchern werden aber erst Bäume ab einem Mischungsanteil von 5 % ausgewiesen. Die Existenz einer Winterlindenpopulation ist deshalb oft nicht dokumentiert und erschwert ein Auffinden derselben.

Um die Zielsetzungen dieses Forschungsvorhabens nicht von vornherein auszuschließen, sollte die Lindenpopulation folgenden Kriterien genügen:

- Der Bestand muß die Fruktifikationsreife erreicht haben.
- Die Linden müssen vorherrschend oder wenigstens mitherrschend sein, da sie sonst nicht fruktifizieren und für vorliegenden genetische Untersuchungen ausscheiden.
- In dem Bestand sollten neben den Winterlinden möglichst keine Sommer- bzw. Hybridlinden vorkommen.
- Um eine Vollaufnahme zu ermöglichen, wäre eine Größe der Winterlindenpopulation von nicht mehr als 100 Individuen wünschenswert.
- Der Bestand sollte von anderen Lindenvorkommen isoliert sein, um einen Eintrag von Fremdpollen ausschließen zu können.
- Voraussetzung für populationsgenetische Vergleiche zwischen Winterlinden mit starkem bzw. geringem Paarungskontakt ist eine Winterlindenpopulation mit hoher bzw. teilweise geringer Dichte in verschiedenen Teilen des Bestandes.
- Ein Auftreten der Winterlinden in wechselnder physischer Bestandesstruktur würde eine Quantifizierung der Transportweiten effektiven Pollens durch tierische Vektoren ermöglichen, wenn die genetische Struktur der Altbäume (etwa durch Fehlen genetischer Variation) dieses nicht von vornherein ausschließt.

Nach dreimonatiger Suche wurde im Genossenschaftsforst Schwiegershausen (bei Osterode/Harz) ein Bestand entdeckt, der alle oben genannten Kriterien weitgehend erfüllt.

In diesem 40,2 ha großen Bestand befinden sich neben der Hauptbaumart Buche (Anteil ca. 90 %) und diversen anderen Baumarten 138 Winterlinden und drei Winter-/Sommerlinden-Hybriden (*Tilia x vulgaris*). Ein Bereich, der nach den Bestandesbüchern überwiegend aus

Pflanzung hervorgegangen ist, weist 45 Winterlinden auf, die nur vereinzelt von Buchen durchsetzt sind. Diese Teilpopulation kann als Lindenreinbestand angesehen werden. In einer weniger starken Konzentration befinden sich in einem anderem Teil des Bestandes ca. 25 Winterlinden. Des weiteren bietet der Versuchsbestand Schwiegershausen die Möglichkeit, gruppenweise, locker verteilte und isoliert stehende Linden in die Untersuchungen mit einzu-beziehen (s. Abb. 3.5 auf S. 58).

In den Bestandesbüchern wird nur der oben genannte Bereich als Pflanzung erwähnt, die übrigen Winterlinden der Population Schwiegershausen sind vermutlich aus Naturverjüngung entstanden. Die uneinheitliche Verteilung im Bestand und heterogene Altersstruktur deuten darauf hin. Durch die genetische Inventur der Altbäume konnte bei sechs ca. 150-200 Jahre alten Linden der Ursprung aus Stockausschlag oder Wurzelbrut nachgewiesen werden (s. Kap. 4.2); zumindest für diese sechs Winterlinden ist eine Entstehung aus Naturverjüngung wahrscheinlich.

Der Versuchsbestand ist, auf einer Kuppe liegend (150-250 m ü. NN), weiträumig von Feldmark umgeben und ein Eintrag von Fremdpollen anderer Lindenpopulationen kann weitgehend ausgeschlossen werden. In Entfernungen von 300-1000 m vom Versuchsbestand befinden sich in der Feldmark lediglich vier Winterlinden, die als potentielle Paarungspartner mit einbezogen werden müssen. Diese Solitäräume stellen eine interessante Erweiterung dar, weil das Reproduktionssystem der in der Feldmark isoliert stehenden Linden mit denen im Bestand verglichen werden kann.

3.2 Materialgewinnung

3.2.1 Gewinnung von Samenstichproben

Eine Analyse verschiedener Aspekte des Reproduktionssystems verlangt eine Ernte der Nachkommen direkt vom Baum, da dadurch die Nachkommen dem Samenerler eindeutig zugeordnet werden können. Eine Zuordnung der Nachkommen zum Samenerler ist z. B. bei der Bestimmung von Pollenvektoren, von Selbstbefruchtungsanteilen und die Analyse des Vererbungsmodus von Isoenzymen notwendig.

Mit der Stangenschere konnten Äste bis zu einer Höhe von ca. neun Metern erreicht werden. Da die Mehrzahl der Linden ein Alter von weit über 100 Jahren mit den entsprechenden Baumhöhen aufwiesen, konnten nur tief beastete Rand- und Einzelbäume mit Hilfe der Stangenschere beerntet werden. Im Oktober 1995 wurden folgenden, vor der Beerntung mit Nummern markierten, Linden Samen gewonnen:

Nr. 0, 1, 2, 4, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 20, 28, 29, 33, 36, 38, 57, 59, 60, 61, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 69a, 71, 72, 73, 92, 114, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, F1, F2, F3 und F4 (F steht für Feldmark).

Die restlichen Bäume wurden mit einer Schrotflinte (4 mm-Schrot) Ende Oktober bis Mitte November 1995 beerntet. Dieses Verfahren erwies sich selbst bei über 30 m hohen Linden als praktikabel. Der um den 10.11.95 beginnende Laubfall erleichterte die Arbeit erheblich und der von Baum zu Baum sehr stark variierende Samenansatz wurde deutlich sichtbar. Blütenbildung und ein entsprechender Samenansatz erfolgt lediglich in den ausreichend mit Licht versorgten Teilen der Krone. Mitherrschende Linden zeigen oftmals nur einen spärlichen, vorherrschende hingegen üppigen Samenansatz. Folgende Linden konnten nicht beerntet werden, da diese entweder keine oder nur sehr geringe Samenbildung aufwiesen:

Nr. 31, 41, 53, 63, 70, 96, 102, 103, 110, 127, 131.

Für die Keimungsversuche wurden größere Mengen Samen benötigt. Da für die Keimungsversuche auch Nachkommenschaften aus einer dicht stehenden Gruppe Linden verwendet und auf die Beerntung von Randbäume verzichtet werden sollte, kam für die Probenahme nur eine Besteigung der ca. 25 m hohen Linden mit einer Zapfenpflückerausrüstung in Frage. Um die tausend Samen wurden auf diese Weise von den Linden 42 und 82 geworben.

Abb. 3.1 Werbung von Nachkommenschaften aus den Kronen von ca. 150-jährigen Winterlinden durch Herrn Dr. Leinemann.



3.2.2 Gewinnung von Blattmaterial

Für die genetische Inventur des Altbestandes wurden im Frühjahr vor dem Austrieb von allen Linden Zweige geworben. Bis auf wenige Ausnahmen konnte auf den Einsatz der Schrotflinte verzichtet werden, da die Linde zur Bildung von Wasserreisern und zu Wurzelausschlag neigt. Die Zweige wurden in Klimakammern zum Austreiben gebracht und das für Laboruntersuchungen benötigte junge Blattmaterial umgehend analysiert oder mit flüssigem Stickstoff schockgefroren und bei -80 °C gelagert.

3.3 Untersuchtes Material

Für die genetische Inventur des Altbestandes wurde zunächst Blattmaterial aller 141 Altbäume elektrophoretisch untersucht. Um die Auswahl der Linden einzugrenzen, von denen größere Nachkommenschaften untersucht werden sollten, wurden zu Beginn je zehn Samen von den 130 Bäumen untersucht, von denen Nachkommen geworben werden konnten. Auswahlkriterien waren neben der genetischen Struktur des Altbaumes auch dessen Lage im Bestand. In die engere Auswahl kamen 49 Winterlinden, von denen mindestens 20 bis maximal 180

Nachkommen untersucht wurden. Insgesamt beläuft sich der Umfang der in dieser Arbeit genetisch inventierten Samen auf über 4800. Im Zuge der Bestäubungsversuche wurden 76 Samen und bei den Keimungsversuchen 87 Jungpflanzen untersucht.

Hybridisierung

Für die Etablierung einer Artunterscheidung über Isoenzymgenmarker sind neben den Altbäumen des Versuchsbestandes Schwiegershausen 91 Winterlinden, 67 Sommerlinden und 10 Hybriden genetisch inventiert worden. Das Knospenmaterial wurde mir von der Bayerischen Landesanstalt für Forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf, der FVA Freiburg und der FVA Rheinland-Pfalz zur Verfügung gestellt.

3.4 Kartierung des Versuchsbestandes

Eine konservative Methode in Form terrestrischer Vermessungsarbeiten mit Maßband, Bussole, Theodolit etc. kam für die Winterlindenpopulation in Schwiegershausen nicht in Betracht, da:

- der 40,2 ha große Versuchsbestand Ausmaße von ca. 600 x 1000 m besitzt und die maximalen Abstände zwischen den Linden sehr groß sein können.
- die 141 Linden über insgesamt 40,2 ha, teilweise stark verstreut, in Mischung mit anderen Baumarten stehen.
- der Bestand topographisch uneinheitlich ist und terrestrische Vermessungsarbeiten erschwert.
- die Anzahl der Linden mit 141 Individuen zu groß ist, um alle Abstände der Linden voneinander zu bestimmen.

Diese Bedingungen schließen eine Vermessung mit oben genannten Methoden entweder von vornherein aus oder wären nicht nur zu arbeitsintensiv gewesen, sondern auch mit einer nicht einzukalkulierenden Ungenauigkeit der so gewonnenen Daten verbunden gewesen.

Während ca. zwei Wochen im Jahr hebt sich die Linde durch ihre intensive und alle Populationsmitglieder umfassende Blüte deutlich in Form weißlich erscheinender Kronen von den übrigen Baumarten ab. Aufgrund dieses Sachverhaltes wurde die Idee entwickelt, diese Besonderheit mittels Luftbildaufnahmen festzuhalten, die Luftbildaufnahmen zu digitalisieren und mit Hilfe spezieller Computerprogramme auszuwerten.

Mit Hilfe zweier technischer Angestellten des Instituts für Forstgenetik und der Leihgabe eines Theodoliten des Instituts für Forsteinrichtung der Universität Göttingen wurden rund um den Versuchsbestand alle 50 Meter Vermessungspunkte gesetzt. Die Verbindungslinien zwischen den Punkten weisen einen Winkel von 180° oder 90° zueinander auf und ergeben somit ein Gitternetz über den Versuchsbestand. Diese Vermessungspunkte wurden mit weißen Eimern und roten Röhren auf einer Fläche von ca. einem m^2 markiert, um sie auf den Luftbildaufnahmen sichtbar zu machen.

Abb. 3.2 Ultraleichtflugzeug, welches für die Aufnahme der Luftbilder (im Rahmen einer genehmigten Dienstreise) benutzt wurde.



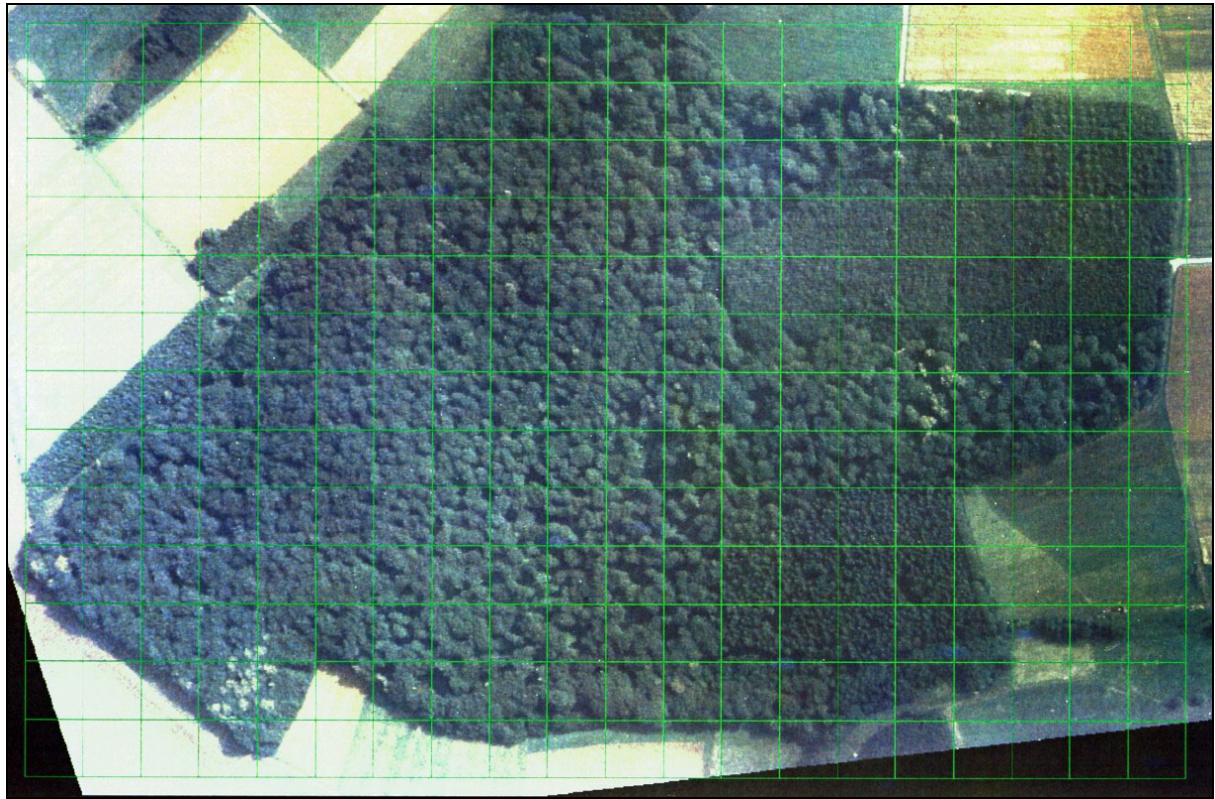
Der Bestand wurde während der Blühperiode der Linde mit einem zweisitzigen Ultraleichtflugzeug (s. o.) überflogen und aus einer Höhe von ca. 1800 m mit einer handelsüblichen Spiegelreflexkamera fotografiert. Das folgende Foto wurde für die weitere Verarbeitung und Auswertung ausgewählt.

Abb. 3.3 Zur weiteren Auswertung ausgewählte Luftbildaufnahme des Versuchbestandes Schwiegershausen; weiß abgesetzt die blühenden Kronen der Linden.



Die Auswertung der Luftbildaufnahmen mit Hilfe eines Großrechners und des Programms Erdas.imagine 8.2 erfolgte im Institut für Forsteinrichtung der Universität Göttingen. Über Erdas.imagine 8.2 wurde das Bild entzerrt und über die Vermessungspunkte ein 50x50 m Gitternetz gelegt (Abb. 3.4).

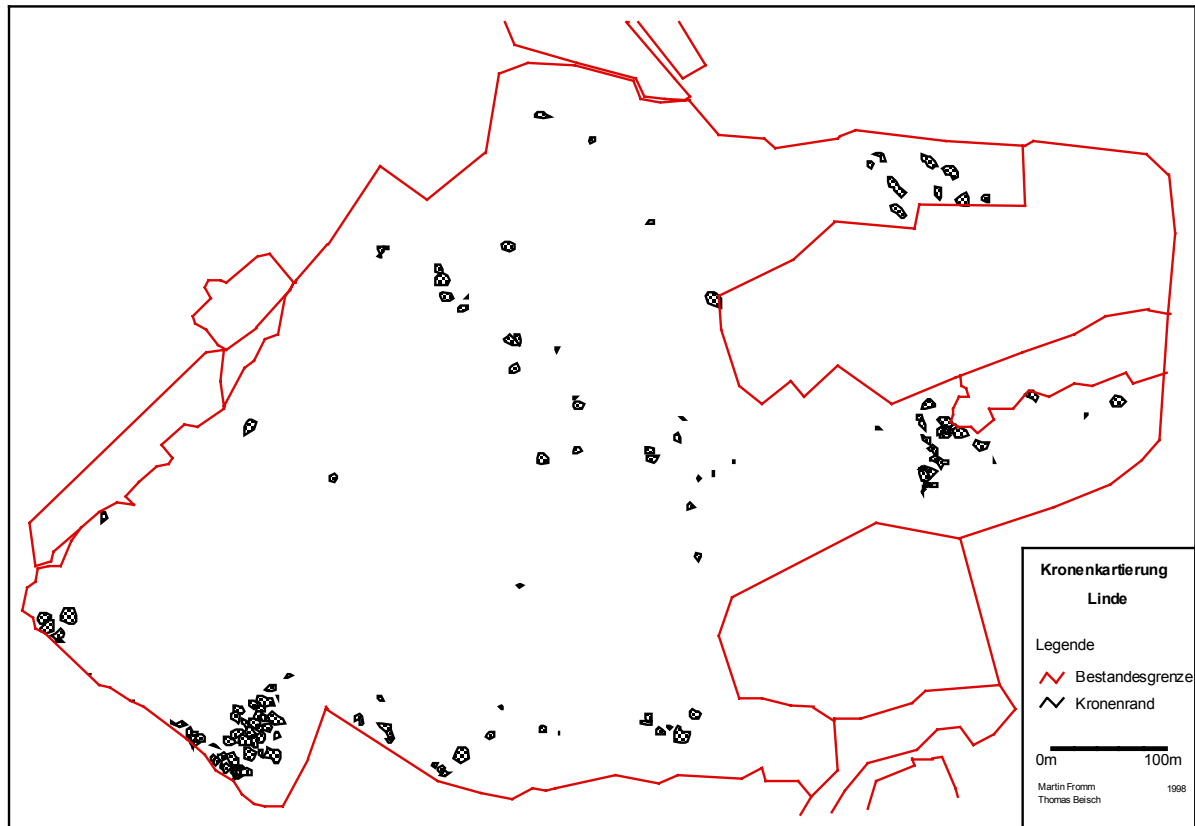
Abb. 3.4 Mit dem Programm Erdas.imagine 8.2 digitalisierte und entzerrte Luftbildaufnahme mit 50 x 50 m Gitternetz.



Der mit Erdas.imagine 8.2 berechnete Meßfehler bei den Vermessungsarbeiten beträgt weniger als einen Meter auf 50 m und ist damit für die Bestimmung von Pollentransportweiten mehr als akzeptabel. Auf der digitalen Karte kann nun per Mausklick die Entfernung zweier oder mehrerer Punkte (und damit auch zweier Linden) bestimmt werden bzw. aus der Datenbank eine Entfernungsmatrix generiert werden.

Zudem ermöglicht das Programm eine Berechnung des in der Blüte stehenden Kronenraums in m^2 und die Schätzung der Blühintensität bzw. des damit korrelierten Pollenbeitrags der einzelnen Linden (s. Kap. 3.9.2.4). Die letzte Stufe der Auswertung wird in Abb. 3.5 dokumentiert. Zu sehen sind die Umrisse des Versuchsbestandes und der blühenden Kronenflächen der Linden.

Abb. 3.5 Kronenkartierung der 137 Linden im Versuchsbestand Schwiegershausen. Die vier solitär in der Feldmark stehenden Linden befinden sich außerhalb dieser Karte.



Einen detaillierten Überblick mit Angabe der Baumnummern geben die am Ende der Arbeit beigefügten Karten 1 bis 3.

3.5 Isoenzyme als genetische Marker

Bei Anwendung der Elektrophoresetechnik der bislang am Institut für Forstgenetik zahlreich untersuchten Baumarten konnte für die Linde keine befriedigenden Ergebnisse erzielt werden. Erst eine ausgedehnte experimentelle Laborphase führte letztendlich zu den gewünschten Resultaten, die eine Routineuntersuchung des gesammelten Probenmaterials erlaubten.

Hilfreich war ein dreitägiges Praktikum bei Herrn Dr. Maurer an der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz in Trippstadt. Freundlicherweise stellte Dr. Maurer mir die bis dahin erarbeiteten Rezepturen zur Verfügung (s. a. MAURER und TABEL 1995c). Für einige Enzymsysteme war die Elektrophoresemethodik nur geringfügig zu verändern; für den überwiegenden Teil der Enzymsysteme mußte die Methodik jedoch stark modifiziert werden.

Die Linde stellt auch deshalb besondere Anforderungen an die Methodik, weil sie einen hexaploiden Chromosomensatz besitzt ($n = 41$). Dies hat zur Folge, daß bei den meisten Enzym-

systemen eine erhöhte Anzahl von Genloci aktiv sind. So hat das Enzymsystem PGM (Phosphoglucomutase) bei diploiden Pflanzen in der Regel zwei kontrollierende Genloci, bei der Linde hingegen vier, das Enzymsystem PGI (Phosphoglucose-Isomerase) drei statt zwei und so fort (s. Tab. 3.1). Die von diesen Genloci kontrollierten Zonen der Zymogramme müssen gut voneinander getrennt sein, um eine sichere Interpretation der Enzymmuster zu gewährleisten.

In Tab. 3.1 sind alle getesteten Enzymsysteme aufgeführt. Fett gedruckt sind die Systeme, die letztendlich für die genetische Inventur der Altbäume und Nachkommen verwendet wurden. Bei einigen Systemen ließen sich trotz umfangreicher Versuchsreihen keine befriedigenden Ergebnisse erzielen. Es wurden neben den aufgeführten Trennsystemen auch weitreichende Versuche mit den Trennsystemen Tris-Citrat und Poulik durchgeführt. In der Tab. 3.1 sind nur die Trennsysteme aufgeführt, die nach meinem Befinden die besten Ergebnisse für die jeweiligen Enzymsysteme geliefert haben. Bei den Systemen mit verbesserungswürdiger Methodik sind teilweise gute, aber nicht konstante Ergebnisse erzielt worden. Bei den Enzymsystemen 6-PGDH und GOT ließen sich überlappende Zonen nicht trennen; bei ACO und ADH wurden gute Ergebnisse bei der Verwendung von Blattmaterial erzielt, in den Samen war die Enzymaktivität hingegen sehr schwach.

Tab. 3.1 Untersuchte Enzymsysteme bei Linde. Die fett gedruckten Enzymsysteme wurden für die genetische Inventur der Altbäume und Nachkommen verwendet. Trennsysteme: Ashton, Histidin-Citrat (H.-C.) und Tris-Histidin (T.-H.).

Enzymsystem (E.C.-Nr.)	Abkürzung	Trennsystem	Stand der Methodik	Anzahl Genloci	Isoenzymvariation
Aconitase (E.C. 4.2.1.3)	ACO	Ashton	gut	mind. 2	hoch
Aminopeptidasen (E.C. 3.4.11.1)	AP	Ashton/H.-C.	gut	4	hoch
Alkohol-Dehydrogenase (E.C. 1.1.1.1)	ADH		gut	2	gering
Esterase (E.C. 3.1.1.1)	EST	Ashton	schlecht		
Formiat-Dehydrogenase (E.C. 1.2.1.2)	FDH	Ashton	gut	1	gering
Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase (E.C. 1.1.1.49)	G-6-PGDH	T.-H.	verbess. w.	mind.1	mittel
Glutamat-Dehydrogenase (E.C. 1.4.1.3.)	GDH	T.-H.	verbess. w.	mind.1	gering
Glutathion-Reduktase (E.C. 1.6.4.2)	GRD	T.-H.	verbess. w.	mind.1	gering
Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (E.C. 2.6.1.1)	GOT	Ashton	gut	2	mittel
Isocitrat-Dehydrogenase (E.C. 1.1.1.42)	IDH	H.-C.	gut	1	gering
Malic-Enzym (E.C. 1.1.1.40)	ME	H.-C.	verbess. w.	2	gering
Malat-Dehydrogenase (E.C. 1.1.1.37)	MDH	H.-C.	gut	4	gering
Menadion-Reduktase (E.C. 1.6.99.2)	MNR	H.-C.	gut	1	gering
NADH-Dehydrogenase (E.C. 1.6.99.3)	NDH		verbess. w.	2	gering
Phosphoglucose-Isomerase (E.C. 5.3.1.9)	PGI	Ashton	gut	3	hoch
Phosphoglucomutase (E.C. 2.7.5.1)	PGM	Ashton	gut	4	hoch
Saure Phosphatase (E.C. 3.1.3.2)	SAP		schlecht		
Shikimat-Dehydrogenase (E.C. 1.1.1.25)	SKDH	H.-C.	gut	2	hoch
6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (E.C. 1.1.1.44)	6-PGDH	H.-C.	gut	mind. 2	mittel

Samen zeigten mit Ausnahme von ACO, ADH und SKDH eine höhere Enzymaktivität als Blattmaterial. Eine Enzymextraktion aus Samen erwies sich als unproblematisch. Die Blätter der Winter- und Sommerlinde hingegen enthalten viele Lipide, Saccharide und Phenole, die eine Extraktion der Enzyme aus diesem Gewebe erschwerten oder gar verhinderten. Auch der Einsatz von Mercaptoethanol im Extraktionspuffer brachte nicht den gewünschten Erfolg. Generell konnte bei den Blättern/Knospen der Sommerlinde bei gleicher Extraktionsmethode

eine höhere Enzymkonzentration als bei der Winterlinde festgestellt werden. Frisches Blattmaterial zeigte eine höhere Enzymaktivität als tiefgefrorenes Material. Waren frisch ausgetriebene Blätter verfügbar, wurden diese bevorzugt für die Elektrophorese verwendet. Allgemein zeigten die Blattproben der einzelnen Bäume im selben ontogenetischen Stadium große individuelle Unterschiede von Lipid-, Saccharid- und Phenolgehalten. Die Blätter bzw. Knospen von Jungpflanzen (aus den Keimungsversuchen) zeigten durchweg eine schlechtere Enzymaktivität und noch höhere Gehalte an Inhaltsstoffen. Die Zonen PGM-A und -B konnten nicht ausgewertet werden und bei den meisten Enzymsystemen war eine Interpretation der Zymogramme schwierig.

Bei der Bearbeitung der Proben wurde eine möglichst hohe Enzymkonzentration des Extraktes angestrebt. Deshalb wurde genau die Menge an Extraktionspuffer hinzugegeben, die ausreichte, um die Chromotographiepapierblättchen zu sättigen.

Für Blätter, Samen und sich kurz vor dem Austreiben befindliche Knospen wurde ein einheitlicher Extraktionspuffer verwendet:

Extraktionspuffer

H ₂ O bidest	10 ml
Tris	97 mg
Saccharose	1 g
PVP 15	300 mg
EDTA	15 mg
BSA	10 mg
DTT	30 mg
Mit HCl auf pH 7,5 titrieren	

Tab. 3.2 Zusammensetzung der Stärkegele und Laufbedingungen der im Routineverfahren verwendeten Trennsysteme.

Elektrodenpuffer	Stärkegel	Laufbedingungen	Enzymsysteme
Ashton pH 8,1	Ashton pH 8,1 mit 10 % E.-Puffer 10 % Stärke 2,5 % Urea 0,03 % EDTA	40 mA, 17 h oder 80 mA, 6 h	FDH LAP PGM PGI
Histidin-Citrat pH 6,2	Histidin-Maleat pH 6,2 G.-Puffer : bidest 1:3 10,7 % Stärke 2,7 % Urea 0,07 % EDTA 4 % Saccharose	40 mA, 17 h max. 250 V oder 80 mA, 6 h	MDH MNR IDH SKDH
Histidin-Citrat pH 6,7	Histidin-Maleat pH 6,2 G.-Puffer : bidest 1:7 10,7 % Stärke 2,7 % Urea 0,07 % EDTA 4 % Saccharose	30 mA, 17 h max. 250 V oder 70 mA, 6 h	LAP ACO

Alle Stärkegele wurden in der Mikrowelle gekocht.

Ist keine Artbestimmung, sondern allein die Untersuchung von Winterlindenmaterial vorgesehen, kann auf die Enzymsysteme IDH und ACO verzichtet werden, da diese bei der Winterlinde keine auswertbare Variation zeigen. Somit kann beim Histidin-Citrat-Gel pH 6,2 das Enzymsystem IDH ohne Weiteres durch LAP ersetzt werden und für die Untersuchung der übrigen Enzymsysteme werden nur zwei Stärkegele benötigt.

Zum Anfärben der Enzyme wurden folgende Färbelösungen verwendet:

Tab. 3.3 Zusammensetzung der Färbelösungen bei Extraktion aus Samengewebe. Bei Extraktion aus Blattgewebe sind die Substratmengen nach Bedarf zu erhöhen.

Enzym system	Vorpuffer (70 ml)	Substrat/Enzym	Koenzym	Farbstoff	Elektronen transport	Metall- ionen
AAP	Tris-Maleat pH 6.0	L-Alanin-β-Naphtylamide 80 mg		Fast Black K 30 mg		
FDH	Tris-HCl pH 7.0	Na-Formiat 1 g	NAD 20 mg	MTT 20 mg	PMS 3 mg	
LAP	Tris-Maleat pH 5.4	L-Leucin-β-Naphtylamide 40 mg		Fast Black K 20 mg		
MDH	Tris-HCl pH 8.0	L-Malic.acid. Na-salt	NAD 16 mg	MTT 15 mg	PMS 2 mg	MgCl ₂ 100 mg
MNR	Tris-HCl pH 8.0	Menadion 75 mg	NADH 30 mg	MTT 15 mg		
PGI	Tris-HCl pH 8.0	Fructose-6-Phosphat 25 mg + Glucose-6-Phosphat- dehydrogenase 20 Units	NADP 30 mg	MTT 15 mg	PMS 2 mg	MgCl ₂ 100 mg
PGM	Tris-HCl pH 8.0	a-D-Glucose-1-Phosphat 100 mg + Glucose-6-Phosphat- dehydrogenase 20 Units	NADP 30 mg	MTT 15 mg	PMS 2 mg	MgCl ₂ 100 mg
SKDH	Tris-HCl pH 8.5	Shikimisäure 80 mg	NADP 30 mg	MTT 15 mg	PMS 2 mg	

3.6 Datenanalyse

Die Berechnung der genetischen Variationsparameter erfolgte mit dem Programm GSED von GILLET (1994). Darüber hinausreichende Auswertungen und Berechnungen (z. B. lineare Regressionsanalysen) wurden mit dem Tabellenkalkulationsprogramm MS EXCEL 7.0 durchgeführt.

3.6.1 Statistische Prüfung

Falls nicht anders angegeben, wird in dieser Arbeit für alle Tests zweier Stichproben die konventionelle Methode des Pearson'schen goodness-of-fit-Test angewendet (Chi²-Test). Er prüft auf der Basis der Chi²-Verteilung die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die betrachteten Stichproben einer gemeinsamen Grundgesamtheit entstammen.

Die Prüfgröße bezeichnet bei den statistischen Testverfahren die Diskrepanz zwischen dem Modell (Verteilungsfunktion der Chi²-Verteilung) und der Beobachtung (Stichprobe).

$$X^2 = \sum_i \frac{(x_i - E(x_i))^2}{E(x_i)}$$

Unter der Bedingung, daß weniger als 20 % der Erwartungswerte kleiner als 5 und keiner der Erwartungswerte kleiner als 1 ist, ist die Approximation der Beobachtung mittels der Prüfgröße an die Chi²-Verteilung hinreichend genau (HARTUNG 1989).

Insbesondere für Verteilungen mit geringeren Häufigkeiten wird alternativ zum Chi²-Test der Likelihood-ratio-Test (auch G-Test genannt) verwendet. Als Prüfgröße G wird die doppelte, über alle Merkmalsausprägungen gebildete Summe aus der Beobachtung multipliziert mit der Differenz zwischen dem Logarithmus der Beobachtung und dem Logarithmus des Erwartungswertes verwendet.

$$G = 2 * \sum_i x_i * (\ln x_i - \ln E(x_i))$$

Im Folgenden ist ein Signifikanzniveau mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % mit *, von 1 % mit ** und von 0,1 % mit *** gekennzeichnet. Unterscheiden sich zwei Verteilungen nicht signifikant, wird dies nicht explizit erwähnt.

3.6.2 Genetische Parameter

3.6.2.1 Variationsparameter

Diversität v

Die Diversität v (GREGORIUS 1978, 1987; ROUTLEDGE 1979) nimmt eine Bewertung der auftretenden Merkmalsausprägungen nach ihrer Häufigkeit vor. Diese Bewertung ist über den Index a gesteuert. Für a = 0 beschreibt die Diversität die Vielfalt, d. h. alle auftretenden Typen

$$v_a = \left[\sum_{i=1}^n p_i^a \right]^{\frac{1}{1-a}}, 0 < a \neq 1$$

eines Merkmals, während für $a \rightarrow \infty$ die Diversität gegen $v_\infty = p_{\max}^{-1}$, den Kehrwert der größten Typhäufigkeit, strebt. Die Steigung der für $a \rightarrow \infty$ monoton fallenden Funktion der Diversität wird mit zunehmender Abweichung von der Gleichverteilung größer.

Heterozygotie H

Die Heterozygotie ist ein Parameter, der aus der genotypischen Struktur abgeleitet wird. Er beschreibt als **Heterozygotenanteil H_a** die Anzahl von Individuen, welche an einem Genort k verschiedene Allele tragen (HATTEMER et al. 1993).

$$H_a = \sum_i \sum_j P_{ij}^{(k)}, i \neq j$$

Der **Heterozygotiegrad** beschreibt den Anteil heterozygoter Genorte eines Individuums. Liegen für n Individuen genetische Informationen an k Genorten vollständig vor, dann stellt deren mittlerer Heterozygotiegrad den Mittelwert der Heterozygotenanteile dar.

$$H = \frac{1}{m} * \sum_{k=1}^m f_{ij}^{(k)}, \quad f_{ij} = \begin{cases} 0 & \text{wenn } i=j \\ 1 & \text{wenn } i \neq j \end{cases}$$

Hypothetisch gametische Multilocus-Diversität v_{gam}

Unter Berücksichtigung der Häufigkeiten der auftretenden Merkmalsausprägungen an den untersuchten Genorten beschreibt die hypothetisch-gametische Multilocus-Diversität die Anzahl der Multilocus-Genotypen, die maximal in der nächsten Generation aus dem vorhandenen Genvorrat gebildet werden können.

3.6.2.2 Differenzierung von Populationen

Die bislang erwähnten Parameter dienen der Beschreibung einzelner Merkmalsverteilungen. Sie wurden aus den relativen Häufigkeiten einer Verteilung (Vielfalt, Diversität) oder der Abfolge relativer Häufigkeiten in einer Verteilung abgeleitet. Mit dem Parameter der Differenzierung werden verschiedene Verteilungen hinsichtlich der sie differenzierenden Informationen verglichen. Als Abstandsmaß wird der Abstand d_0 verwendet, dessen Eigenschaften kurz dargestellt werden sollen.

Genetischer Abstand d_0

Der d_0 -Abstand mißt die absolute Differenz zwischen den relativen Typhäufigkeiten zweier Verteilungen (GREGORIUS 1974). Durch die Verwendung relativer Häufigkeiten ist der d_0 -Abstand auf den reellen Wertebereich zwischen Null und eins begrenzt. Damit erreicht der d_0 -Abstand dann sein Maximum ($d_0 = 1$), wenn die betrachteten Deme (z. B. Population, effektive Pollenwolken) keine der Merkmalsausprägungen gemeinsam haben. Er wird null, wenn beide Deme in der Anzahl der Typen und in ihren relativen Häufigkeiten übereinstimmen. Der d_0 -Abstand nimmt damit reelle, nichtnegative Werte an.

Die genetische Differenzierung D_j

Die Differenzierung ist ein Maß für den Unterschied zwischen mindestens zwei Verteilungen und baut auf dem d_0 -Abstand auf. Werden mehr als zwei Verteilungen verglichen, so werden $n-1$ Verteilungen

$$D_j = \frac{1}{2} * \sum_{i=1}^{n_k} |p_i^{(j)} - \overline{p_i^{(j)}}|$$

des Kollektivs als Komplement der jeweils interessierenden Verteilung zusammengefaßt. Für die dargestellte allelische Differenzierung gibt $p_i^{(j)}$ die relative Häufigkeit des Allels i am k -ten Genort an, während $\overline{p_i^{(j)}}$ die relativen Allelhäufigkeiten im Komplement beschreibt. Innerhalb

des Komplements werden die Wahrscheinlichkeiten der Typen aus den über die Populationsgröße gewichteten Häufigkeiten bestimmt (GREGORIUS 1985).

Die Gesamtdifferenzierung δ_T

Das Konzept der Differenzierung kann auch für die Messung der Variation innerhalb von Demen verwendet werden. Man betrachtet

$$\delta_T = \frac{N}{N-1} \left(1 - \sum_i p_i^2 \right)$$

die genetischen Abstände einer Einheit (Individuum, Pollen etc.) zu seinem Komplement (GREGORIUS 1987). Diese Komplement besteht aus allen anderen Einheiten des Dems (Population, Pollenwolke etc.), wobei N den Umfang des Dems bezeichnet. Ist N unendlich groß und geht $\frac{N}{N-1}$ gegen unendlich, stimmt δ_T mit der Diversität v überein. Die beiden Parameter unterscheiden sich nur, wenn der Umfang eines Dems endlich ist.

3.6.3 Vererbungsanalyse

Um die klassische und aufwendige Methode der Vererbungsanalyse über kontrollierte Kreuzungen zu umgehen, entwickelten GILLET (1997) und GILLET und HATTEMER (1989) Verfahren, bei dem mittels Samen einzelner Bäume aus freier Abblüte eine Überprüfung der genetischen Kontrolle des Merkmals möglich ist. Bei regulärer Segregation der Eizellen und zufälliger Fusion der Gameten gibt ein heterozygoter Samenelter die Allele i und j im Verhältnis 1:1 an seine Samen weiter. Werden die Isoenzymallele zudem kodominant exprimiert, gelten nach GILLET und HATTEMER (1989) folgende Beziehungen für die Genotyphäufigkeiten in der Nachkommenschaft:

$$N_{ii} + N_{jj} = N_{ij} \quad \text{und} \quad N_{ij} = N_{ik}$$

Die statistische Prüfung dieser Beziehungen wurde von GILLET (1997) in Verbindung mit der Schätzung der Allelhäufigkeiten in der Pollenwolke präzisiert, wie im nächsten Abschnitt beschrieben.

3.6.4 Schätzung allelischer Häufigkeiten von Pollenwolken

Die allelische Struktur der Pollenwolke¹ eines Samenerlters über dessen Nachkommenschaft kann mit der Maximum-Likelihood-Methode von GILLET (1997) geschätzt werden. Betrachtet sei ein Genlocus mit Kodominanz als Genwirkungsmodus. Unter der Annahme von zufallsmäßiger Segregation der Allele unter den Eizellen eines heterozygoten Samenerlters, Zufallsfusion der Eizellen mit dem Pollen in der Pollenwolke sowie Abwesenheit von Selektion unter den Zygoten beträgt die Maximum-Likelihood-Schätzung der Allelhäufigkeiten in der Pollenwolke:

$$\hat{p}_i^\sigma = \frac{N_{ii} *}{N} * \frac{N_{ii} + N_{jj} + N_{ij}}{N_{ii} + N_{jj}}, \quad \hat{p}_j^\sigma = \frac{N_{jj} *}{N} * \frac{N_{ii} + N_{jj} + N_{ij}}{N_{ii} + N_{jj}} \quad \text{und} \quad \hat{p}_k^\sigma = \frac{N_{ik} + N_{jk}}{N}$$

N = Anzahl untersuchter Nachkommen

$\hat{p}_i^\sigma, \hat{p}_j^\sigma, \hat{p}_k^\sigma$ = Häufigkeit des Allels i, j und k in der Pollenwolke ($k \neq i, k \neq j$)

$N_{ii}, N_{jj}, N_{ij}, N_{ik}$ und N_{jk} = Anzahl der Homo- und Heterozygoten in der Nachkommenschaft,

worin k ein nicht in den Samenertern enthaltenes Allel bezeichnet

Diese Schätzung beschreibt diejenige Pollenwolke, welche die in den Samen des betrachteten Individuums auftretenden Genotyphäufigkeiten am besten erklärt. Hieraus lassen sich die erwarteten Häufigkeiten unter den Genotypen in den Samen berechnen als

$$N_{ii} = \frac{1}{2} N \hat{p}_i^\sigma, \quad N_{jj} = \frac{1}{2} N \hat{p}_j^\sigma, \quad N_{ij} = \frac{1}{2} N (\hat{p}_i^\sigma + \hat{p}_j^\sigma) \quad \text{und} \quad N_{ik} = N_{jk} = \frac{1}{2} N \hat{p}_k^\sigma$$

Eventuell vorhandene Abweichungen zwischen beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten werden mittels eines Anpassungstests (Chi²- bzw. G-Test) auf statistische Signifikanz überprüft. Ist die Abweichung signifikant, dann deutet dies auf das Nichtzutreffen mindestens einer der verwendeten Annahmen, einschließlich des Vererbungsmodus.

Wird hingegen auf die Annahme der regulären Segregation unter den Eizellen verzichtet, läßt sich nach GILLET (1997) eine gemeinsame Maximum-Likelihood-Schätzung für die Allelhäu-

¹ Mit der Terminologie „Pollenwolke“ soll nicht der Eindruck erweckt werden, daß es sich im bildlichen Sinne um eine windverfrachtete Wolke von Pollen handelt. Der Begriff steht allgemein für effektiv gewordene Pollen; gleich welcher Art des Pollentransportes ihnen vorausgegangen ist.

figkeiten unter den Eizellen und in der Pollenwolke als Lösung des folgenden Gleichungssystems analytisch ableiten:

$$\begin{aligned} N(\hat{p}_i^{\varrho} + \hat{p}_i^{\sigma}) &= 2N_{ii} + N_{ij} + N_{ik} \\ N(\hat{p}_i^{\varrho} - p_i^{\sigma}) &= N_{ik} + N_{ij} \frac{\hat{p}_i^{\varrho} \hat{p}_j^{\sigma} - p_j^{\varrho} p_i^{\sigma}}{\hat{p}_i^{\varrho} \hat{p}_j^{\sigma} + p_j^{\varrho} p_i^{\sigma}} \\ N(\hat{p}_i^{\sigma} + \hat{p}_j^{\sigma}) &= N_{ii} + N_{ij} + N_{jj} \\ Np_k^{\sigma} &= N_{ik} + N_{jk} \end{aligned}$$

$\hat{p}_i^{\varrho}, \hat{p}_j^{\varrho}$ = Häufigkeit des Allels i, j unter den Eizellen ($i \neq j$)

$\hat{p}_i^{\sigma}, \hat{p}_j^{\sigma}, \hat{p}_k^{\sigma}$ = Häufigkeit des Allels i, j und k in der Pollenwolke ($k \neq i, k \neq j$)

Aufgrund der Komplexität in der Darstellung der analytischen Lösung soll hier nur auf die entsprechende Formel in GILLET (1997) verwiesen werden. Wiederum ergeben sich aus den gemeinsam geschätzten Allelhäufigkeiten in den Eizellen und der Pollenwolke die erwarteten Genotyphäufigkeiten in den Nachkommen als:

$$\begin{aligned} N_{ii} &= N\hat{p}_i^{\varrho} \hat{p}_i^{\sigma}, \quad N_{jj} = N\hat{p}_j^{\varrho} \hat{p}_j^{\sigma}, \quad N_{ij} = N(\hat{p}_i^{\varrho} \hat{p}_j^{\sigma} + \hat{p}_j^{\varrho} \hat{p}_i^{\sigma}), \\ N_{ik} &= N\hat{p}_i^{\varrho} \hat{p}_k^{\sigma} \quad \text{und} \quad N_{jk} = N\hat{p}_j^{\varrho} \hat{p}_k^{\sigma} \end{aligned}$$

Mit Hilfe eines Anpassungstests der beobachteten an die erwarteten Genotyphäufigkeiten wird das Zutreffen aller verwendeten Annahmen, einschließlich des Vererbungsmodus, zugleich getestet. Eine signifikante Abweichung deutet auf das Nichtzutreffen mindestens einer der Annahmen hin.

3.7 Bestäubungsversuche

Für die Durchführung der Bestäubungsversuche wurden die Randbäume Nr. 56, 64 und 65 ausgewählt. Die tief herabhängenden Äste ermöglichten eine Behandlung der Blüten in sechs Meter Höhe von einer Leiter aus.

Abb. 3.6 Durchführung der Bestäubungsversuche am Beispiel der Winterlinde Nr. 54.



Eine Versuchsreihe setzt sich aus neun verschiedenen Behandlungen der Blüten zusammen und wurde auf jeden dieser drei Bäume angewendet.

Blütentragende Äste der drei Winterlinden wurden im Sommer 1995 wie folgt behandelt:

1. Tüte + unbehandelt
2. Tüte + emaskuliert
3. Tüte + emaskuliert + künstliche Bestäubung
4. Nylon + unbehandelt
5. Nylon + emaskuliert
6. Nylon + emaskuliert + künstliche Bestäubung
7. Frei + unbehandelt
8. Frei + emaskuliert
9. Frei + emaskuliert + künstliche Bestäubung

Das Überstreifen spezieller Tüten über den Ast isoliert die Blüten und unterbindet eine Bestäubung, sowohl durch Wind als auch durch Insekten. Die Verwendung von Nylongewebe, welches auf einer Drahtose aufgespannt war, schließt auf der einen Seite Insekten als Pollenvektoren aus, ermöglicht auf der anderen Seite aber eine Windbestäubung. Bei einer weiteren Versuchsreihe „frei“ werden keine Bestäubungsbarrieren eingesetzt und sowohl Wind- als auch Insektenbestäubung sind möglich. Die Emaskulation erfolgte durch die Entfernung sämt-

licher Antheren einer Blüte. Auf diese Weise wird eine Bestäubung innerhalb ein und derselben Blüte und/oder zwischen benachbarten Blüten ausgeschlossen. Eine künstliche Bestäubung soll vergleichend die Effektivität oben genannter Pollenvektoren bestimmen.

Problematisch war das Ab- und Überstreifen der Tüten bzw. der Nylonkäfige, da in dieser Phase eine ungewollte Bestäubung nicht auszuschließen war, Insekten in diese gelangen und Beschädigungen am Versuchszweig und/oder am Material auftreten konnten. Zur Reduzierung dieser Risiken wurden die frisch entfalteten Blüten nur jeden zweiten Tag emaskuliert bzw. künstlich bestäubt. Ein möglicher Transport von Pollen durch Erschütterung wird angenommen.

Für die künstliche Bestäubung wurden Blüten unterschiedlicher Entwicklungsstadien anderer Winterlinden entnommen und gebündelt. Mit diesen Bündeln wurden die rezeptiven Narben des Versuchsbaumes betupft. Als Spenderbäume fungierten die Winterlinden Nr. 36, 62, 58, 69 und 72.

3.8 Keimungsversuche

Über die Keimungsversuche sollten die Auswirkungen von Selbst- und Fremdbefruchtung auf die Nachkommen untersucht werden.

Ein weiteres Ziel dieser Versuche ist die Beobachtung von Viabilitätsauslese im Entwicklungsstadium vom Samen bis zur Jungpflanze. Dazu werden eingelagerte Samen der gleichen Stichprobe und die mehrjährigen Jungpflanzen untersucht und deren genetische Strukturen verglichen. Falls über diesen Vergleich der Nachkommenschaften eine Abnahme homozygoter Genotypen festgestellt werden kann, könnte zusammen mit Hilfe der Ergebnisse der Bestäubungsversuche eruiert werden, in welchem ontogenetischen Stadium die zu vermutende Inzucht wirksam wird.

Die Keimbeete wurden im Herbst 1995 angelegt. Zwei in der Feldmark isoliert stehende Winterlinden (Nr. F1 u. F3) wurden unter der Annahme beerntet, daß sie nur eingeschränkten Paarungskontakt zu anderen Winterlinden haben und ihre Nachkommen einen entsprechend hohen Selbstbefruchtungsanteil aufweisen. Vergleichend dazu wurden die Winterlinden Nr. 42 u. 82 aus dem Teil des Versuchsbestandes beerntet, der als Lindenreinbestand bezeichnet werden kann. Hier stehen über 45 Linden auf engstem Raum, was eine hohe Fremdbefruchtungsrate erwarten läßt. Nach ROHMEDE (1972) kann die bei der Winterlinde mögliche Keimhemmung durch eine Grünernte der Samen teilweise ausgeschaltet werden. Unter diesem Aspekt wurde mit der Beerntung der Bäume bereits im September 1995 begonnen. Die

Bäume F1 und F2 wurden mit der Stangenschere und die Bäume 42 und 82 durch Besteigung mittels Steigeisen beerntet. Von jedem Baum wurden ca. 1000 Samen gewonnen.

Ein Keimbeet wurde im Versuchsbestand, also vor Ort, das andere im Gewächshaus angelegt. Die jeweils 200 Samen keimten im Gewächshaus in Styroporschachteln, welche mit speziell zubereiteter Pflanzenerde (sog. Einheitserde) gefüllt und regelmäßig gewässert wurden. Während der frostfreien Monate standen diese auf geschützten Freiflächen zwischen den Gewächshäusern. Im Versuchsbestand wurde in dem lindenreichen Bereich eine Fläche von vier m² von Laub befreit und mit einem Zaun vor Wildverbiß geschützt. Zur Bekämpfung von Mäusen wurde Giftweizen auf die Fläche ausgebracht. Sameneinflug wird durch eine oberseitige Bespannung mit einem engmaschigen Kunststoffnetz verhindert. Abgesehen von der regelmäßigen Reinigung des Kunststoffnetzes von Laub blieb dieses Keimbeet sich selbst überlassen.

3.9 Bestimmung von Polleneltern

Ohne die Zuordnung von Polleneltern zu ihren Nachkommen ist eine direkte Herleitung von Transportweiten effektiver Pollen über genetische Marker nicht möglich (s. a. Kap. 3.11). Ist ein ausreichend großer Anteil Polleneltern identifizierbar, können auch Selbstbefruchtungsraten mit hoher Genauigkeit bestimmt werden.

Die dafür erforderliche Abstammungsrekonstruktion von Nachkommen ist erst durch die Etablierung genetischer Marker möglich geworden. Prinzipiell könnte der aus der Humanmedizin bekannte Begriff der Vaterschaftsanalyse übernommen werden. Da kosexuelle Pflanzen sowohl als „Vater“ als auch als „Mutter“ fungieren können, wird statt „Vater“ die Bezeichnung „Polleneltern“ und für „Mutter“ die Bezeichnung „Sameneltern“ verwendet.

Für die Bestimmung von Polleneltern standen mehrere Verfahren zur Verfügung, die sich durch Art und Anzahl zu treffender Annahmen bzw. Simulationen unterscheiden. Zweck dieser Annahmen und Simulationen ist es, aus den gegebenen Daten einen höheren Informationsgehalt zu ziehen, d. h. den Anteil identifizierter (bzw. geschätzter) Polleneltern zu vergrößern. Allerdings birgt jede Annahme bzw. Simulation die Gefahr zusätzlicher Fehlerquellen.

3.9.1 Das eindeutige Ausschlußverfahren

Beim Ausschlußverfahren werden nur die Genotypstrukturen von Eltern und Nachkommen betrachtet. Vorausgesetzt wird eine Erfassung der Genotypstrukturen aller potentiellen Pol-

leneltern, Segregation der Gameten (auch ungleichmäßige) und die Isolation der Population vor Pollenmigration von außen. Weitere Annahmen werden nicht gemacht.

Die Nachkommen der Lindenpopulation Schwiegershausen wurden einzelbaumweise beerntet, die Identität des Samenelterns ist somit bekannt und nur die Bestimmung des Pollenelterns ist von Interesse.

Durch den Vergleich genetischer Strukturen werden von allen potentiellen Polleneltern diejenigen ausgeschlossen, die aufgrund ihrer Genotypstruktur keinen Gameten erzeugen können, der bei Fusion mit den Eizellen des bekannten Samenelterns zur Bildung des betreffenden Nachkommens geführt haben könnte. Werden dabei alle bis auf einen Polleneltern ausgeschlossen, ist dieser als Polleneltern eindeutig bestimmt. Verbleiben mehr als ein Polleneltern, ist eine eindeutige Bestimmung nicht möglich.

Über Isoenzymanalysen sind in der Regel Polleneltern nur zu einem geringen Prozentsatz eindeutig bestimmbar bzw. der Anteil nicht auszuschließender Polleneltern ist groß. Die Höhe des Prozentsatzes der eindeutigen Zuordnung von Polleneltern zu den Nachkommen hängt von mehreren Faktoren ab (s. a. ADAMS 1992, CHAKRABORTY et al. 1988); und zwar steigt die Wahrscheinlichkeit einer eindeutigen Bestimmung von Polleneltern mit:

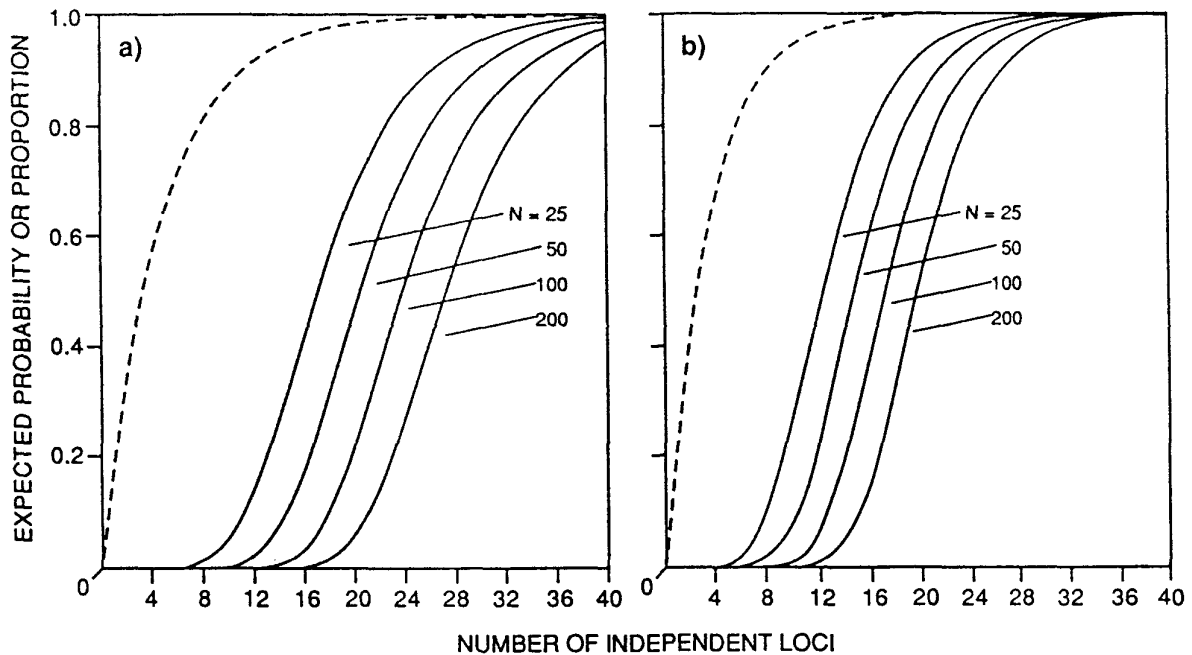
- der Anzahl untersuchter polymorpher Genorte
- der Anzahl (kodominanter) Allele
- und deren Gleichverteilung an den betrachteten Genorten (Diversität v , s. Kap. 3.6.2.2)

Die Wahrscheinlichkeit einer eindeutigen Bestimmung von Polleneltern sinkt mit:

- steigender Anzahl potentieller Polleneltern
- höherem Heterozygotiegrad von Sameneltern und Nachkommen
- Uniformität der Population (geringes δ_T , s. Kap 3.6.2.2)

Ist ein Polleneltern einziger Träger eines seltenen Allels (sog. Markerbaum) und ist dieses Allel in den Nachkommen nachweisbar, ist eine eindeutige Bestimmung anhand nur eines Genortes möglich. Falls dies nicht der Fall ist, könnten nach Berechnungen von ADAMS (1992) für 90 % der Nachkommen ein eindeutiger Polleneltern unter 25 potentiellen Polleneltern bestimmt werden, wenn 26 Genorte mit je zwei gleich häufigen Allelen ($v = 2$) zur Verfügung stünden. Der hohe Bedarf an polymorphen Genorten für eine befriedigende Bestimmung von Polleneltern über das eindeutige Ausschlußverfahren wird von ADAMS (1992) anhand einer Abbildung veranschaulicht, welche samt Beschriftung als Abb. 3.7 übernommen wurde (s. aber auch CHAKRABORTY et al. 1988).

Abb. 3.7 Expected exclusion probabilities when increasing numbers of independent loci (each with two codominant alleles in equal frequency) are employed in paternity analysis (dashed curves), and expected proportions of offspring with unambiguous paternity (solid curves) for varying numbers of possible parents ($N = 25-200$). Figure 1a applies when diploid genotypes of offspring are analyzed, and Fig. 1b when haploid pollen gametes of offspring can be identified (aus ADAMS 1992).



In der Praxis ist die Anzahl potentieller Polleneltern für eine Population meistens bedeutend höher und die Anzahl polymorpher, hochdiverser Genloci geringer. Ist die Anzahl der potentiellen Polleneltern unendlich groß oder nicht von allen ihr Genotyp bekannt, ist eine Bestimmung mit diesem Verfahren nicht möglich.

Bei einer genetischen Inventur von 2255 Nachkommen, 273 ♂ und 70 ♀ Individuen der diözischen *Chamaelirium luteum* (Liliaceae) an acht Genorten konnten CHAKRABORTY et al. (1988) nur in 57 Fällen (2,5 %) einen Pollenelter eindeutig bestimmen. Für jeden Nachkommen konnten im Durchschnitt lediglich 73 % der potentiellen Polleneltern ausgeschlossen werden. Bei 273 potentiellen Polleneltern bedeutet dies, daß im Mittel für jeden Nachkommen 74 Polleneltern in Betracht kommen. Dieses Ergebnis ist zur Bestimmung von Pollentransportweiten oder Selbstbefruchtungsraten nur in Einzelfällen nutzbar. Der Informationsgehalt und die Anzahl der von CHAKRABORTY et al. (1988) untersuchten Genorte entspricht in etwa dem anderer bisher isoenzymatisch untersuchter Pflanzenarten. Somit führt das Ausschlußverfahren bei den meisten Pflanzenarten nur in bescheidenem Umfang zu einer Identifizierung von Polleneltern. Der Vorteil des Ausschlußverfahrens ist, unter der Annahme einer fehler-

freien Datenerhebung, eine sichere Bestimmung der Polleneltern. Werden zwecks Eingrenzung des Kreises potentieller Polleneltern Annahmen und/oder Simulationen hinzugezogen, kann nur von einer Schätzung wahrscheinlicher Polleneltern gesprochen werden.

3.9.2 Schätzung wahrscheinlichster Polleneltern

Über das Ausschlußverfahren kann in der Regel also nur für einen Bruchteil der untersuchten Nachkommen ein eindeutiger Pollenelter bestimmt werden. Für die meisten Nachkommen kann zwar ein mehr oder weniger großer Anteil von Polleneltern ausgeschlossen werden, sobald aber mehr als ein Pollenelter in Betracht kommt, ist eine eindeutige Bestimmung nicht mehr möglich. Die folgenden Verfahren zur Schätzung wahrscheinlichster Polleneltern basieren letztendlich auf dem Ausschlußverfahren und daher steigt auch bei diesen Verfahren der Erfolg bei der Bestimmung von Polleneltern mit der Anzahl variabler Genorte. Deren Anzahl ist aber nicht beliebig zu steigern, daher die nachfolgend beschriebenen Methoden.

3.9.2.1 „Most-likely“-Methode

Eine Methode, auf der Basis der Ausschlußverfahrens den Kreis der verbliebenen Polleneltern weiter einzugrenzen, entwickelte MEAGHER (1986). Bei der „most-likely“-Methode wird für jeden Genort die Wahrscheinlichkeit eines bestimmten Pollenelters berechnet, Gameten zu produzieren, die zur Bildung des Multilocus-Genotyps eines Nachkommens eines bekannten Samenelters geführt haben könnte. Sind die Genorte nicht gekoppelt, werden die Wahrscheinlichkeiten multipliziert und das Ergebnis logarithmiert (\log_e). Dieser sogenannte LOD-score (log of likelihood ratios) des betrachteten Pollenelters wird ins Verhältnis zu den LOD-scores der restlichen potentiellen Polleneltern der Population gesetzt. Besitzt ein Pollenelter einen negativen LOD-score, ist er als Pollenelter weniger wahrscheinlich als ein zufällig gewählter potentieller Pollenelter. Ein LOD-score von Null bedeutet, daß die Wahrscheinlichkeit einer Pollenelterschaft des eines zufällig gewählten Pollenelters entspricht. Dementsprechend impliziert ein positiver LOD-score eine über dem Zufall liegende Wahrscheinlichkeit einer Pollenelterschaft. Erreicht ein Pollenelter den höchsten LOD-score aller potentiellen Polleneltern, wird er als wahrscheinlichster Pollenelter bestimmt. Teilen sich mehrere Polleneltern einen Höchstwert, ist keine Aussage möglich, der Nachkomme fällt für weitere Betrachtungen aus. Dabei wird angenommen, daß alle potentiellen Polleneltern den gleichen Paarungserfolg haben. Auch wird von gleichmäßiger Segregation der Gameten, gleicher Fertilität der Polleneltern und einer für alle Sameneltern einheitlichen Pollenwolke ausgegangen.

MEAGHER verwendete den später auch von CHAKRABORTY et al. (1988) genutzten Datensatz von *Chamaelirium luteum* (*Liliaceae*) (s. o.). Mit der most-likely Methode konnte für 575 der 2255 untersuchten Samen (25,5 %) ein Pollenelter bestimmt werden, da einzig für sie ein höchster LOD-score berechnet wurde.

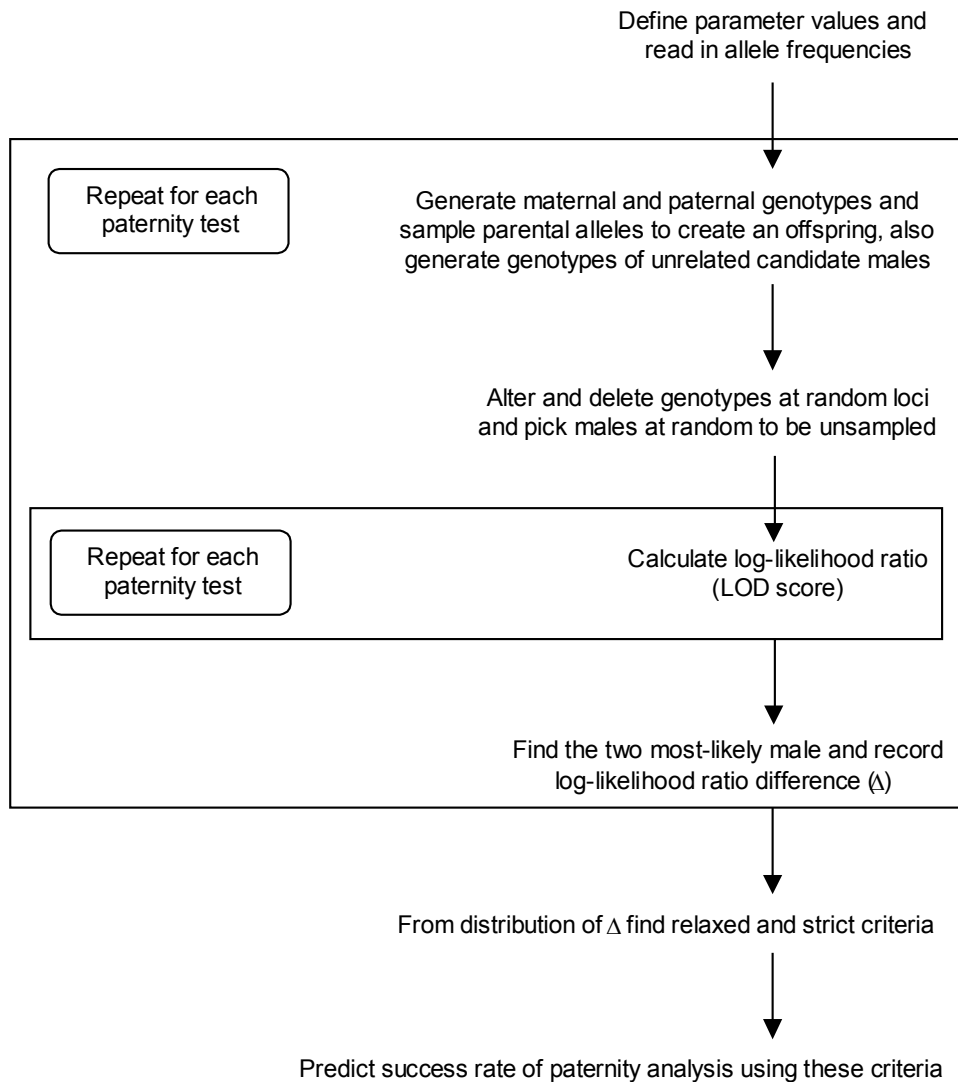
Ein ähnliches Verfahren stellt die „fractional paternity assignment“ von DEVLIN et al. (1988) dar. Die Wahrscheinlichkeit einer Pollenelternschaft wird in dieser Arbeit „transition probability“ genannt. Näheres ist bei Bedarf der angegebenen Literatur zu entnehmen.

3.9.2.2 CERVUS

Mit dem Ansatz von MEAGHER's „most-likely“-Methode entwickelten MARSHALL et al. (1998) ein Programm Namens CERVUS. Wie der Name andeutet, wurde dieses Programm mit den Daten einer mittels Mikrosatelliten genetisch inventierten Rotwildpopulation generiert, soll aber für alle Datensätze mit kodominanten Markern zu verwenden sein.

MEAGHER's Methode zur Berechnung von LOD-scores (3.9.2.1) wurde von MARSHALL et al. (1998) aufgenommen u. a. um folgende Merkmale erweitert: Das Programm kalkuliert die Möglichkeit fehlerhafter Datensätze (Tippfehler, Nullallele etc.) über die Eingabe einer fiktiven Fehlerquote mit ein. Es müssen nicht alle potentiellen Väter bekannt sein und über Monte-Carlo-Simulationen wird ein sogenannter Δ -Wert berechnet; nur wenn der wahrscheinlichste Vater einen um diesen Δ -Wert höheren LOD-score als der zweitwahrscheinlichste Vater besitzt, wird er als solcher angenommen. Sinn der Eingabe einer Irrtumshäufigkeit ist die Vermeidung nicht gerechtfertigter Ausschlüsse von Vätern aufgrund fehlerhafter Dateneingabe oder -erhebung. Die Anzahl und der Anteil der untersuchten Väter kann ebenso variiert werden wie das Signifikanzniveau bei der Berechnung des Δ -Wertes. Die Arbeitsweise von CERVUS wird von MARSHALL et al. (1998) wie folgt veranschaulicht:

Abb. 3.8 A flow chart illustrating the operation of the CERVUS program's simulation of paternity inference. Boxes indicate repeated loops. Simulation of paternity inference where mothers are unsampled is carried out in a parallel simulation (Abb. und Beschreibung aus MARSHALL et al. 1998).



Für viele Schritte in Abb. 3.8 werden Simulationen verwendet. Die Eingabe einer fiktiven Fehlerquote weicht die Stringenz des Ausschlußverfahrens auf. Es werden weniger Väter ausgeschlossen und damit sinkt die Wahrscheinlichkeit, daß der wahrscheinlichste Vater sich um den Δ -Wert vom zweitwahrscheinlichsten ausreichend absetzt, um als solcher bestimmt zu werden. Die Wahl eines niedrigen Signifikanzniveaus bei der Berechnung der LOD-scores (z. B. 80 %), welches gleichbedeutend mit einem kleineren Δ -Wert ist, erhöht den Anteil der so ermittelten Vaterschaften ebenso wie eine geringe Zahl potentieller und ein hoher Anteil bekannter potentieller Väter.

Unter Verwendung von drei Enzym- und neun Mikrosatellitengenorten konnten MARSHALL et al. (1998) für eine Rotwildpopulation (*Cervus elaphus*) mit ihrem Programm bei bekannter Mutter für 59,3 % bzw. für 28,9 % der Nachkommen einen Vater bestimmen (bei Signifikanzniveau des Δ -Wertes von 80 % bzw. 95 %). Dabei wurden 75 (65 %) potentielle Väter untersucht, 35 % blieben unbekannt. Die Fehlerquote wurde mit 1 % eingegeben.

Bei den Schätzungen der wahrscheinlichsten Polleneltern für die Lindenpopulation Schwiigershausen wurden in das Programm CERVUS die Genotypstrukturen aller potentiellen Polleneltern (141 Linden), der 54 Einzelbaumnachkommenschaften mit $n \geq 20$ (insgesamt 3863 Samen) und die der zugehörigen Samaneltern eingegeben. Es wurde angenommen, daß alle potentiellen Polleneltern bekannt sind. Als Eingangsparameter für die Fehlerquote wurden 0 % und 1 %, für das Signifikanzniveaus des Δ -Wertes 80 % und 95 % gewählt. Der Datensatz des Versuchsbestandes wurde somit in vier verschiedenen Kombinationen innerhalb des CERVUS-Programmes durchgerechnet; für die Simulationen sind jeweils 10.000 Zyklen verwendet worden.

3.9.2.3 „Paternity analysis“ nach ADAMS et al.

Einen neuen Weg schlugen ADAMS et al. (1992) ein, indem sie der Pollenelternbestimmung über die wahrscheinliche Gametenproduktion, in diesem Fall die Übergangswahrscheinlichkeit (transition probability) von DEVLINS et al. (1988), den Term Φ hinzufügten. Dieser Term Φ steht für eine *a priori*-Wahrscheinlichkeit der Pollenelternschaft, die nicht über genetische Parameter berechnet wird. In erster Linie sind Informationen über Blühtermin, Fertilität und Abstand der potentiellen Polleneltern zum Samanelter als geeignete Parameter für die Berechnung von Φ zu nennen.

Als Grundlage diente die, bereits im Rahmen einer anderen Arbeit erhobene, genetische Struktur von 285 Eukalypten (*Eucalyptus regnans*) einer zehnjährigen Samenplantage und 1679 ihrer Nachkommen. Dabei zeigten sieben der zehn untersuchten Genorte einen Majorpolymorphismus, drei einen Minorpolymorphismus. Mit diesen zehn Genorten generierten ADAMS et al. (1992) für acht Samaneltern dieser Samenplantage mit Monte-Carlo-Simulationen eine Nachkommenschaft von je 50 Samen. Mit Hilfe der Übergangswahrscheinlichkeit wurde für diese 400 simulierten Nachkommen eine Bestimmung der Polleneltern vorgenommen. Für 23 Nachkommen konnte ein wahrscheinlichster Pollenelter bestimmt werden und daraus wurde eine vorläufige mittlere Pollentransportweite berechnet, welche zusammen mit einer optisch ermittelten Fekundität der Eukalypten in die Formel für die Herleitung von Φ einging. Unter Einbeziehung von Φ und der Übergangswahrscheinlichkeit konnte, je nach Stringenz

der verschiedenen Annahmen, der Anteil wahrscheinlichster Polleneltern mindestens verdoppelt werden.

Der Argumentation von ADAMS et al. (1992) konnte nicht immer gefolgt werden bzw. kamen Zweifel an deren Plausibilität auf (z. B. Herleitung von Φ). Auch stand ein Anwendungsprogramm für die Herleitung wahrscheinlichster Polleneltern nach der Methode von ADAMS et al. nicht zur Verfügung. Eine eigene Programmierung hätte Umfang und Anspruch des Arbeitsrahmens gesprengt.

Der Ansatz, *a priori* die Wahrscheinlichkeit einer Pollenelterschaft z. B. über den Abstand vom Paarungspartner und Fertilität zu schätzen, ist mit Sicherheit einleuchtend; zumal die, u. a. von MEAGHER (1986) für seine „most-likely“-Methode gemachte Annahmen einheitlicher Fertilität der Polleneltern und der Existenz einer einheitlichen Pollenwolke nur in den seltensten Fällen gegeben ist. Viele Arbeiten haben gezeigt, daß eine einheitliche Pollenwolke eher die Ausnahme als die Regel darstellt. Bei dem leptokurtischen Verlauf der Kurven der Pollentransportweiten für entomophile Arten (s. Kap. 2.8.6) wäre besonders im vorliegenden Fall eine gleichmäßige Verteilung des Pollens über die gesamte Population auch nicht zu erwarten. Die Annahme gleicher Fertilität aller Polleneltern muß ebenfalls als zu stark vereinfacht angesehen werden, ist aber in der Praxis oft nur schwer zu überprüfen.

Wegen der oben geschilderten Problematik wurde das Verfahren von ADAMS et al. (1992) nicht für den Datensatz der Winterlindenpopulation Schwiegerhausen eingesetzt.

3.9.2.4 Schätzung der Polleneltern mit EFG

Das Pollenelterbestimmungsverfahren EFG wurde im Rahmen dieser Arbeit entwickelt. Da über die Luftbildaufnahmen der Lindenpopulation Schwiegershausen die Fertilität der Polleneltern gut und über die digitalisierte Karte die Entfernungen zwischen allen Populationsmitgliedern genau ermittelt werden können (s. Kap. 3.4), liegt es nahe, solche bezüglich des Reproduktionssystems wichtigen Informationen für die Bestimmung von Polleneltern zu nutzen. Gegenüber der Methode von ADAMS et al. (1992) sollte das Hauptaugenmerk auf einer gesicherten Datenerhebung liegen und auf Annahmen und Simulationen möglichst verzichtet werden. Neben der Entfernung (E) und der über den blühenden Kronenraum ermittelten Fertilität (F) wird bei dem hier vorgestellten Verfahren EFG zur Bestimmung von Polleneltern eine relativ simple Berechnung der Wahrscheinlichkeit für die Produktion bestimmter Gameten durch potentielle Pollenelter gewählt (s. u.).

Vorgehensweise für die Bestimmung der Polleneltern mittels EFG:

Faktor Entfernung (E)

Nach genetischer Inventur von Eltern und Nachkommen werden die Polleneltern der Nachkommen über das eindeutige Ausschlußverfahren bestimmt. Wird nur ein Pollenelter ausgewiesen, ist dieser als eindeutig anzusehen (s. Kap. 3.9.1). Da nur wenige Annahmen gemacht werden (s. Kap. 3.9.1), kann diese Art der Bestimmung als sehr sicher bezeichnet werden. Samen- und Pollenelter sind somit bekannt und die Entfernung zwischen diesen wird aus der vorhandenen Entfernungsmatrix (s. Kap. 3.4) abgelesen, welche mit der Pollentransportweite identisch ist. Kann auf diesem Wege eine ausreichende Anzahl Pollentransportweiten bestimmt werden, um an die resultierende Punktwolke eine Kurvenfunktion anzupassen, wird diese Kurvenfunktion als Faktor für die Entfernung eingesetzt. Ein willkürliches Beispiel: Ein Pollenelter mit einem Abstand von 10 m zum Samenerter könnte über die Kurvenfunktion etwa den Faktor 0,9, bei einem Abstand von 50 m den Faktor 0,6 und bei 500 m den Faktor 0,2 erhalten.

In das Pollenelterbestimmungsverfahren EFG ging als Faktor (E) für die Entfernung die Kurvenfunktion der in Abb. 4.25 dargestellten kumulativen Häufigkeitsverteilung ein.

Faktor Fertilität (F)

Die Linde bildet nur im äußeren, von direkter Sonneneinstrahlung beeinflussten Kronenmantel Blüten aus. Die Pollenproduktion einer Blüte ist im Gegensatz zur Eizellenbildung altersunabhängig (EISENHUT 1957). Nach ROHMEDE (1972) entspricht die Lindenblüte dem Prototyp einer perfekten zwittrigen Blüte. POHL (1936) stellte bei den von ihm untersuchten Blüten eine recht einheitliche Pollenproduktion fest (43500 ± 3430). Die Pollenproduktion wird daher pro Blüte eines Individuums und für alle Populationsmitglieder als weitestgehend einheitlich angenommen. Somit kann über die Größe der weiß blühenden Kronenoberfläche die Pollenproduktion einer Linde geschätzt werden. Auf den Luftbildaufnahmen hebt sich die weiße Tracht der Linde deutlich vom grünen Blätterdach ab. In der digitalisierten Karte werden diese weiß abgehobenen Flächen markiert und in m^2 umgerechnet (s. Kap. 3.4). Die Luftbildaufnahme kann nur zweidimensionale Informationen liefern, ein dreidimensionaler blühender Kronenmantel bleibt unberücksichtigt. Deshalb wurde die berechnete Fläche für am Bestandesrand stehende Bäume mit dem Faktor 1,5 und für Solitärbäume mit dem Faktor 2 multipliziert. Die so ermittelte Fläche der blühenden Krone wird als Faktor für die Pollenproduktion für die einzelnen Linde genommen. Um einer Überbewertung des Faktors Fertilität vorzubeu-

gen, geht der logarithmierte Wert als Faktor Fertilität in die Berechnungen ein. Die Größen der blühenden Kronen variierten im Versuchsbestand Schwiegershausen von 1,3 m² (Nr. 96 und 127) für eine unterständige, im Absterben befindliche, Linde bis 300 m² für imposante, frei in der Feldmark stehende und bis zum Boden beastete Exemplare (F1 bis F4). Im Durchschnitt der gesamten Population belief sich die blühende Kronenoberfläche auf 59,2 m². Um eine Vorstellung über die Größenordnungen zu geben, sind in folgender Tab. 3.4 beispielhaft die Kronengrößen einiger Linden aus dem Bestand Schwiegershausen aufgeführt.

Tab. 3.4 Größe blühender Kronen einer Auswahl von Linden des Versuchsbestandes Schwiegershausen. Die logarithmierte Kronenfläche (ln) geht als Faktor Fertilität in das EFG-Verfahren ein (vgl. beigefügte Karte 1).

Baum Nr.	Kronenfläche	
	m ²	ln
118	146,42	4,99
119	180,39	5,20
120	109,59	4,70
121	203,19	5,31
122	65,10	4,18
123	10,41	2,34
124	23,02	3,14
125	8,88	2,18
126	27,29	3,31
127	1,32	0,27
128	45,37	3,81
129	140,61	4,95

Faktor Gametenproduktion (G)

Die Wahrscheinlichkeit eines potentiellen Pollenelters, bei gegebenem Samenelter den bestimmten Gameten produziert zu haben, welcher in den untersuchten eingegenagen sein könnte, ist schon bei MEAGHER's „most-likely“-Methode in Kap. 3.9.2 beschrieben worden. Bei der „most-likely“-Methode gehen u. a. auch die Genotypstrukturen der Population und der Polleneltern in Form von Allelhäufigkeiten zur Berechnung der LOD-scores ein. Im vorliegenden Fall werden diese Wahrscheinlichkeiten nur aus der Genotyp-Kombination von Samenelter, Nachkomme und potentiellm Pollenelter berechnet. Allelhäufigkeiten in der Population bzw. unter den potentiellen Polleneltern bleiben im Gegensatz zu der „most-likely“-Methode und dem Programm CERVUS dabei unberücksichtigt. Als Vorlage diente dabei eine bei MARSHALL et al. (1998) im Methodenteil publizierte Tabelle:

Tab. 3.5 Wahrscheinlichkeit der Gametenproduktion eines potentiellen Pollenelters bei gegebenem Genotyp von Samenelter und Nachkomme. X = jedes andere Allel außer B, Y = jedes andere Allel außer B und C.

Genotyp Nachkomme	Genotyp Samenelter	Genotyp des potentiellen Pollenelters	Wahrscheinlichkeit einer Gametenproduktion
BB	BB	BB	1
BB	BX	BB	$\frac{1}{2}$
BB	BB	BX	$\frac{1}{2}$
BB	BX	BX	$\frac{1}{4}$
BC	BB	CC	1
BC	BX	CC	$\frac{1}{2}$
BC	BB	CY	$\frac{1}{2}$
BC	BX	CY	$\frac{1}{4}$
BC	BB	BC	$\frac{1}{2}$
BC	BY	BC	$\frac{1}{4}$
BC	BC	BC	$\frac{1}{2}$

Ist keine dieser Kombinationen realisiert, bedeutet dies den Ausschluß des Pollenelters von einer Pollenelterschaft. Die Wahrscheinlichkeitswerte werden über alle Genorte multipliziert und gehen als Faktor G in das EFG-Verfahren ein. Dabei liegt die Annahme ungekoppelter Genorte zu Grunde.

Schließlich werden die Faktoren Entfernung (E), Fertilität (F) und Gametenproduktion (G) multipliziert und der daraus resultierende Wert ergibt die Wahrscheinlichkeit der Pollenelterschaft. Bei einem Vergleich aller potentiellen Polleneltern kann jetzt der wahrscheinlichste Pollenelter bestimmt werden. Die Kriterien für diese Bestimmung können frei gewählt werden (z. B. höchster Wahrscheinlichkeitswert, eine gewisse Differenz zum zweitwahrscheinlichsten Pollenelter etc.). Das Kriterium einer absolut höchsten Wahrscheinlichkeit wurde als nicht ausreichend diskriminierend abgelehnt; der Wert des wahrscheinlichsten Pollenelters sollte ein Vielfaches des zweitwahrscheinlichsten betragen. Als Schwellen wurde für die Bestimmung eines Pollenelters zunächst der zwei-, vier- und achtfache Abstand zum EFG-Wert des zweitwahrscheinlichsten Pollenelters verwendet (2Δ , 4Δ und 8Δ). Im Interesse der Verständlichkeit soll hier auf ein willkürliches Beispiel aus dem Ergebnisteil vorgegriffen werden.

Tab. 3.6 Herleitung der Wahrscheinlichkeit² einer Pollenelternschaft mit dem Verfahren EFG. In die Gesamtwahrscheinlichkeit geht die Entfernung in m nicht mit ein. (Im Interesse der Übersichtlichkeit wurden die sehr kleinen Werte für die Wahrscheinlichkeit einer Gametenproduktion (G) einheitlich mit dem Faktor 100 multipliziert). Die potentiellen Polleneltern sind nach abnehmender EFG-Wahrscheinlichkeit geordnet (s. beigegefügte Karten 1 und 3).

Samenelter Baum Nr. 82	potentielle Polleneltern Baum Nr.					
Same Nr. 8	43	79	88	86	94	44
Entfernung in m	18,80	16,66	26,35	8,63	421,61	10,19
Entfernung (E)	0,90	0,91	0,87	0,95	0,17	0,95
Fertilität (F)	4,65	4,49	4,20	3,29	4,89	3,38
Gametenprod. (G)	0,39	0,20	0,20	0,10	0,20	0,02
Wahrscheinlichkeit (EFG)	1,64	0,80	0,71	0,31	0,16	0,08
Same Nr. 9	82	43	79	94	113	44
Entfernung in m	3,80	18,80	16,66	421,61	542,57	10,19
Entfernung (E)	0,98	0,90	0,91	0,17	0,12	0,95
Fertilität (F)	4,17	4,65	4,49	4,89	4,89	3,38
Gametenprod. (G)	1,56	0,39	0,20	0,20	0,20	0,02
Wahrscheinlichkeit (EFG)	6,41	1,64	0,80	0,16	0,11	0,08
Same Nr. 10	134	74	45	109	122	121
Entfernung in m	204,40	187,53	21,08	442,63	781,49	763,37
Entfernung (E)	0,38	0,41	0,89	0,16	0,06	0,06
Fertilität (F)	3,30	5,08	3,04	3,62	4,18	5,31
Gametenprod. (G)	25,00	6,25	0,78	3,13	1,56	0,78
Wahrscheinlichkeit (EFG)	31,40	12,97	2,12	1,80	0,40	0,26

Bei den drei in Tab. 3.6 untersuchten Nachkommen der Winterlinde Nr. 82 (Samenelter) können bei einer Diskriminanzschwelle von 2Δ allen drei Samen ein Pollenelter zugeordnet werden, da die EFG-Werte des wahrscheinlichsten Polleneltern mehr als das zweifache der zweitwahrscheinlichsten betragen. Setzt man die Diskriminanzschwelle auf 4Δ herauf, ist in diesem Beispiel kein Pollenelter für die drei Nachkommen zu bestimmen. Zudem ist ersichtlich, dass der Same Nr. 9 auch das Produkt einer Selbstbefruchtung sein könnte, da die Winterlinde Nr. 82 selbst auch als Pollenelter in Betracht kommt. Der hohe Wert des Faktors Gametenproduktion (G) unterstützt in diesem Falle die Annahme einer Selbstbefruchtung (der Entfernungswert für Selbstbefruchtung ist mit 1,9 m angegeben, dazu Näheres im Kap. 4.8.1). Ersichtlich wird, daß der Faktor Entfernung (E) erst bei relativ großen Distanzen an Einfluß gewinnt; der 18,8 m vom Samenelter Nr. 82 entfernt stehende potentielle Pollenelter Nr. 43

² Es handelt sich beim Produkt der Faktoren E, F und G nicht im mathematischen Sinne um eine Wahrscheinlichkeit.

verfügt über einen nur geringfügig niedrigeren Faktor Entfernung ($E = 0,90$) als der Baum Nr. 82 selbst ($E = 0,98$).

Im Zuge dieser Arbeit wurde eine Schätzung wahrscheinlichster Polleneltern nach dem Ausschlußverfahren, dem CERVUS-Programm und der EFG-Methode durchgeführt.

3.10 Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten

Die in der Literatur gebräuchlichsten Verfahren zur Schätzung der Selbstbefruchtungsrate in der Nachkommenschaft eines bekannten Sameneltern sind das Verfahren MLTR von RITLAND (1994) und das in Kap. 3.9.1 vorgestellte Ausschlußverfahren. Unterschieden wird ausschließlich zwischen Selbst- und Fremdbefruchtung. Dabei spielt die genaue Bestimmung der Polleneltern keine Rolle. Sind indessen mit einem anderen Verfahren Sameneltern als Polleneltern bestimmt worden, ist diese Information selbstverständlich auch für die Schätzung von Selbstbefruchtungsraten verwertbar.

3.10.1 Das Ausschlußverfahren

Beim eindeutigen Ausschlußverfahren ist die Zielsetzung die Bestimmung eines Polleneltern (s. Kap. 3.9.1). Im Unterschied dazu wird beim Ausschlußverfahren durch den Vergleich der Genotypen von Sameneltern und betrachtetem Nachkommen untersucht, ob der Nachkomme ein Allel aufweist, welches nicht vom Sameneltern stammen kann (Fremdtypallel). Wird ein solches Fremdtypallel nachgewiesen, ist eine Selbstbefruchtung ausgeschlossen. Der Anteil Samen, der von einer Selbstbefruchtung nicht ausgeschlossen werden konnte, bildet die obere Grenze der Selbstbefruchtung bzw. entspricht der maximal möglichen Selbstbefruchtungsrate. Wie schon in Kap. 3.9.1 erwähnt steigt der Umfang des Ausschlusses mit der Anzahl untersuchter Genorte und der Seltenheit der Samenelternallele in der Population an.

3.10.2 MLTR

Ein in vielen Arbeiten verwendetes Verfahren bzw. Computerprogramm zur Schätzung von Selbstbefruchtungsraten ist das von RITLAND und JAIN 1981 vorgestellte MLT bzw. die modifizierte Version MLTR (RITLAND 1994). Eine der Voraussetzungen zur Anwendung des Programms ist, daß die Genotypen aller potentiellen Eltern und ihren Nachkommen bekannt sind. Ist der Genotyp des Sameneltern bekannt (z. B. bei vom Baum geernteten Samen), erhöht sich die Genauigkeit der Schätzung. Bei diesem Programm wird über die Abweichung des Genotyps der Samen von dem der Sameneltern eine Maximum-Likelihood-Schätzung der Eigen- und Fremdpollenbeiträge vorgenommen. Angenommen wird u. a. die Homogenität der indi-

viduell effektiven Pollenwolken und damit Zufälligkeit der Fremdbefruchtungen. Ausgiebig wird von Monte-Carlo-Simulationen und Bootstrapping Gebrauch gemacht. Auf die genaue Herleitung der Selbstbefruchtungsraten über MLTR soll nicht eingegangen werden.

3.10.3 Schätzung der Selbstbefruchtungsrate über die Bestimmung von Polleneltern

Die verschiedenen Verfahren zur Schätzung wahrscheinlichster Polleneltern (s. Kap. 3.9.2) sind für die Ermittlung von Selbstbefruchtungsraten dann geeignet, wenn mit ihnen ein hoher Anteil Polleneltern bestimmt werden kann. Von den im Kap. 3.9.2 vorgestellten Verfahren zur Schätzung von Polleneltern wurden für die Bestimmung der Selbstbefruchtung das Programm CERVUS und die Methode EFG getestet. Sind im idealen Fall zu allen Nachkommen eindeutige Polleneltern zuzuordnen, kann der Anteil der Selbstbefruchtung recht genau ermittelt werden.

Sind die über CERVUS oder EFG bestimmten wahrscheinlichsten Polleneltern mit dem Sameneltern identisch, sind die Nachkommen aus Selbstbefruchtung hervorgegangen. Die Anzahl der ermittelten selbstbefruchteten Nachkommen wird durch die Anzahl der restlichen Nachkommen dividiert, unabhängig davon, ob ihnen ein wahrscheinlichster Polleneltern zugeordnet werden konnte oder nicht. Aus dieser Division resultiert die Selbstbefruchtungsrate. Es wird davon ausgegangen, daß alle anderen Samen nicht aus Selbstbefruchtung hervorgegangen sind. Bei der Methode EFG wird zusätzlich dieser Rest der nicht selbstbefruchteten Nachkommen bereinigt: Werden mit dem EFG-Verfahren einem Samen mehrere potentielle Polleneltern, darunter aber keinem wahrscheinlichsten zugewiesen, ist es für die Berechnung der Selbstbefruchtungsrate entscheidend, ob sich auch der Sameneltern selbst unter den potentiellen Polleneltern befindet. Ist dies nicht der Fall, liegt Fremdbefruchtung vor; die genaue Bestimmung eines eindeutigen Polleneltern ist nicht weiter von Belang. Befindet sich hingegen auch der Sameneltern selbst unter den potentiellen Polleneltern, kann diesbezüglich keine Aussage getroffen werden. Ist es nicht möglich, zwischen Selbst- und Fremdbefruchtung zu unterscheiden, ist eine Einteilung des betrachteten Nachkommen zu einer Gruppe schwierig. Eine Einordnung sowohl in die Gruppe Selbstbefruchtung als auch in die Gruppe Fremdbefruchtung, ist argumentativ plausibel erklärbar. Auf eine Einteilung in eine der beiden Gruppen wird deshalb verzichtet und damit auf die Informationen der entsprechenden Nachkommen, da sie nicht in die Schätzung der Selbstbefruchtungsrate eingehen. Dieser Verzicht geht mit einer erhöhten Genauigkeit bei der Bestimmung der Selbstbefruchtungsrate einher.

3.11 Bestimmung von Pollentransportweiten

Frühere Versuche mit Pollenfallen, radioaktiv markierten Pollen oder durch direkte Beobachtungen der Flugweiten von Insekten konnten aufgrund methodischer Unzulänglichkeiten nur Eindrücke über die Verbreitung der Pollen geben. Enormer Arbeitsaufwand und mangelnde Praktikabilität dieser Verfahren ließen eine genaue Datenerhebung nur im begrenzten Umfang zu (s. a. ADAMS 1992). Mit diesen Methoden können evtl. Pollentransportweiten ermittelt werden; darüber, ob dieser Pollen im Sinne einer sexuellen Reproduktion tatsächlich effektiv geworden ist, kann jedoch keine Aussage getroffen werden.

Zeigt sich in der Elternpopulation ein einziger Baum als Träger eines seltenen Allels, kann dieser als Markerbaum verwendet werden (s. MÜLLER [-STARCK] 1977). Wird das seltene Allel in den Nachkommen anderer Populationsmitglieder nachgewiesen, kann nur dieser Markerbaum als Pollendonator fungiert haben. Für die Ermittlung der Pollentransportweite für die entsprechenden Nachkommen bleibt noch die Entfernung zwischen den Eltern zu messen. Diese Methode ist dann erfolgreich, wenn genau ein Baum Träger dieses seltenen Allels ist und ein Polleneintrag von außen ausgeschlossen werden kann. Die erste Bedingung ist jedoch gerade in größeren Populationen selten gegeben. Zudem sind die ermittelten Pollentransportweiten nur für den Markerbaum zu ermitteln und da Standort, soziale Stellung, Fertilität, Blühperiode, Alter usw. von anderen Populationsmitgliedern abweichen können, nicht für die Population repräsentativ. In der Lindenpopulation in Schwiegershausen war kein Baum Träger eines seltenen Allels. Daher konnte diese Methode in dieser Arbeit nicht eingesetzt werden. Ein anderes Verfahren auf der Basis seltener Allele stellt FINKELDEY (1999) vor, aber auch auf dessen Verwendung wird aus dem eben genannten Grund verzichtet. Deshalb wird für die Ermittlung von Pollentransportweiten in dieser Arbeit auf die Bestimmung von Polleneltern zurückgegriffen.

Der Samenelter ist durch die Ernte des Samens vom Baum bekannt. Kann zu diesem Samen ebenfalls ein Pollenelter bestimmt werden, entspricht die Entfernung zwischen den Eltern der Transportweite des Pollens. Im Falle des Versuchsbestandes Schwiegershausen sind mittels der in Kap. 3.4 beschriebenen digitalisierten Karte alle Distanzen zwischen allen Mitgliedern der Lindenpopulation abrufbar. Nach der genetischen Inventur von Eltern und Nachkommen werden in dieser Arbeit die Polleneltern mit Hilfe des Ausschlußverfahrens, des CERVUS-Programmes (MARSHALL et al. 1998) und der Methode EFG ermittelt (s. Kap. 3.9).

4 Ergebnisse

4.1 Genetische Marker

4.1.1 Vererbungsanalyse

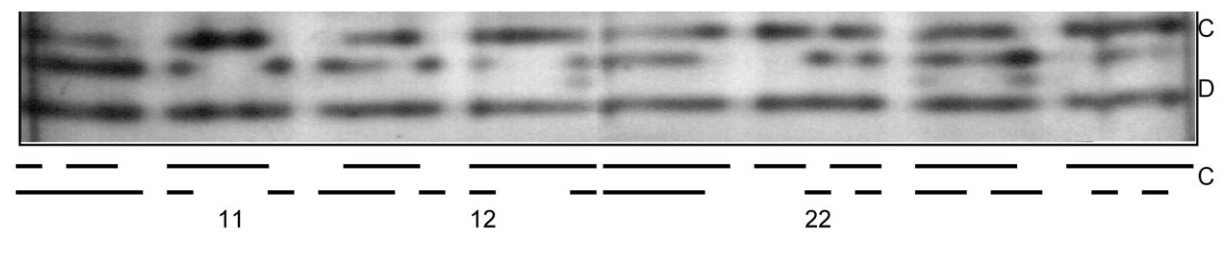
Die Gattung *Tilia* ist hexaploid ($n = 41$), spaltet dennoch an allen untersuchten Genloci disom. Mittels 49 Einzelbaumnachkommenschaften mit $n \geq 20$ Samen wurden die gleichmäßige Segregation und Zufallsfusion der Gameten überprüft. Nach der Methode von GILLET (1997, s. Kap 3.6.3) lassen sich bei den 3739 dafür untersuchten Samen an zwölf polymorphen Genorten keine signifikanten Abweichungen (χ^2 - und G-Test) von einer gleichmäßigen Segregation bzw. einer zufallsmäßigen Gametenfusion erkennen. Für die Genorte MDH-B und MDH-C bedarf es einer Bestimmung der Genotypen über Intensitätsunterschiede der Enzymvarianten: die Bestimmung der Genotypen über Intensitätsunterschiede erschien mir indessen zu unsicher, weshalb die beiden Genorte nur für Mustervergleiche herangezogen wurden.

Für die populationsgenetische Analyse stehen somit zwölf, für die Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten und Polleneltern vierzehn polymorphe Genorte zur Verfügung.

Exemplarisch für alle untersuchten Nachkommenschaften soll die Vererbungsanalyse anhand von zwei Beispielen verdeutlicht werden. Bei der Untersuchung von Knospen des Samenelterns Nr. 72 zeigte dieser am Genort PGM-C den heterozygoten Genotyp C12. In 40 untersuchten Samen des Samenelterns Nr. 72 fanden sich für den Genort PGM-C folgende Genotyphäufigkeiten (vgl. Abb. 4.1):

Genotyp	C11	C12	C22
N	15	18	7

Abb. 4.1 Aufspaltung der Allele in den 40 Nachkommen des heterozygoten Samenelterns Nr. 72 am Genort PGM-C.



Aus Platzgründen mußte in der Abb. 4.1 auf eine Bezeichnung der einzelnen Genotypen verzichtet werden. Ein Test auf Homogenität zeigte keine signifikanten Abweichungen von der Hypothese einer gleichmäßigen Segregation bzw. einer Zufallsfusion der Gameten (s. Tab. 4.1).

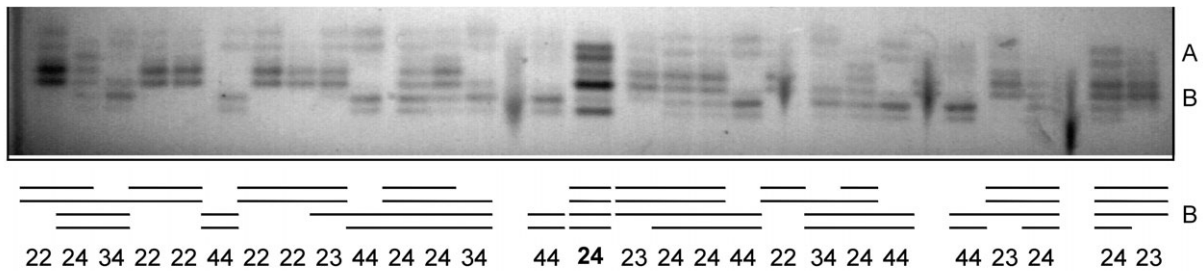
Tab. 4.1 Test auf gleichmäßige Segregation und Zufallsfusion der Gameten in 40 Nachkommen des heterozygoten Samenelters Nr. 72 am Genort PGM-C. k = Fremdtypallel.

Samenelter Nr. 72	PGM-C	Chi ²	
N ₁₁ + N ₂₂ : N ₁₂	22 : 18	0,527	0,40 n.s.
N _{1k} : N _{2k}	kein Fremdtypallel	-	-

Der Samenelter Nr. 59 war mit dem Genotyp B24 heterozygot für den Genort SKDH-B. Seine 27 auf dem Zymogramm in Abb. 4.2 zu sehenden Nachkommen zeigten folgenden Genotyphäufigkeiten (vgl. Abb. 4.2):

Genotyp	B22	B23	B24	B34	B44
N	6	4	8	3	6

Abb. 4.2 Aufspaltung der Allele in den 27 Nachkommen des heterozygoten Samenelters Nr. 59 am Genort SKDH-B. In der Mitte der Zymogramme ist der Samenelter zu sehen.



Der Test auf eine Gleichverteilung der beobachteten und erwarteten Häufigkeiten in den Nachkommen des Samenelters Nr. 59 zeigte keine signifikante Abweichung von den Annahmen gleichmäßiger Segregation und Zufallsfusion der Gameten (Tab. 4.2).

Tab. 4.2 Test auf gleichmäßige Segregation und Zufallsfusion der Gameten in 40 Nachkommen des heterozygoten Samenelters Nr. 72 am Genort PGM-C. N₃ = Fremdtypallel.

Samenelter Nr. 59	SKDH-B	Chi ²	
N ₁₁ + N ₂₂ : N ₁₂	12 : 8	0,371	0,80 n.s.
N ₁₃ : N ₂₃	4 : 3	0,705	0,14 n.s.

4.1.2 Interpretation der Zymogramme

Die alphabetische Bezeichnung der Genorte und die numerische Bezeichnung der Enzymvarianten eines Genortes sind durch deren Wandergeschwindigkeiten vorgegeben. Der Genort eines Enzymsystems, dessen Enzyme aufgrund des Stromfeldes am schnellsten durch das Gel migrieren, wird mit A bezeichnet, der Genort mit den zweitschnellsten Enzymvarianten mit B usw. Desgleichen wird die schnellste Enzymvariante eines Genortes mit 1 bezeichnet, die zweitschnellste mit 2 etc.

Bei den folgenden Abbildungen ist der anodische Teil oben, so daß eine Wanderung der Enzyme von unten nach oben vorzustellen ist. Des weiteren sind für eine Interpretation der Zymogramme Kenntnisse über die Quartärstrukturen der Enzyme erforderlich.

Abb. 4.3 Vereinfachte schematische Darstellung der Zymogramme von homozygoten bzw. heterozygoten Individuen, bei welchen ein monomeres, dimeres bzw. tetrameres Enzym von einem Genlocus kodiert wird (aus HATTEMER et al. 1993)

	<i>Homozygot</i>	<i>Heterozygot</i>	<i>Homozygot</i>
<i>Monomere Enzyme</i>	—	—	—
<i>Dimere Enzyme</i>	—	— — —	—
<i>Tetramere Enzyme</i>	—	— — — —	—

Bei einer monomeren Struktur besteht ein von einem Genlocus kodiertes Enzym aus einem Polypeptid. Homozygote Individuen kodieren im Falle einer monomeren Quartärstruktur ein Alloenzym, heterozygote zwei Alloenzyme. Auf den Zymogrammen sind ein Band bzw. zwei Bänder zu sehen (s. Abb. 4.3). Dimere Enzyme werden aus zwei Polypeptiden gebildet. Homozygote Individuen kodieren ein Alloenzym, bei Heterozygotie und zufälliger Aggregation der Polypeptide werden drei Alloenzyme von einem Genlocus kodiert. Auf dem Zymogramm sind drei Banden sichtbar, wobei die mittlere Bande ein sogenanntes Hybridenzym

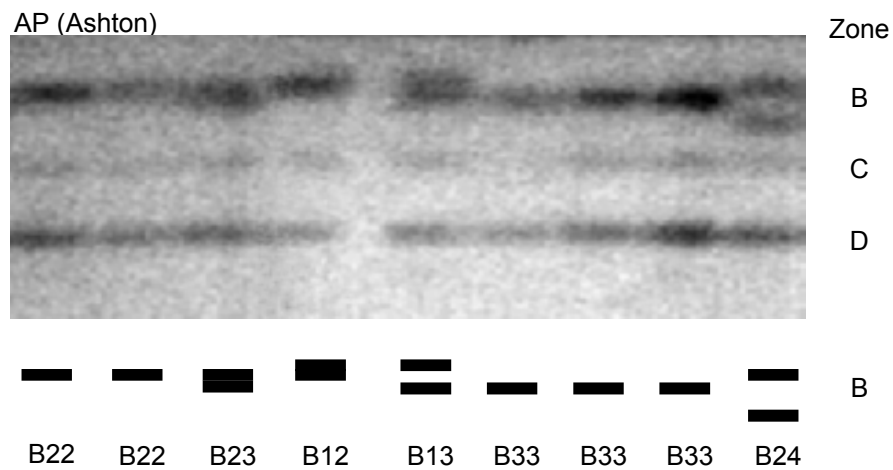
darstellt. Bei tetrameren Strukturen bestehen die Enzyme aus vier Polypeptiden. Auf dem Zymogramm zeigen Heterozygote ein Muster aus fünf Banden, von denen die mittleren drei Hybridbanden sind (HATTEMER et al. 1993).

Bei den folgenden Abbildungen von Zymogrammen ist der anodische Teil oben, so daß man sich eine Wanderung der Enzyme von unten nach oben vorzustellen hat.

AP - Aminopeptidasen

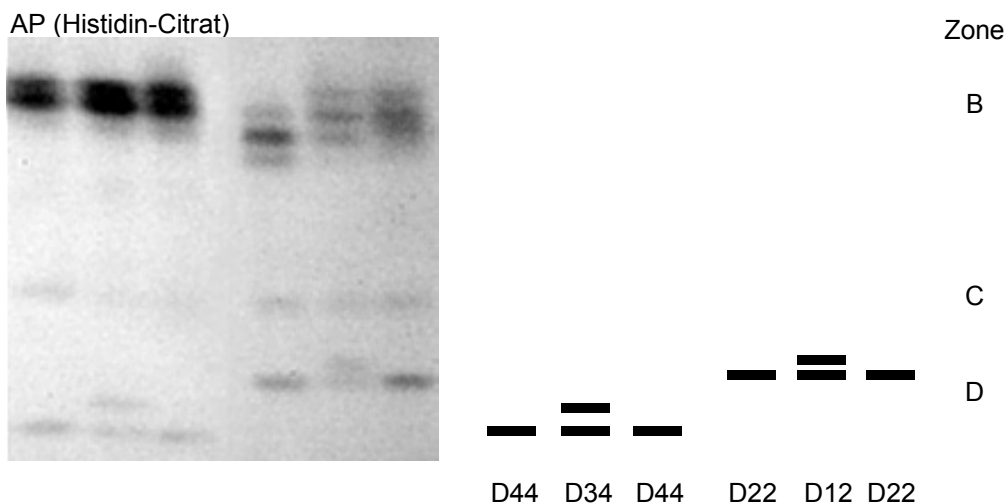
Trennsystem Ashton.

Abb. 4.4 Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem AP mit Bezeichnung der Enzymvarianten für den Genort AP-B. Die Trennung erfolgte mit dem Puffersystem Ashton.



Trennsystem Histidin-Citrat

Abb. 4.5 Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem AP mit Bezeichnung der Enzymvarianten für den Genort AP-D. Die Trennung erfolgte mit dem Puffersystem Histidin-Citrat.

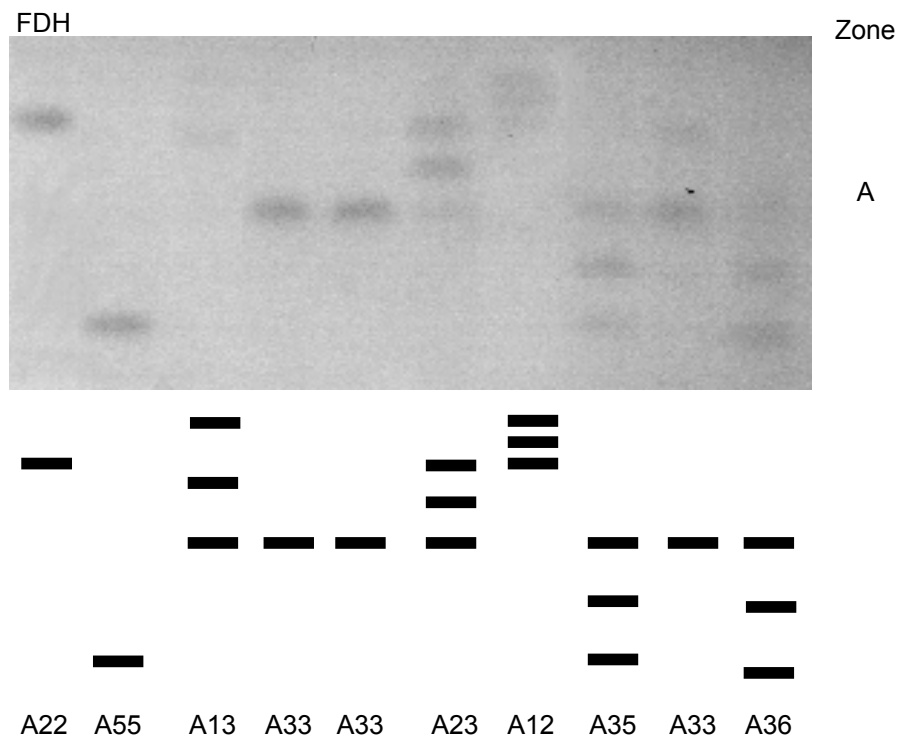


Das monomere Enzymsystem AP zeigt vier Zonen, von denen die Zonen AP-A und -C in der Regel nur eine schwache Intensität aufwiesen, so daß auf deren Auswertung verzichtet werden mußte. Für die Auswertung des Genortes AP-B wurde das Trennsystem Ashton bevorzugt. Das Trennsystem Histidin-Citrat zeigte eine bessere Trennung der Enzymvarianten, aber auch störende Nebenbänder, die eine sichere Identifizierung erschwerten (s. B-Zone in Abb. 4.5). Für den Genort AP-D gelang eine Auftrennung der Enzyme nur mit dem Trennsystem Histidin-Citrat; mit dem Trennsystem Ashton war an diesem Genort die Trennung so gering, daß dieser monomorph erschien.

Für Genort AP-B wurden vier Enzymvarianten gefunden, von denen keine für eine der beiden Lindenarten spezifisch ist. Ebenfalls vier Varianten besitzt der Genort AP-D. Während die Enzymvarianten AP-D1 und -D2 bei Winterlinden beobachtet werden konnten, traten die Varianten AP-D3 und -D4 nur bei Sommerlinden auf. Bei Hybriden aus Winter- und Sommerlinde sind auf den Zymogrammen beide dieser artspezifischen Enzymvarianten zu sehen.

FDH – Formiatdehydrogenase

Abb. 4.6 Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem FDH mit Bezeichnung der Enzymvarianten.

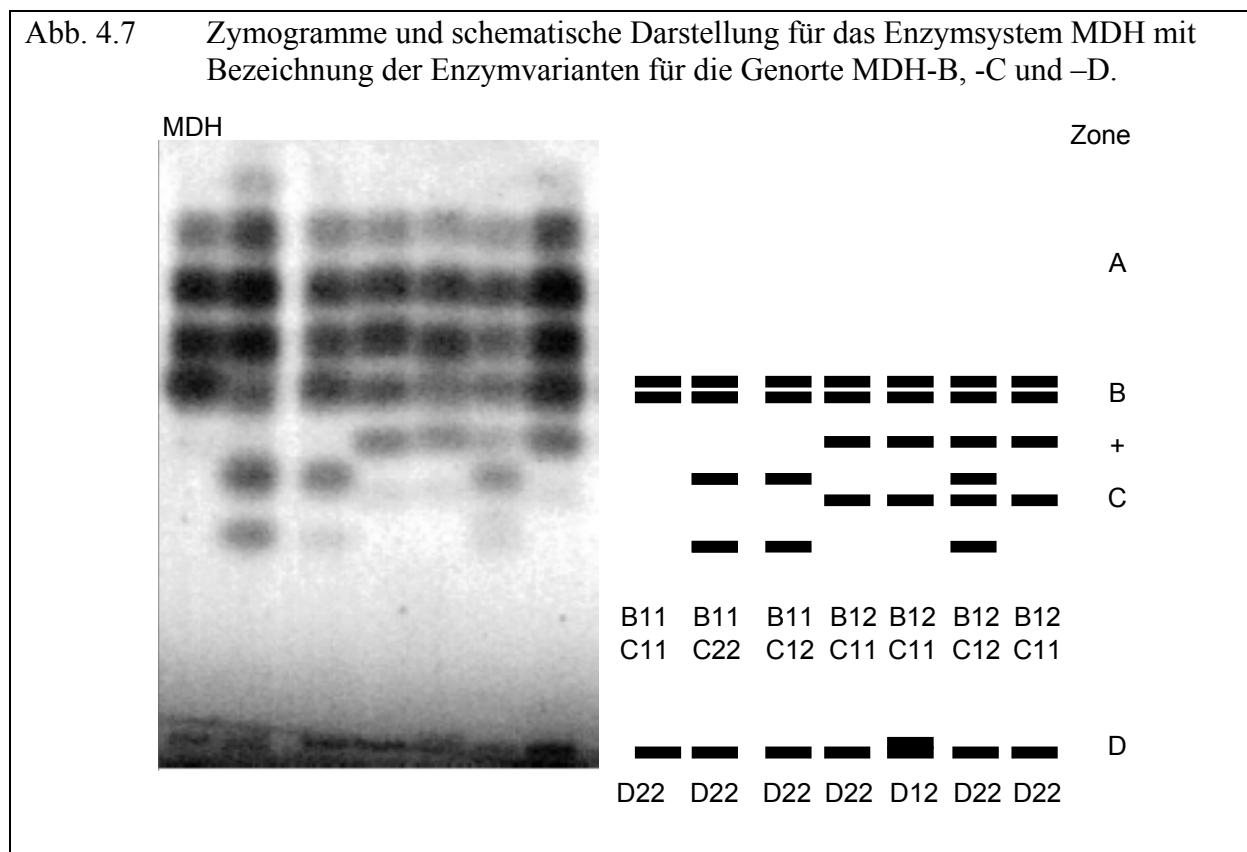


Eine Anfärbung der Gele auf FDH zeigte generell eine schwache Intensität. Sicht- und auswertbar war lediglich eine Zone, für die sechs Enzymvarianten gefunden wurden. Für die genetische Analyse und Pollenelterbestimmung wurden die Varianten FDH 5 und 6 zusammengefaßt, da eine Unterscheidung nicht immer eindeutig herbeizuführen war.

Die Enzymvarianten FDH 5 und 6 sind artspezifisch für die Winterlinde, die Varianten FDH 1, 2 und 4 für Sommerlinde.

MDH – Malatdehydrogenase

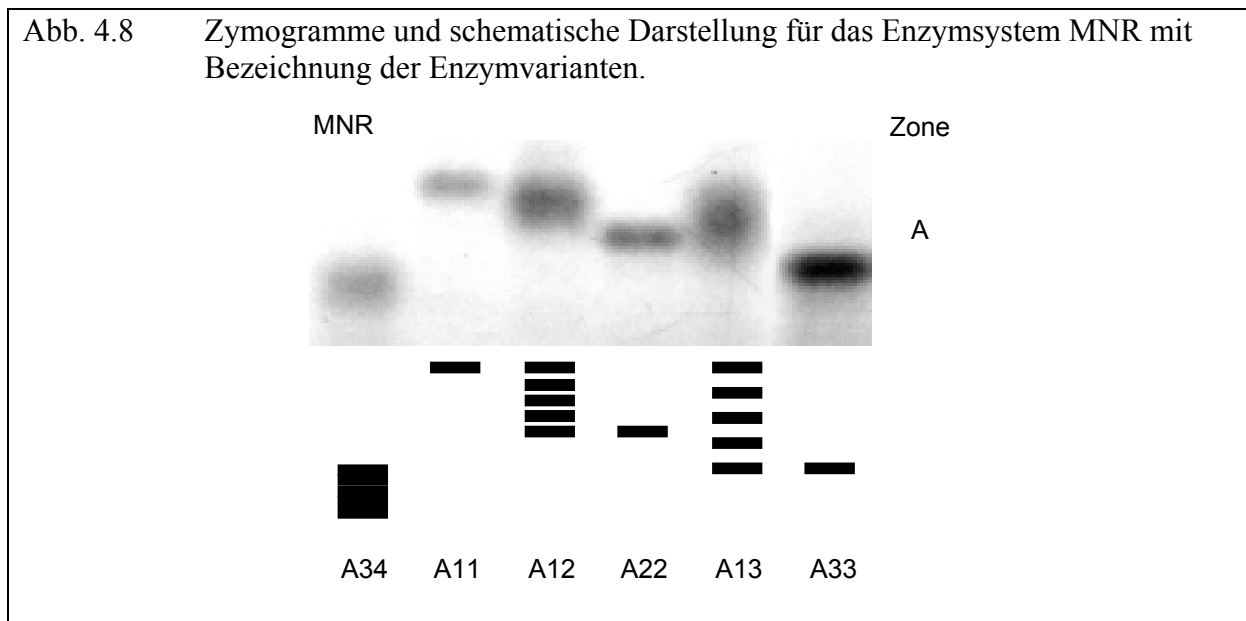
Abb. 4.7 Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem MDH mit Bezeichnung der Enzymvarianten für die Genorte MDH-B, -C und -D.



Das dimere Enzymsystem MDH besitzt bei der Linde mindestens vier Genorte. Die Zone(n) oberhalb der gestrichelten Linie in Abb. 4.7 zeigten keine auswertbare Variation. Obwohl es sich vermutlich um mindestens zwei Genorte handelt, die Interlocushybridbänder bilden, wird dieser Bereich als A-Zone definiert. Für die genetische Analyse wurde bei dem Enzymsystem MDH nur der Genort MDH-D verwendet, da auch die variablen Genorte MDH-B und -C Interlocushybridbänder bilden und eine Identifizierung der Genotypen B12 und B22, bzw. C12 und C22 nur anhand von Intensitätsunterschieden möglich ist. Wenn aus Blatt- oder Knospengewebe Enzyme extrahiert wurden, ist eine Unterscheidung unproblematisch (s. Abb. 4.7) und die Enzymmuster in den Nachkommen der betreffenden Linden bestätigten die korrekte Interpretation der Zymogramme. Für die Altbäume der Winterlindenpopulation Schwie-

gershausen war eine Bestimmung der Enzymvarianten in den Zonen MDH-B und -C möglich. Bei Samen waren diese Intensitätsunterschiede dagegen weniger stark ausgeprägt. Da auf eine mit Unsicherheiten belastete Identifizierung der Varianten zu verzichten wurde, gehen die Genorte deshalb nur über einen Mustervergleich in die Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten und Polleneltern ein. Alle drei Genorte weisen jeweils zwei Enzymvarianten und keine artspezifischen Allele auf.

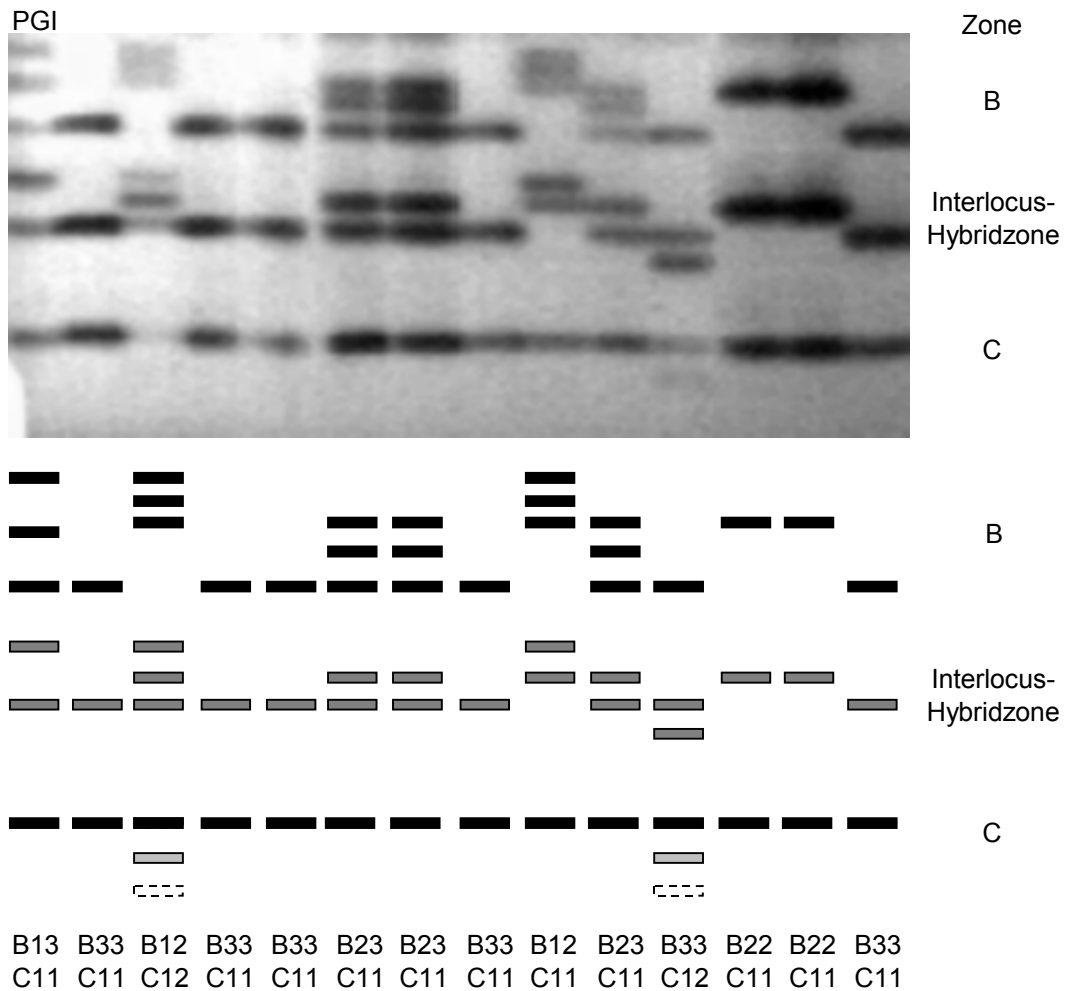
MNR – Menadionreduktase



Nach Anfärbung auf das tetramere Enzymsystem MNR wurde eine Zone mit vier Enzymvarianten sichtbar. Dabei erwiesen sich die Enzymvarianten MNR 3 und 4 artspezifisch für Winterlinde und die Varianten MNR1 und 2 für Sommerlinde.

PGI – Phosphogluco-Isomerase

Abb. 4.9 Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem PGI mit Bezeichnung der Enzymvarianten für die Genorte PGI-B und –C.

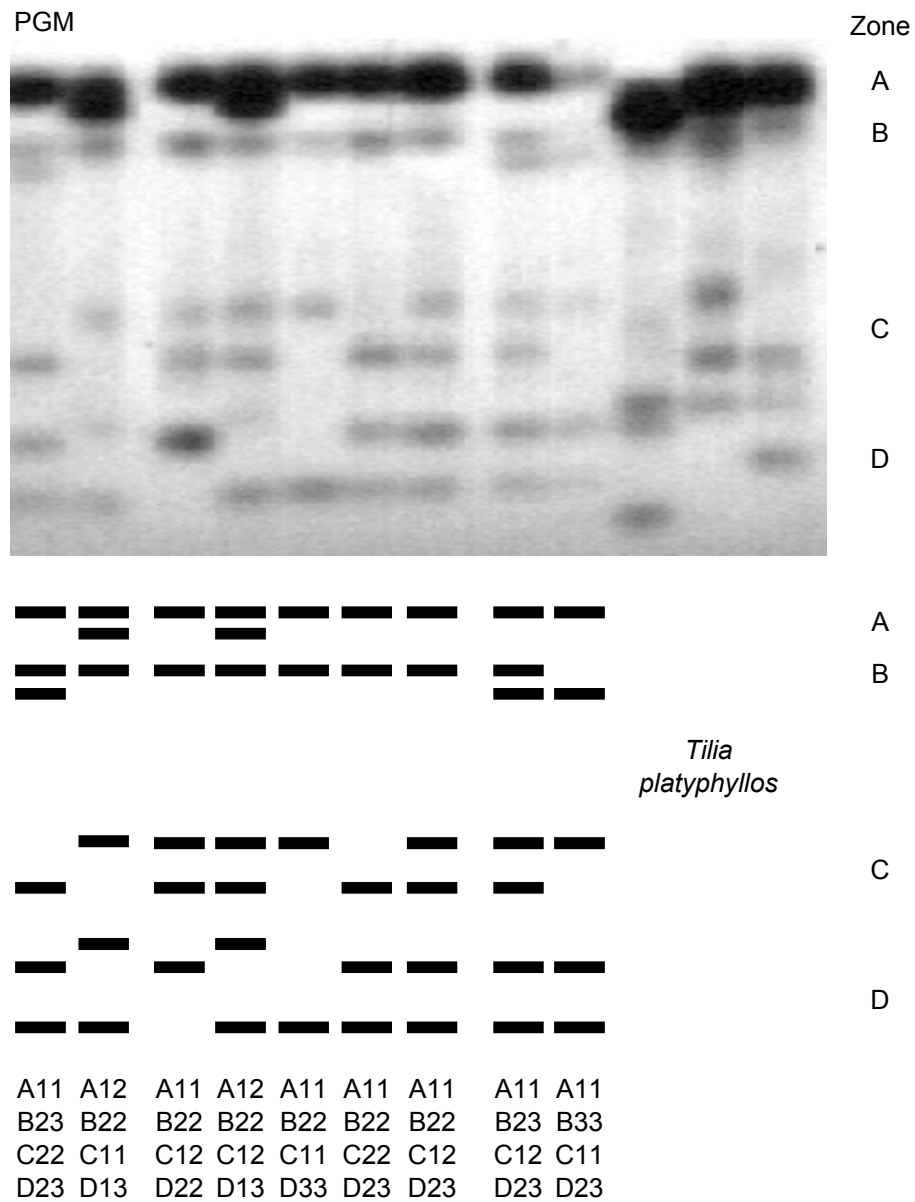


Die A-Zone des Enzymsystems PGI (in Abb. 4.9 nicht abgebildet) deutete eine Variation der Enzyme an, die jedoch aufgrund der Unschärfe der Muster nicht ausgewertet werden konnte. Dagegen sind die Muster der Genorte PGI-B und –C klar und, nach anfänglichen Schwierigkeiten, sehr gut auszuwerten. Die anfänglichen Schwierigkeiten waren begründet durch die Bildung von Interlocushybridbänder zwischen den Genorten PGI-B und –C sowie der Existenz eines Nullallels am Genort PGI-C, dessen als C2 bezeichnetes Enzym sich phänotypisch nur über Intra- und Interlocushybridbänder auf dem Zymogramm nachweisen lässt. Für die Winterlinde konnten bislang für den Genort PGI-B drei und für PGI-C zwei Enzymvarianten entdeckt werden.

Unter den Enzymvarianten der Sommerlinde wurden gänzlich andere Muster gefunden (ohne Abb.).

PGM - Phosphglucomutase

Abb. 4.10 Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem PGM mit Bezeichnung der Enzymvarianten für die Genorte PGM-A, -B, -C und -D.

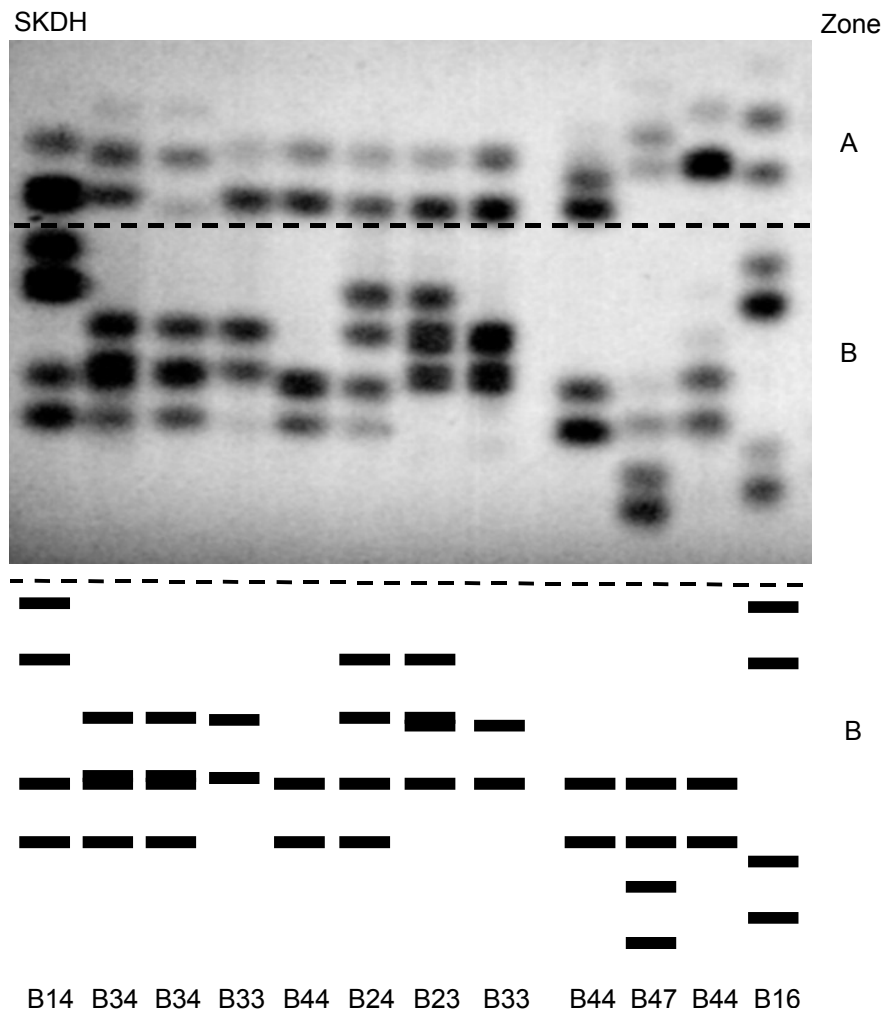


Für die Winterlinde konnten beim monomeren Enzymsystem PGM vier Genorte ausgewertet werden. Dabei zeigten sich für die Zonen PGM-A und -C je zwei Enzymvarianten, für PGM-B und -C je drei. Die Enzymvariante PGM-D1 ist ein für die Sommerlinden artspezifisches Enzym. Die drei in der Abb. 4.10 ganz rechts zu sehenden Muster sind Enzymvarianten der Sommerlinde, welche teilweise mit denen der Winterlinde identisch, zum Teil artspezifisch sind. Das vierte Zymogramm von links ist eine Hybride; neben typischen Enzymvarianten der Winterlinde besitzt es auch die Variante D1, welche artspezifisch für die Sommerlinde ist. Für

die meisten artspezifischen Enzyme der Sommerlinde erfolgte noch keine Benennung; dazu bedarf es einer speziell auf die Vererbungsanalyse der Sommerlinde abgestimmten Untersuchung.

SKDH - Shikimatdehydrogenase

Abb. 4.11 Zymogramme und schematische Darstellung für das Enzymsystem SKDH mit Bezeichnung der Enzymvarianten für den Genort SKDH-B



Anfänglich wurde bei dem monomeren Enzymsystem SKDH auch die A-Zone für die populationsgenetische Analyse und die Bestimmung von Selbstbefruchtungsrate und Polleneltern eingesetzt. In den Nachkommenschaften einzelner Winterlinden traten jedoch Unstimmigkeiten auf, die bis zum Abschluß der Laborphase ungeklärt blieben. Der Genort SKDH-B entschädigt dafür mit einer großen Variation von sieben Enzymen, von denen die Varianten 1 bis 4 artspezifische Enzyme der Winterlinde und die Varianten 5 bis 7 artspezifisch für Sommerlinde sind. Der Genort SKDH-B zeigte sich lange Zeit resistent gegenüber einer Interpretation

der Zymogramme. Erst nach Untersuchung zahlreicher Nachkommenschaften wurde herausgefunden, daß ein homozygot vorliegendes Enzym als Doppelbande erscheint und daß bei Heterozygoten, je nach Wandergeschwindigkeit der Enzyme, Dreifach- oder Vierfach-Bänder zu sehen waren. Zusätzlich erschwert wurde die Interpretation der Zymogramme durch die entgegengesetzte Intensität der Doppelbänder: Bei Verwendung von Blatt- oder Knospengewebe stellt sich bei den Enzymen das untere Band als Hauptband und das obere als Nebenband dar; bei den Samen verhält es sich genau umgekehrt (s. Abb. 4.2!).

4.2 Genetische Struktur des Versuchsbestandes

Der Versuchsbestand Schwiegershausen umfaßt 138 Winterlinden und drei Winter-/Sommerlinde-Hybriden. Bei der Aufnahme des Bestandes wurden zunächst 144 Winterlinden gezählt. Bei deren genetischer Inventur konnten 138 verschiedene Multilocus-Genotypen gefunden werden. Es zeigte sich, daß sechs Paare von Winterlinden identische Genotypstrukturen besaßen. Ein Blick auf die digitalisierte Karte zeigte, daß alle genetisch übereinstimmenden Paare in direkter Nachbarschaft zueinander standen. Bei einer Überprüfung im Bestand war zu sehen, daß diese Winterlinden am Stammfuß zusammengewachsen waren, was auf deren Abstammung von ein und demselben Elter aus Stockausschlag oder Wurzelbrut hindeutet. Diese genetisch identischen Einzelstämme wurden als ein Individuum betrachtet.

Populationsgenetisch analysiert wurden die 138 Winterlinden. Die drei Hybriden blieben unberücksichtigt, da für die Sommerlinde eine erforderliche Vererbungsanalyse und damit eine Bezeichnung der Enzymvarianten nur zum Teil existiert (s. Kap. 4.1). Zusätzlich wird die Gesamtpopulation in zwei Teilkollektive aus vermutlich 93 autochthonen und 45 vermutlich gepflanzten Winterlinden unterteilt (s. Kap. 3.1). Die Teilkollektive der autochthonen und gepflanzten Winterlinden unterscheiden sich bezüglich der gebräuchlichsten populationsgenetischen Parameter nur geringfügig (Tab. 4.3).

Tab. 4.3 Genetische Analyse des Altbestandes der Winterlindenpopulation Schwiegershausen und der Teilkollektive autochthoner und gepflanzter Winterlinden.

Kollektiv	Diversität		Differenzierung	Heterozygotiegrad	allelischer
	v	v _{gam}	δ _T		Abstand
					d _o
Gesamt	1,457	346971	0,316	32,0%	
Autochthon	1,452	322394	0,313	31,7%	
Pflanzung	1,460	380518	0,319	32,8%	7,9%

An allen Genorten wurden weder für den Altbestand noch für dessen Teilkollektive signifikante Homo- bzw. Heterozygotenüberschüsse festgestellt. Bezüglich der Allelhäufigkeiten an den Genorten FDH, MDH-C, PGI-B und PGM-B unterscheiden sich dagegen autochthone und gepflanzte Winterlinden signifikant (Tab. 4.4).

Tab. 4.4 Allelhäufigkeiten und allelischer Abstand an Genorten mit signifikanten Unterschieden zwischen autochthonen und gepflanzten Winterlinden.

Genort		FDH	MDH-C	PGI-B	PGM-B
Autochthon	Allel				
	1		0,872	0,022	0,017
	2		0,128	0,156	0,917
	3	0,828		0,822	0,067
	4				
	5	0,172			
allelischer Abstand	d_o	13,3%*	9,2%*	15,2%*	13,3%**
Pflanzung	1		0,951	0,037	
	2		0,049	0,280	0,817
	3	0,683		0,683	0,183
	4				
	5	0,317			

Man kann davon ausgehen, daß keine Wildlinge aus dem Bestand für die Pflanzung verwendet wurden, sondern Material unbestimmter Herkunft. Auch die hohen genotypischen Abstände und der unterschiedliche Heterozygotiegrad autochthoner und gepflanzter Winterlinden an den Genorten FDH und PGM-B deuten darauf hin (Tab. 4.5).

Tab. 4.5 Genotyphäufigkeiten, Heterozygotiegrad und genotypischer Abstand an Genorten mit signifikanten Unterschieden zwischen autochthonen und gepflanzten Winterlinden.

Genort	Typ	FDH	PGM-B
Autochthon	12		0,033
	22		0,833
	23		0,133
	33	0,667	
	35	0,322	
	55	0,011	
Heterozygotiegrad		34,0%	16,5%
genotypischer Abstand d_0		24,2%*	22,7%**
Pflanzung	12		
	22		0,634
	23		0,366
	33	0,415	
	35	0,537	
	55	0,049	
Heterozygotiegrad		53,7%	36,6%

4.3 Effektive Pollenwolken

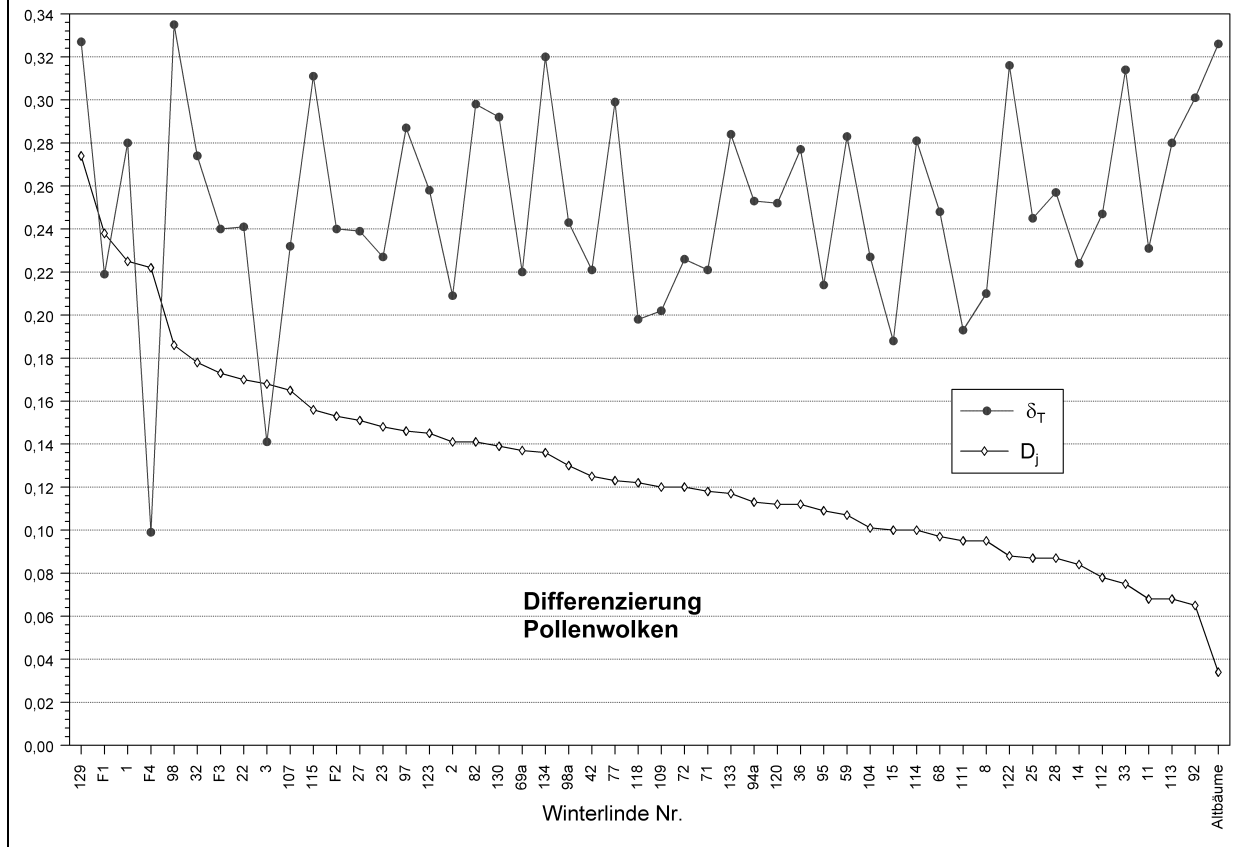
Die genetische Struktur effektiv gewordener Pollenwolken wurde für die Nachkommenschaften von 49 Winterlinden ermittelt. Eine Bestimmung der Pollenwolken erfolgte über die Maximum-Likelihood-Methode von GILLET (1997, s. Kap.3.6.4).

Für die Messung der Variation wurde der Parameter δ_T , für die Messung der Differenzierung wurden der allelische Abstand d_0 und das Differenzierungsmaß D_j verwendet.

In Abb. 4.12 zeigen die einzelnen Pollenwolken ein höchst unterschiedliches Maß der Differenzierung D_j . Die Differenzierung der einzelnen Pollenwolken reicht von fast 28 % (Winterlinde Nr. 129) bis zu einer geringen Differenzierung von etwas über 6 % zum Komplement der Pollenwolken (Winterlinde Nr. 92). Sehr unterschiedlich ist auch die Variation innerhalb der einzelnen Pollenwolken. Mit einem δ_T von 10 % die geringste Variation besitzt die Pollenwolke der Winterlinde Nr. F4, welche von den vier in der Feldmark stehenden Winterlinden mit 1000 m am weitesten vom Bestandesrand entfernt steht. Über die höchste Variation verfügt die Pollenwolke der Winterlinde Nr. 98 mit knapp 34 %. Bei der Abb. 4.12 ist zu beachten, daß die D_j -Werte für die Pollenwolken ohne die aus der Genotypstruktur des Altbestandes simulierte Pollenwolke berechnet wurden; der D_j -Wert für die simulierte Pollenwolke

des Altbestands wurde in einer zweiten Berechnung gesondert ermittelt und der Abb. 4.12 nur als Vergleichswert hinzugefügt.

Abb. 4.12 Variation innerhalb (δ_T) und zwischen (D_j) effektiv gewordener Pollenwolken für 49 Winterlinden des Versuchbestandes Schwiegershausen (gepoolt über 12 Genorte). Als Referenz dient die genetische Struktur des Altbestandes (ganz rechts).



Eine nennenswerte Abhängigkeit der Parameter D_j und δ_T voneinander war nicht festzustellen.

Noch deutlicher werden die Unterschiede zwischen den Pollenwolken bei Betrachtung des allelischen Abstands d_0 . Die Auswertung aller 1176 Paarvergleiche zwischen den Pollenwolken der 49 Winterlinden ergab

- einen minimalen allelischen Abstand d_0 von 1,7 %
- einen maximalen allelischen Abstand d_0 von 94,7 %
- einen mittleren allelischen Abstand d_0 von 44,9 %.

Folglich haben je zwei Pollenwolken im Einzelfall bis zu 94,7 % und im Mittel 44,9 % der Allele nicht gemeinsam!

Aus dem Teil der Population, in dem 45 Winterlinden in der Dichte eines Reinbestandes stehen, wurden die effektiven Pollenwolken von vier Winterlinden ermittelt. Der geringste allelische Abstand zwischen den acht Paarvergleichen betrug 6,5 %, der höchste 33,5 % und das Mittel 25,9 %.

Die Pollenwolke eines Baumes kann für δ_T dann hohe Werte annehmen, wenn überwiegend Fremdpollen von vielen, genetisch variablen Polleneltern effektiv geworden sind. Bei einem hohen Anteil der Selbstbefruchtung wird dann ein großes δ_T berechnet, wenn der Samenelter an vielen Genorten heterozygot ist, also einen hohen Heterozygotiegrad aufweist. Verfügt der Samenelter über einen geringen Heterozygotiegrad und besteht die effektiv gewordene Pollenwolke zu großen Teilen aus Eigenpollen, ist die genetische Variation innerhalb dieser Pollenwolke klein. Diese Abhängigkeit der Variation innerhalb einer Pollenwolke vom Heterozygotiegrad des Samenelters zeigt sich auch für die 49 Winterlinden. Während D_j unbeeinflusst vom Heterozygotiegrad des Samenelters bleibt, korreliert δ_T signifikant mit diesem (s. Tab. 4.6).

Tab. 4.6 Berechnete **Korrelation** von Diversität (v), hypothetisch gametischer Multilocus-Diversität (v_{gam}), Variation innerhalb einer Pollenwolke (δ_T) und Differenzierung zwischen den **Pollenwolken** (D_j) mit dem **Heterozygotiegrad des Samenelters**. In die Berechnung der Bestimmtheitsmaße ging die Gesamtpopulation jeweils inklusive und exklusive der in der Feldmark stehenden Winterlinden ein. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

	Bestimmtheitsmaß r^2			
	v	v_{gam}	δ_T	D_j
Gesamtpopulation	(+) 0,14**	(+) 0,15**	(+) 0,13*	(+) 0,02
ohne Feldlinden	(+) 0,16**	(+) 0,18**	(+) 0,15**	(+) 0,01

Die genetische Differenzierung der Pollenwolke eines Samenelters zum Komplement aller restlichen Pollenwolken wird von der genetischen Struktur des Samenelters weniger beeinflusst (s. o.); vielmehr ist für eine geringe Differenzierung zum Komplement entscheidend, ob ein nennenswerter Beitrag genetischer Information anderer Populationsmitglieder in dieser Pollenwolke enthalten ist. Sind die Nachkommen des betrachteten Samenelters von vielen verschiedenen Polleneltern befruchtet worden, wird D_j tendenziell kleine Werte annehmen; sind die Nachkommen überwiegend aus Selbstbefruchtung entstanden, wird die effektiv gewordene Pollenwolke ein hohes D_j zum Komplement der restlichen Pollenwolken

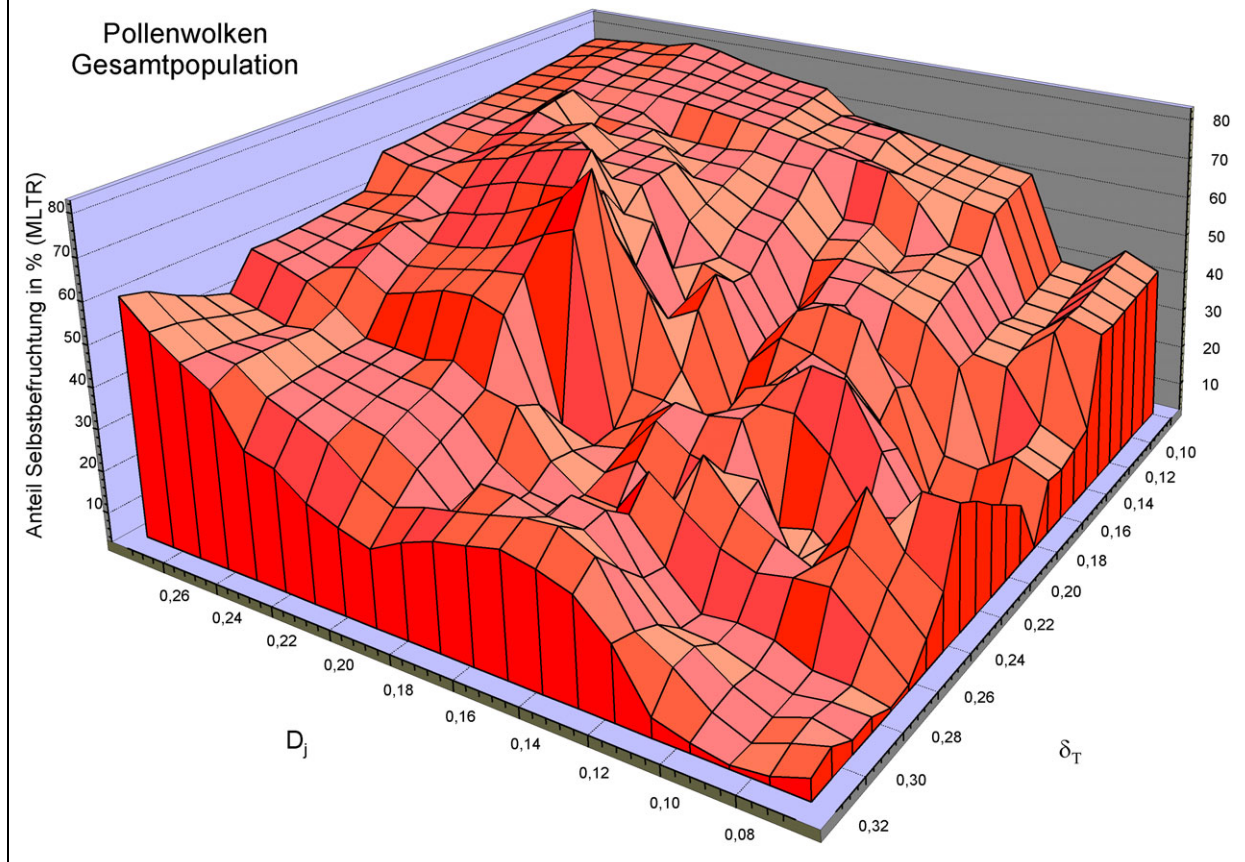
aufweisen. Bei einer linearen Regressionsanalyse wird diese Aussage eindrucksvoll durch die positive und hoch signifikante Korrelation der (über verschiedene Verfahren ermittelten) Selbstbefruchtungsraten mit dem D_j der Pollenwolken für die 49 Winterlinden untermauert (s. Tab. 4.7).

Tab. 4.7 Berechnete **Korrelation** der über verschiedene Verfahren ermittelten **Selbstbefruchtungsraten** mit δ_T und D_j der **Pollenwolken** für 49 Winterlinden. In die Berechnung der Bestimmtheitsmaße ging die Gesamtpopulation jeweils inklusive und exklusive der in der Feldmark stehenden Winterlinden ein. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

		Bestimmtheitsmaß r^2				
		Ausschluß	EFG 2 Δ	EFG 4 Δ	EFG 8 Δ	MLTR
δ_T	Gesamtpopulation	(-) 0,15**	(-) 0,04	(-) 0,05	(-) 0,05	(-) 0,14**
	ohne Feldlinden	(-) 0,08	0,00	0,00	(-) 0,01	(-) 0,06
D_j	Gesamtpopulation	(+) 0,27***	(+) 0,33***	(+) 0,39***	(+) 0,42***	(+) 0,35***
	ohne Feldlinden	(+) 0,15**	(+) 0,20**	(+) 0,26***	(+) 0,31***	(+) 0,24***

Diese starke Korrelation mit der Selbstbefruchtungsrate ist für δ_T nicht in dem Maße gegeben. Wie oben geschildert, kann auch bei einer hohen Selbstbefruchtungsrate eine große Variation in der Pollenwolke zu finden sein, wenn der Samenelter einen hohen Heterozygotiegrad aufweist. Trotzdem sollte, je nach Verfahren, von einem mäßigen negativen Einfluß eines hohen Anteils an Selbstbefruchtung auf δ_T ausgegangen werden. Der Zusammenhang zwischen D_j , δ_T und der Selbstbefruchtungsrate (ermittelt mit dem Programm MLTR) ist in der folgenden Abb. 4.13 veranschaulicht:

Abb. 4.13 Abhängigkeit von D_j und δ_T der Pollenwolken von der Selbstbefruchtungsrate für 49 Winterlinden der Gesamtpopulation Schwiegershausen. Die Selbstbefruchtungsrate wurde mit dem Programm MLTR berechnet.



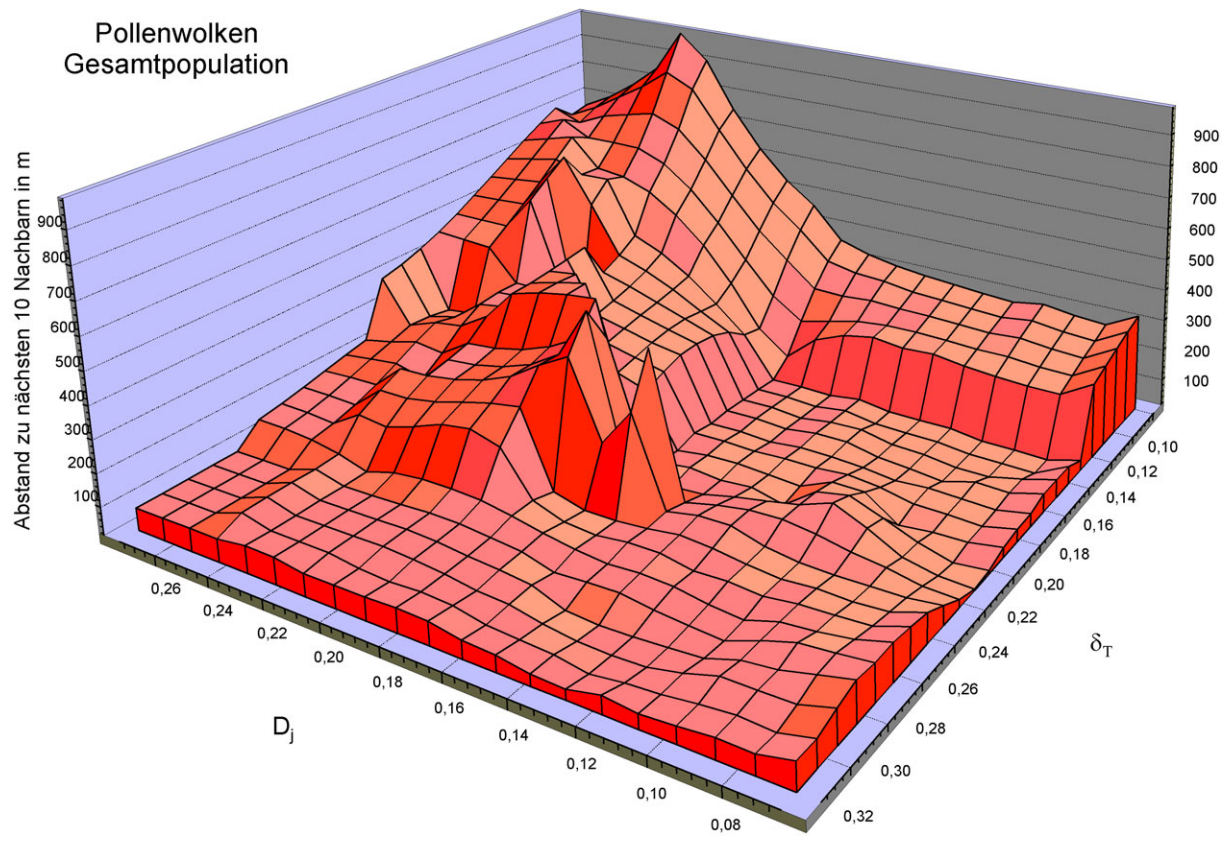
Neben dem Heterozygotiegrad und der Selbstbefruchtungsrate des Sameneltern werden noch weitere Faktoren bezüglich eines möglichen Einflusses auf die Variation der Pollenwolken überprüft. In Frage kommen dafür Faktoren, die eine hohe Selbstbefruchtungsrate und gleichzeitig den Beitrag nur weniger Polleneltern fördern könnten: Der Abstand des Sameneltern zum nächsten und der \varnothing Abstand zu den nächsten 5 bzw. 10 Nachbarn, die Kronengröße des Sameneltern und die \varnothing Kronengröße der nächsten 5 bzw. 10 Nachbarn. Dabei zeigen sich lediglich bei der Betrachtung der Gesamtpopulation, also inklusive der isoliert in der Feldmark stehenden Winterlinden, eine signifikante positive Korrelation von D_j bzw. eine negative Korrelation von δ_T mit der Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern. Für D_j wird betreffend der Gesamtpopulation auch eine signifikante positive Abhängigkeit mit der Kronengröße des Sameneltern berechnet (s. Tab. 4.8).

Tab. 4.8 Berechnete **Korrelation** von D_j und δ_T der **Pollenwolken** mit der **Entfernung** des Samenalters zu den nächsten potentiellen Paarungspartnern, der \varnothing **Kronengröße** der nächsten potentiellen Paarungspartner und der Kronengröße des Samenalters. In die Berechnung der Bestimmtheitsmaße ging die Gesamtpopulation jeweils inklusive und exklusive der in der Feldmark stehenden Winterlinden ein. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

		Bestimmtheitsmaß r^2					
		Entfernung nächster Nachbar	Kronengröße Samenalter	nächste 10 Nachbarn		nächste 5 Nachbarn	
				Entfernung	Kronengrößen	Entfernung	Kronengrößen
δ_T	Gesamtpopulation	(-) 0,11**	(-) 0,06	(-) 0,12**	(-) 0,02	(-) 0,13**	(-) 0,02
	ohne Feldlinden	(+) 0,02	0,00	(+) 0,03	(+) 0,01	(+) 0,01	(+) 0,03
D_j	Gesamtpopulation	(+) 0,20**	(+) 0,13*	(+) 0,14**	(+) 0,02	(+) 0,14**	(+) 0,02
	ohne Feldlinden	0,00	0,00	0,00	(-) 0,01	(-) 0,01	(-) 0,02

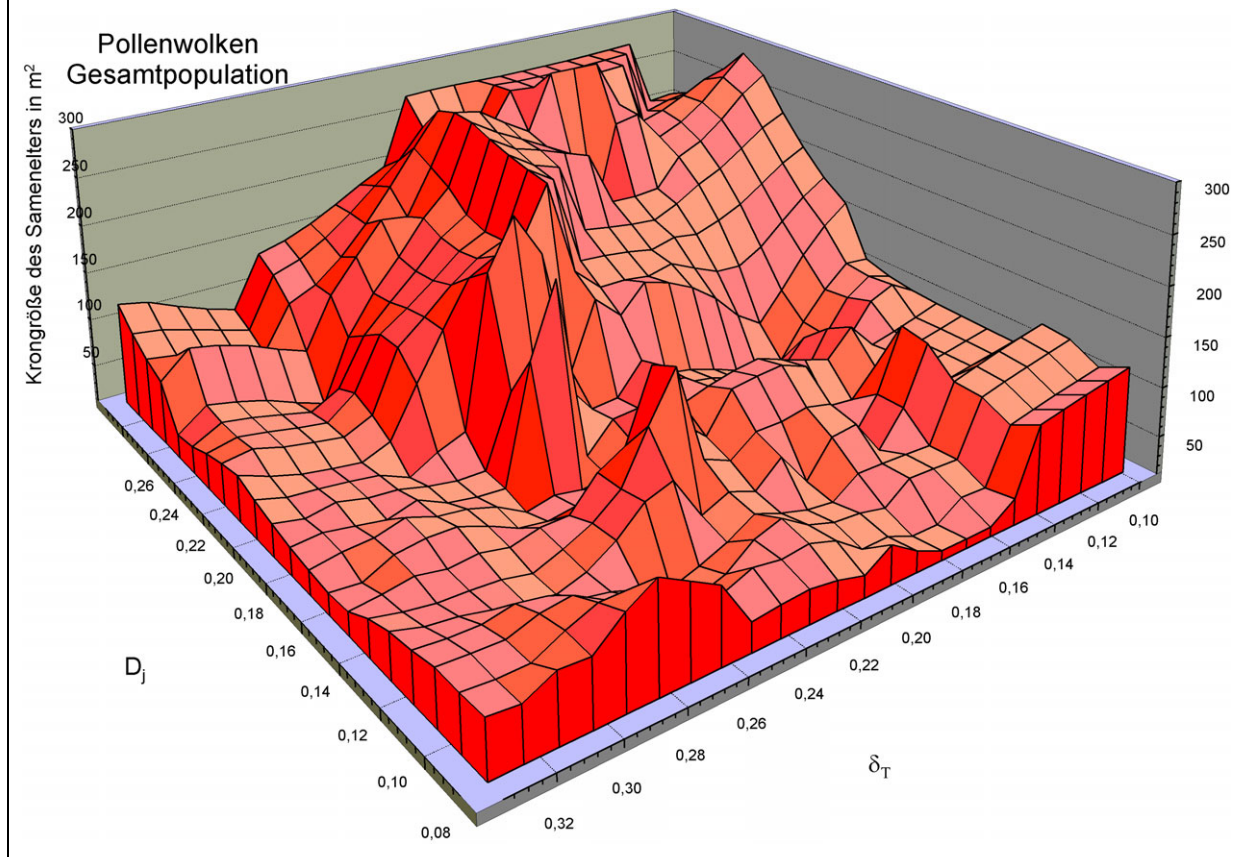
Die folgenden 3D-Graphiken zeigen die Abhängigkeit von D_j und δ_T von dem \varnothing Abstand des Samenalters zu den nächsten 10 Nachbarn (Abb. 4.14) und von der Kronengröße des Samenalters (Abb. 4.15) bei Betrachtung der Gesamtpopulation Schwiegershausen.

Abb. 4.14 Abhängigkeit von D_j und δ_T der Pollenwolken von der \varnothing Entfernung des Samenalters zu den nächsten 10 Paarungspartnern für 49 Winterlinden der Gesamtpopulation Schwiegershausen.



Während die Abhängigkeit von D_j und δ_T von der Entfernung des Samenleters zu den nächsten zehn Nachbarn offensichtlich ist (Abb. 4.14), ist dieses für die Kronengröße des Samenleters nur für D_j gegeben (Abb. 4.15). δ_T zeigt lediglich eine nicht signifikante Tendenz, bei größeren Kronen einen kleineren Wert anzunehmen.

Abb. 4.15 Abhängigkeit von D_j und δ_T der Pollenwolken von der Kronengröße des Samenleters für 49 Winterlinden der Gesamtpopulation Schwiegershausen.



Zu beachten ist, daß eine signifikante Korrelation von den Faktoren Abstand zu den nächsten Paarungspartnern und Kronengröße des Samenleters nur für die Gesamtpopulation berechnet werden. Gehen die abseits in der Feldmark stehenden Winterlinden nicht in die Berechnungen ein, wird für die Winterlinden im Bestand keine Abhängigkeit von diesen Faktoren ausgewiesen.

Fazit

Die Unterschiede zwischen den effektiv gewordenen Pollenwolken der einzelnen Winterlinden sind groß. Sehr unterschiedliche und teilweise große Werte ihrer Differenzierung bestätigen dies. Im Mittel haben die Pollenwolken 44,9 % der Allele nicht gemeinsam, im Einzelfall sogar bis zu 94,7 %.

Die Variation innerhalb einer Pollenwolke (δ_T) ist dann hoch, wenn die Nachkommen überwiegend aus Fremdbefruchtung hervorgegangen sind. Bei einem hohen Selbstbefruchtungsanteil kann die Variation innerhalb einer Pollenwolke ebenfalls groß sein, wenn der Samenelter einen hohen Heterozygotiegrad aufweist.

Eine strikte Korrelation besteht zwischen dem D_j der Pollenwolke und der Selbstbefruchtungsrate des betreffenden Samenelters. Die Differenzierung zwischen einer Pollenwolke und dem Komplement der restlichen Pollenwolke (D_j) steigt mit der Selbstbefruchtungsrate des Samenelters. D_j bleibt hingegen vom Heterozygotiegrad des Samenelters unbeeinflusst.

Nur für die Gesamtpopulation (inklusive der in der Feldmark stehenden Winterlinden) kann eine Abhängigkeit der Parameter D_j und δ_T von der Entfernung des Samenelters zu den nächsten Paarungspartnern und für D_j von der Kronengröße des Samenelters festgestellt werden.

4.4 Bestäubungsversuche

Grundlage für dieses Kapitel bilden die im Sommer in der Blühperiode 1995 durchgeführten Bestäubungsversuche an drei Winterlinden des Versuchsbestandes Schwiegershausen (ausführliche Beschreibung s. Kap. 3.6.3). Die Ergebnisse der verschiedenen Versuche für die untersuchten Bäume Nr. 56, 64 und 65 werden in der Tab. 4.9 zusammengefaßt.

Tab. 4.9 Ausmaß der Entwicklung von Blüten zu vitalen Samen unter verschiedenen Versuchsbedingungen.

Nr.	Versuch	Blüten			Samenansatz				Samen	
	Bedingungen	12.07.95	04.08.95		31.08.95	10.10.95		vital		
1	Tüte+unbehandelt	345	205	59,4%	33	9,6%	7	2,0%	4	1,2%
2	Tüte+emaskuliert	282	228	80,9%	72	25,5%	2	0,7%	0	0,0%
3	Tüte+emask.+künstl.Best.	319	223	69,9%	100	31,3%	52	16,3%	21	6,6%
	1-3	946	656	69,3%	205	21,7%	61	6,4%	25	2,6%
4	Nylon+unbehandelt	397	153	38,5%	25	6,3%	4	1,0%	1	0,3%
5	Nylon+emaskuliert	306	175	57,2%	61	19,9%	1	0,3%	1	0,3%
6	Nylon+emask.+künstl.Best.	348	185	53,2%	53	15,2%	22	6,3%	17	4,9%
	4-6	1051	513	48,8%	139	13,2%	27	2,6%	19	1,8%
7	Frei+unbehandelt	388	188	48,5%	62	16,0%	19	4,9%	13	3,4%
8	Frei+emaskuliert	342	195	57,0%	79	23,1%	34	9,9%	12	3,5%
9	Frei+emask.+künstl.Best.	156	98	62,8%	52	33,3%	21	13,5%	6	3,8%
	7-9	886	481	54,3%	193	21,8%	74	8,4%	31	3,5%
	1-9	2883	1650	57,2%	537	18,6%	162	5,6%	75	2,6%

Bei vollständiger Isolation und Emaskulierung der Blüten (Versuchsbedingung 2) und fehlerfreier Durchführung ist mit dem Ausbleiben von Fruchtansatz zu rechnen. Dies ist allerdings nur dann gegeben, wenn die Winterlinde nicht asexuell über Apomixis reproduzieren kann. Die Versuchsbedingung 2 (Tüte + emaskuliert) stellt somit eine Nullkontrolle dar. Wie der Tab. 4.9 zu entnehmen ist, hat nur unter der Versuchsbedingung 2 überhaupt keine Samenbildung stattgefunden. Eine Samenbildung wird durch eine Isolation per se nicht beeinträchtigt (unter den Versuchsbedingungen 3 und 6 werden prozentual die meisten Samen gebildet).

Aus den isolierten unbehandelten Blüten (Versuchsbedingung 1) entwickelten sich vier vitale Samen (1,2 % der so behandelten Blüten), die nach dem Pollenelterbestimmungsverfahren EFG 2Δ aus Selbstbefruchtung entstanden sind.

Einen Fruchtansatz von jeweils 0,3 % erreichten die gegen Insekten isolierten und nicht künstlich bestäubten Blüten (Versuchsbedingungen 4 und 5).

Der höchste Samenansatz wird unter Versuchsbedingung 3 mit 6,6 % der untersuchten Blüten erreicht, gefolgt von 4,9 % unter Versuchsbedingung 6. Dieses zeigt die hohe Effizienz künstlicher Bestäubung bei der Winterlinde. Bei den frei liegenden Blüten (Versuchsbedingungen 7-9) ist nach künstlicher Bestäubung kein signifikant höherer Samenansatz zu beobachten. Bei freier Abblüte (Versuchsbedingung 7) entwickelten 13 der 388 unbehandelten Blüten vitale Samen (3,4 %).

4.4.1 Art des Pollentransportes

Bei den Versuchen 4 und 5 ist eine Bestäubung der Narben durch Insekten mittels Nylonnetze unterbunden worden. Das Nylonnetz für sich hat keinen negativen Einfluß auf die Samenbildung, da aus Versuch 6 nach künstlicher Bestäubung ein hoher Samenansatz resultierte.

Nach einer Pollenelterbestimmung über das Ausschlußverfahren bzw. über die Methode EFG 2Δ (vgl. Kap. 3.9) wurde der Samen in Versuch 4 von Fremdpollen, der in Versuch 5 von Eigenpollen befruchtet. Im Versuch 5 wurden die Blüten emaskuliert, der Eigenpollen muß von anderen Blüten des Samenelters durch die Nylonmaschen von außen auf die Narbe gelangt sein. In beiden Fällen kann der Pollen nur über Wind bzw. Schwerkraft auf die Narben transportiert worden sein.

4.4.2 Selbststerilität

Die Zahl der Samenanlagen für die jeweiligen Versuchsbedingungen wurde in vier verschiedenen Entwicklungsstadien, vom Beginn der Blüte am 12.7. bis zur Beerntung am 10.10., ermittelt (Tab. 4.9, S. 105). Durch einen Vergleich der Reduktion fremd-, selbst- und unbestäubter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien ist festzustellen, ob Selektion in Form von Selbstinkompatibilität und/oder Inzuchtdepression wirksam ist. Zwischen Selbstinkompatibilität und früher Inzuchtdepression (bis zur Entwicklung des vitalen Samens) läßt sich über die durchgeführten Versuchsreihen nicht unterscheiden. Dazu wäre zusätzlich eine Untersuchung des Pollenschlauchwachstums im Griffel der Blüten nötig gewesen.

Repräsentativ für selbstbestäubte Blüten sind die Versuche 1 und 4. Eine Selbstbestäubung durch Schwerkraft, Erschütterung, Thermik oder Kleininsekten innerhalb der Isolation ist möglich, da die Blüten nicht emaskuliert wurden. Bei der vollständigen Isolierung (Versuch 1) ist jeglicher Eintrag von Fremdpollen unterbunden. Bei der Nylonisolation in Versuch 4 wird allein der durch Insekten transportierte Fremdpollen ausgeschlossen, durch Wind von außen eingetragener Fremdpollen nicht. Der Eintrag ist jedoch aufgrund der Ergebnisse des vorigen Kapitels als unbedeutend einzuschätzen. Aus diesem Grund kann auch, zusammen mit dem Versuch 2, der Versuch 5 als repräsentativ für unbestäubte Blüten gelten. Die emaskulierten Blüten können nur durch Polleneintrag bestäubt werden, die durch die Isolation gelangt sind. Bei Versuch 2 ist Bestäubung aufgrund vollständiger Isolation gänzlich ausgeschlossen, bei Versuch 5 kann der Polleneintrag über Wind durch die Nylonmaschen ebenfalls vernachlässigt werden.

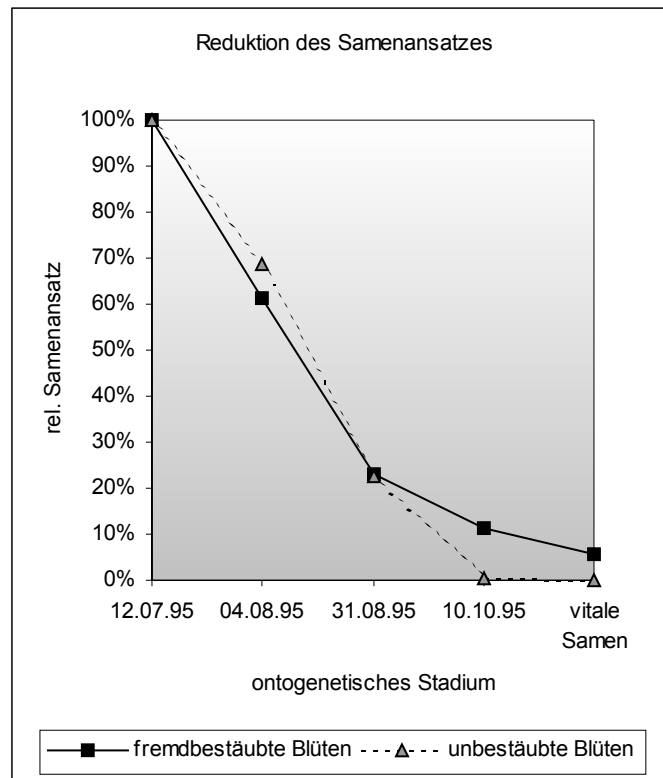
Für Fremdbestäubung stehen die Versuche 3 und 6. Die Blüten wurden emaskuliert und mit Pollen anderer Winterlinden künstlich bestäubt. Eine Selbstbestäubung ist ausgeschlossen und Samen können nur aus Fremdbefruchtung entstanden sein. Zu beachten ist, daß sich unter den als fremd- und selbstbestäubt eingestuften Blüten ein nicht zu quantifizierender Anteil unbestäubter Blüten befinden können.

Die mit dem Chi²-Test berechneten Signifikanzen für die Reduktion des Samenansatzes werden vom Ausgangsstadium (am 12.7.95) und den verschiedenen Beobachtungszeitpunkten berechnet. Damit können generelle Unterschiede zwischen der Samenreduktion verschiedener Bestäubungsvarianten auf Signifikanz getestet werden. Für eine Bestimmung des Zeitraumes einer evtl. einsetzenden Selektion werden zudem Signifikanzen schrittweise von Stadium zu Stadium berechnet, d. h. der Samenansatz des jeweils vorhergehenden Stadiums bildet das

Ausgangsstadium für die Reduktion des Samenansatzes (und nicht durchgehend der Blütenansatz am 12.7).

Vergleich fremdbefruchtete/unbefruchtete Samenanlagen

Abb. 4.16 Vergleich der Reduktion fremdbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.



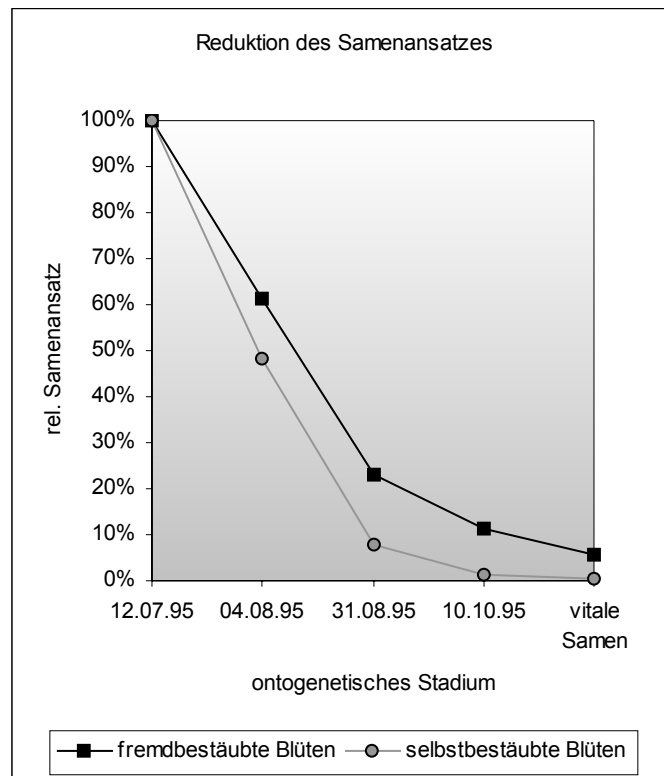
Zum Beobachtungszeitpunkt am 31.8. (sechs Wochen nach Blühbeginn) sind die fremdbefruchteten und die unbefruchteten Samenanlagen in gleichem Umfang reduziert worden. Zum 4.8. ist sogar eine geringere Reduktion unbefruchteter Samenanlagen zu verzeichnen, welche aber nicht signifikant ist. Erst zwischen dem 31.8. und 10.10. kommt es zu einem Abwurf aller unbefruchteten Samenanlagen. Bei den Fremdbefruchteten ist die Reduktion in diesem Zeitraum hingegen signifikant geringer (Tab. 4.10).

Tab. 4.10 Reduktion fremdbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.

	Blüten		Samenansatz		vitale Samen
	am 12.7.	am 4.8.	am 31.8.	am 10.10.	
fremdbestäubt	667	408	153	74	38
unbestäubt	588	403	133	3	1
Stadium 12.7.	n.s.	n.s.	***	***	
vorhergehendes Stadium	n.s.	n.s.	***	n.s.	

Vergleich fremdbefruchtete/selbstbefruchtete Samenanlagen

Abb. 4.17 Vergleich der Reduktion fremdbefruchteter und selbstbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.



Aus der Abb. 4.17 und Tab. 4.11 wird ersichtlich, daß von Anbeginn der Beobachtungen am 12.7. starke Selektion gegen selbstbefruchtete Samenanlagen wirksam war. Vom 12.7. bis einschließlich 10.10. werden in jedem der drei beobachteten ontogenetischen Stadien gegenüber den fremdbefruchteten die selbstbefruchteten Samenanlagen signifikant stärker reduziert. Nach dem 10.10. treten keine selektiven Kräfte auf. Bei Betrachtung von Stadium zu Stadium

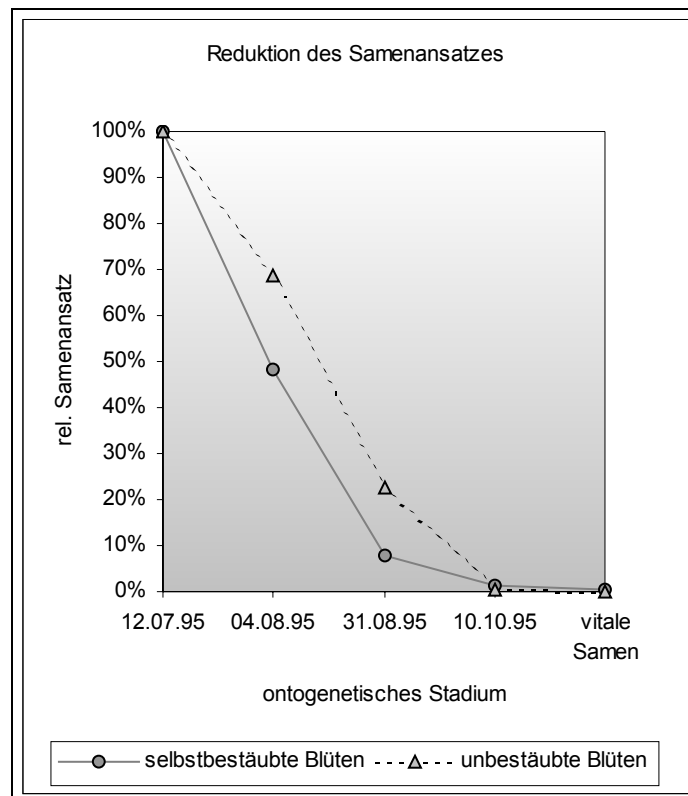
kann ab diesem Zeitpunkt kein signifikanter Unterschied zwischen Selbst- und Fremdbefruchtung festgestellt werden.

Tab. 4.11 Reduktion fremdbefruchteter und selbstbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.

	Blüten		Samenansatz		vitale Samen
	am 12.7.	am 4.8.	am 31.8.	am 10.10.	
fremdbestäubt	667	408	153	74	38
selbstbestäubt	742	358	57	10	4
Stadium 12.7.	***	***	***	***	***
vorhergehendes Stadium	***	***	***	***	n.s.

Vergleich selbstbefruchtete/unbefruchtete Samenanlagen

Abb. 4.18 Vergleich der Reduktion selbstbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.



Die nach Selbstbefruchtung sofort einsetzende Selektion ist auch im Vergleich mit unbefruchteten Samenanlagen signifikant. Die unbefruchteten Samenanlagen wurden erst zum Beobachtungszeitpunkt am 10.10.95 abgeworfen, vorher nur in dem Umfang fremdbefruchteter

Samenanlagen (s. o.). Nach Selbstbefruchtung kommt es hingegen bereits vor dem 10.10.95 zu einer deutlich stärkeren Reduktion der Samenanlagen (s. Abb. 4.18 bzw. Tab. 4.12).

Tab. 4.12 Vergleich der Reduktion selbstbefruchteter und unbefruchteter Samenanlagen in verschiedenen ontogenetischen Stadien.

	Blüten		Samenansatz		vitale Samen
	am 12.7.	am 4.8.	am 31.8.	am 10.10.	
selbstbestäubt	742	357	57	10	4
unbestäubt	588	403	133	3	1
Stadium 12.7.	***	***	n.s.	n.s.	
vorhergehendes Stadium	***	***	***	n.s.	

Fazit

Nachweislich sind 0,3 % der Blüten vitale Samen aus Befruchtung entstanden, nachdem der Pollen über Wind oder Schwerkraft transportiert wurde.

Nach Selbstbefruchtung setzt von Beginn an eine starke Reduktion der Samenanlagen ein. Diese Reduktion ist in den ersten sechs (bis zwölf) Wochen nach Blühbeginn hochsignifikant stärker als nach Fremdbefruchtung oder bei unbefruchteten Samenanlagen.

4.5 Keimungsversuche

Motivation für die Durchführung von Keimversuchen war u. a. die Überprüfung des Einflusses einer erhöhten Selbstbefruchtungsrate auf die Viabilität der Nachkommen. Die Selbstbefruchtungsraten der in der Feldmark stehender Winterlinden F1 und F3 liegen mit 88 % bzw. 90 % deutlich über denen der Winterlinden 42 und 82 mit 57 % bzw. 53 % (s. Tab. 4.14). Der beabsichtigte Viabilitätsvergleich der aus Selbst- bzw. Fremdbefruchtung entstandenen Nachkommen ist über die Keimversuche möglich. Aus den im Versuchsbestand ausgebrachten Samen keimten nur sehr wenige und keiner dieser Keimlinge erreichte das Stadium einer vierjährigen Jungpflanze. Obwohl eine Bestandeslücke für das Keimbeet ausgesucht wurde, deutete starkes Vermoosen der Fläche auf ungünstige Lichtverhältnisse unter dem Schirm des Altbestandes hin. Die weiteren Ausführungen beziehen sich daher nur auf die Ergebnisse der im Gewächshaus angelegten Keimbeete. Der Tab. 4.13 ist zu entnehmen, daß die Keimprozentage der Nachkommen isoliert in der Feldmark stehender Linden (F1 und F3) weitaus geringer sind, als die von im Bestand mit anderen Winterlinden in Paarungskontakt stehenden Bäumen Nr. 42 und 82. Aus jeweils 200 ausgesäten Samen der Winterlinden Nr. 42 und 82 entwickelten sich 13,5 % bzw. 25,0 %, aus den der Winterlinden F1 und F3 5,0 % bzw. keine

vierjährigen Jungpflanzen. Ein maximales Keimprozent von 25 % im Gewächshaus ist, verglichen mit anderen Baumarten, als gering einzustufen.

Tab. 4.13 Entwicklung von Keimlingen bzw. mehrjährigen Pflanzen aus je 200 Samen isoliert (Baum F1 und F3) und dicht stehender Winterlinden (Baum 42 und 82).

		Keimungsversuch 10/95											
		Bestand						Gewächshaus					
		Keimlinge		Jungpflanzen				Keimlinge		Jungpflanzen			
Baum	Samen	10/96		8/97		6/99		10/96		8/97		6/99	
42	200	12	6,0%	3	1,5%	0	0,0%	24	12,0%	27	13,5%	27	13,5%
82	200	28	14,0%	8	4,0%	0	0,0%	46	23,0%	50	25,0%	50	25,0%
F1	200	9	4,5%	2	1,0%	0	0,0%	2	1,0%	10	5,0%	10	5,0%
F3	200	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%

Die Zunahme der Auflaufprozente von 1996 auf 1997 im Gewächshaus für die Bäume 42, 82 und F1 erklärt sich durch zusätzliche Keimlinge aus überliegenden Samen, die erst im zweiten Jahr nach der Aussaat keimten.

Eine genetische Inventur der vierjährigen Pflanzen für populationsgenetische Parameter konnte an neun Genorten und an elf für die Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten durchgeführt werden. Die Blätter der Jungpflanzen zeigten für die Genorte MDH-D, PGM-C und -D für eine sichere Auswertung der Zymogramme zu geringe Enzymaktivität. Um eine Vergleichbarkeit zu gewährleisten, wurde auf diese Genorte auch bei der genetischen Analyse der Samen verzichtet und die in Tab. 4.14 berechneten Ergebnisse können von denen anderer Kapitel abweichen.

Tab. 4.14 Selbstbefruchtungsanteil und Heterozygotiegrad für Samen und Jungpflanzen aus Nachkommenschaften isoliert (Baum F1 und F3) und dicht stehender Winterlinden (Baum 42 und 82). Der Selbstbefruchtungsanteil wurde über das Ausschlußverfahren, der Heterozygotiegrad zum einen für alle Genorte und zum anderen für diejenigen Genorte ermittelt, für die der Samenelter homozygot war. Δ = Differenz zwischen Samen und Jungpflanzen.

Baum Nr.	Stadium	Selbstbefruchtung Anteil		Heterozygotiegrad					
		%	Δ	Genorte				Samenelter homozygot	
				alle	alle	alle	alle	%	Δ
42	Samen	57		12,8				6,7	
	Jungpflanzen	33	-24 ***	17,4	+4,6 n.s.			12,5	+5,8 n.s
82	Samen	53		25,9				10,5	
	Jungpflanzen	36	-15 *	24,7	-1,2 n.s			12,3	+1,8 n.s
F1	Samen	88		20,0				2,4	
	Jungpflanzen	70	-18 **	25,6	+5,6 n.s			10,0	+7,6 *
F3	Samen	90		17,4				1,5	
	Jungpflanzen	-	-	-	-			-	-

Bei Betrachtung der Genorte konnte weder in den Samen ein signifikanter (durch Selbstbefruchtung induzierter) Homozygotenüberschuß noch in den Jungpflanzen ein signifikanter Heterozygotenüberschuß festgestellt werden. Durch die in den Jungpflanzen höher geschätzte Fremdbefruchtungsrate müßte der Heterozygotiegrad ansteigen, wie im Fall der Nachkommenschaft der Winterlinde Nr. 42 auch zu beobachten ist. Dieser erwartete Anstieg kann aber durch Genotyp des Samenelters verdeckt werden, wenn dieser an vielen Genorten heterozygot ist und auch nach Selbstbefruchtung für diese Genorte heterozygote Nachkommen entstehen. Dies trifft z. B. für die Nachkommen der Winterlinde Nr. 82 zu. Daher wurde der Heterozygotiegrad in den Samen und in den Jungpflanzen zusätzlich nur auf der Basis der Genorte berechnet, für die der Samenelter homozygot ist (s. Tab. 4.14). Werden diese Genorte betrachtet, wird zwischen dem Samenstadium und den vierjährigen Pflanzen in den Nachkommen der Winterlinden F1 signifikant gegen homozygote bzw. aus Selbstbefruchtung entstandene Nachkommen selektiert.

Eine gegen bestimmte Allele gerichtete Selektion ist für die verwendeten Genorte nicht nachzuweisen. Die genetischen Abstände (d_0) an den einzelnen Genorten waren zwischen Samen und Jungpflanzen generell gering und nur selten signifikant. Bei näherer Betrachtung dieser Unterschiede war die Signifikanz auf den höheren Anteil effektiver Fremdpollen in den Jungpflanzen und nicht auf eine gerichtete Selektion gegen bestimmte Allele zurückzuführen. Im

Mittel aller Genorte lag die Spanne der allelischen Abstände von Samen und Jungpflanzen bei 3,3 % (Baum Nr. 82) und 6,5 % (Baum F1).

4.6 Bestimmung von Polleneltern

In der Tab. 4.15 sind die Ergebnisse der Polleneltermbestimmung mit dem Ausschlußverfahren, der Methode EFG und dem Programm CERVUS dargestellt (s. Kap. 3.9).

Tab. 4.15 Effizienz bei der Identifizierung von Polleneltern mit verschiedenen Polleneltermbestimmungsverfahren bzw. Eingangsparametern; jeweils ermittelt für die Gesamtpopulation, den im Bestand und den vier in der Feldmark stehenden Linden. Bei CERVUS: 0% und 1% = fiktive Fehlerquote, + und * Signifikanzniveau bei 80% bzw. 95%.

GESAMTPOPULATION			
	Unters. Samen	3864	
		identifiziert	
		absolut	relativ
eindeutiger Ausschluß		331	8,6%
EFG 2Δ		2163	56,0%
EFG 4Δ		1331	34,4%
EFG 8Δ		895	23,2%
Cervus 0%σ^+		734	19,0%
Cervus 1%σ^+		628	16,3%
Cervus 0%*		709	18,4%
Cervus 1%*		367	9,5%
BESTAND			
	Unters. Samen	3481	
		identifiziert	
		absolut	relativ
eindeutiger Ausschluß		301	8,6%
EFG 2Δ		1841	52,8%
EFG 4Δ		1038	29,8%
EFG 8Δ		628	18,0%
Cervus 0%σ^+		619	17,8%
Cervus 1%σ^+		523	15,0%
Cervus 0%*		594	17,1%
Cervus 1%*		277	8,0%
FELDLINDEN			
	Unters. Samen	383	
		identifiziert	
		absolut	relativ
eindeutiger Ausschluß		30	7,8%
EFG 2Δ		323	84,2%
EFG 4Δ		293	76,3%
EFG 8Δ		267	69,6%
Cervus 0%σ^+		115	30,0%
Cervus 1%σ^+		105	27,4%
Cervus 0%*		115	30,0%
Cervus 1%*		90	23,5%

4.6.1 Eindeutiges Ausschlußverfahren

Bei dem Ausschlußverfahren werden nur diejenigen Polleneltern berücksichtigt, die aufgrund ihres Genotyps von allen Populationsmitgliedern als einzige nicht von einer Pollenelternschaft ausgeschlossen wurden. Daher die Formulierung eindeutiger Ausschluß. Nach dem Ausschlußprinzip konnten auf der Basis vierzehn polymorpher Genloci bei den 3864 untersuchten Samen 331 (8,6 %) Polleneltern zweifelsfrei identifiziert werden (Tab. 4.15).

4.6.2 EFG

Mit der Wahl der Diskriminanzschwelle Δ variiert erwartungsgemäß der Anteil ermittelter wahrscheinlichster Polleneltern. Wird die Schwelle so hoch angesetzt, daß der EFG-Wert des wahrscheinlichsten Pollenelterns mindestens den achtfachen Wert des zweitwahrscheinlichsten beträgt (8Δ), kann für 895 (23,2 %) der 3864 Samen der Gesamtpopulation ein Polleneltern ermittelt werden (s. Tab. 4.15). Bei einer Diskriminanzschwelle von 4Δ erhöht sich der Anteil ermittelter wahrscheinlichster Polleneltern auf 1331 (34,4 %) bzw. bei 2Δ auf 2163 (56,0 %). Somit konnte, je nach Wahl der Diskriminanzschwelle, weit mehr als der Hälfte der Samen ein Polleneltern zugeordnet werden. Durch Veränderung der Diskriminanzschwelle Δ ändert sich die Rangfolge der Polleneltern nicht, da der davon unabhängige (weil zuvor berechnete) EFG-Wert für die möglichen Polleneltern des betrachteten Nachkommen gleich bleibt. Nur der Anteil der ermittelten Polleneltern wird durch die Diskriminanzschwelle beeinflusst. Wird für einen bestimmten Samen ein wahrscheinlichster Polleneltern mit allen drei Diskriminanzschwellen bestimmt, ist dieser immer derselbe; es entstehen somit quantitative, aber keine qualitativen, Unterschiede.

4.6.3 CERVUS

Das Programm CERVUS bietet die Option der Wahl mehrerer Eingabemodi (s. Kap. 3.9.2.2). Um den Einfluß unterschiedlich gewählter Eingangsparameter auf die Bestimmung von Polleneltern zu überprüfen, wurden bei gleichbleibendem Datensatz vier verschiedene Kombinationen getestet, die sich innerhalb des von den Autoren des Programmes empfohlenen Wertebereichs befinden. Der Anteil identifizierter Polleneltern variiert, je nach Kombination von Fehlerquote (0 % und 1 %) und Signifikanzniveau des Δ -Wertes (80 % (+) und 95 % (*) in Tab. 4.15), zum Teil erheblich. Bei einer Fehlerquote von 1 % und einem Signifikanzniveau von 80 % (+) konnte ein Polleneltern nur für 9,5 % der Nachkommen ermittelt werden. Die mit

19 % höchste Effizienz wurde erwartungsgemäß mit der Kombination Fehlerquote 0 % und Signifikanzniveau 80 % erreicht (Tab. 4.15).

Ein direkter Vergleich der für die einzelnen Samen bestimmten Polleneltern zeigte qualitative Unterschiede in der Reaktion auf variierte Eingabeparameter. Ein identischer Datensatz von 711 Nachkommen (acht Nachkommenschaften) wurde mit CERVUS bei einem Signifikanzniveau 95 % und Fehlerquote 0 % bzw. mit einem Signifikanzniveau 80 % und Fehlerquote 1 % berechnet. Bei beiden Kombinationen stellte sich eine nahezu identischer Anteil ermittelter wahrscheinlichster Polleneltern von 18,2 % heraus (129 bzw. 130). Die Vermutung lag daher nahe, daß für die betrachteten Nachkommen jeweils derselbe wahrscheinlichste Polleneltern bestimmt worden ist. Tatsächlich aber wurden bei einem Signifikanzniveau 95 % und Fehlerquote 0 % bei 25 Samen Polleneltern ermittelt, für die bei einem Signifikanzniveau 80 % und Fehlerquote 1 % kein wahrscheinlichster Polleneltern bestimmt werden konnte. Umgekehrt wurden bei einem Signifikanzniveau 80 % und Fehlerquote 1 % für 24 Nachkommen ein wahrscheinlichster Polleneltern ermittelt, bei einem Signifikanzniveau 95 % und Fehlerquote 0 % jedoch nicht. In zwei Fällen wurden den Samen unterschiedliche Polleneltern zugeordnet. Insgesamt stimmen demnach 51 ($\approx 39,2\%$) der 129 bzw. 130 ermittelten Polleneltern nicht überein.

4.6.4 Vergleich der Pollenelternbestimmungsverfahren

Trotz der relativ hohen Zahl von vierzehn überwiegend hochvariablen Genorten und der relativ geringen Zahl von 141 potentiellen Polleneltern kann mit dem Ausschlußverfahren ein eindeutiger Polleneltern nur 8,6 % der Samen zugeordnet werden. Ein Blick in die Tab. 4.15 verdeutlicht im Vergleich dazu die sehr hohe Effizienz des EFG-Verfahrens. Bei einer Diskriminanzschwelle 2Δ beträgt der Anteil der ermittelten Polleneltern 56 %, also eine Steigerung um das Sechsfache. Auch mit der sehr hoch angesetzten Diskriminanzschwelle 8Δ werden immer noch deutlich mehr wahrscheinlichste Polleneltern ermittelt als mit dem Ausschlußverfahren und mit den CERVUS-Kombinationen.

Interessant ist aber nicht nur der Anteil der identifizierten Polleneltern, sondern auch die Frage, ob die mit den verschiedenen Verfahren ermittelten Polleneltern für den jeweils betrachteten Nachkommen übereinstimmen. Ein qualitativer Vergleich zwischen den 709 mit CERVUS 0 %* und den 2163 mit EFG 2Δ für die Gesamtpopulation bestimmten Polleneltern zeigt erhebliche Abweichungen. Bei 84 Samen sind von CERVUS Polleneltern bestimmt worden, nicht aber von EFG 2Δ . In 26 Fällen wurden mit diesen beiden Verfahren den Nachkommen

unterschiedliche Polleneltern zugeordnet. Insgesamt sind 110 (15,5 %) der 709 Polleneltern nicht mit den von EFG 2 Δ ermittelten identisch. Es wurde zudem überprüft, ob die nach dem Ausschlußprinzip eindeutig bestimmten Polleneltern auch mit CERVUS als solche identifiziert wurden. Da im betrachteten Fall bei CERVUS die Fehlerquote mit 0 % eingegeben wurde und CERVUS als Basis der Berechnungen das Ausschlußverfahren verwendet, kann davon ausgegangen werden, daß die mit dem Ausschlußverfahren eindeutig bestimmten Polleneltern sich bei CERVUS vollständig wiederfinden. Indes tauchen aber zwölf eindeutig bestimmte Polleneltern bei CERVUS nicht als Polleneltern auf. Auch bei EFG ist das Ausschlußverfahren eine Basis für die Schätzung der Polleneltern. Damit kongruent wurden alle mit dem Ausschlußverfahren eindeutig ermittelten Polleneltern auch mit dem EFG-Verfahren als wahrscheinlichste Polleneltern bestimmt. Abweichungen davon konnten nicht festgestellt werden.

Bei allen mir bekannten genetischen Auswertungsverfahren besteht keine Option, eventuelle Fehler in den Datensätzen bei der Analyse zu berücksichtigen. Um eine Vergleichbarkeit zu gewährleisten, werden für spätere Erörterungen für CERVUS nur die Ergebnisse bei Eingabe einer 0 %igen Fehlerquote verwendet. Da sich der Anteil der identifizierter Polleneltern bei einer Fehlerquote von 0 % zwischen den beiden verwendeten Signifikanzniveaus zur Berechnung des Δ -Wertes nur geringfügig unterscheidet (18,35 % bzw. 19,0 %), sollen bevorzugt die Ergebnisse für das sicherere 95 %ige Signifikanzniveau betrachtet werden. Für weitere Betrachtungen (z. B. Herleitung von Pollentransportweiten) werden nur die von CERVUS 0 %* bestimmten Polleneltern eingehen. Eine vorab in Kauf genommene Fehlerquote ist nichts anderes als ein Abstrich am Ausschlußprinzip.

4.7 Selbstbefruchtung

Voraussetzung für sexuelle Reproduktion bei Pflanzen ist der Transport des Pollens auf die Narbe. Dieses gilt auch für Selbstbefruchtung. Die Weite des Pollentransportes kann im Falle von Autogamie wenige Millimeter, in einer ausladenden Lindenkrone bei Geitonogamie mehrere Meter betragen. Die Distanzklasse „Selbstbefruchtung“ wird in der Literatur mit einem Pollentransport von null Metern gleichgesetzt, welches aber eine zu starke und nicht korrekte Vereinfachung des Sachverhaltes darstellt (dazu siehe auch Kap. 4.7.4).

4.7.1 Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten

Mit dem Ausschlußverfahren wird die obere Grenze möglicher Selbstbefruchtung definiert, da hier alle Nachkommen in die Selbstbefruchtungsrate eingehen, bei denen der Samenelter gleichzeitig Pollenelter gewesen sein könnte. Es spielt keine Rolle, ob Fremdbefruchtung auch über andere Polleneltern möglich gewesen wäre. Neben dem Ausschlußverfahren wurden die Selbstbefruchtungsraten mit dem Programm MLTR (RITLAND 1994) berechnet. Ferner wurde versucht, die Selbstbefruchtungsrate über verschiedene Pollenelterbestimmungsverfahren zu ermitteln. Für die Methode EFG wurden die Polleneltern mit den Diskriminanzschwellen 2Δ , 4Δ und 8Δ ermittelt, anschließend bereinigt und daraus die Selbstbefruchtungsrate berechnet. Mit dem Programm CERVUS wurden die Polleneltern mit einer 0 %igen Fehlerquote der Daten und einem Signifikanzniveau von 95 % (*) bei der Berechnung des Δ -Wertes bestimmt, ohne eine vorangegangene Bereinigung der Nachkommen, denen kein wahrscheinlichster Pollenelter zugeordnet werden konnte. Die mit CERVUS berechneten Selbstbefruchtungsraten sind daher nur bedingt vergleichbar. Die Methodik zur Berechnung der Selbstbefruchtungsraten ist in Kap. 3.10 beschrieben.

Wird mit den Pollenelterbestimmungsverfahren CERVUS und EFG der Samenelter selbst als wahrscheinlichster Pollenelter ermittelt, geht der entsprechende Nachkomme als selbstbefruchtet in die Berechnung der Selbstbefruchtungsrate ein. Ähnlich wird verfahren, wenn eine Fremdbefruchtung ermittelt wird. Mit EFG konnten für maximal 56 % der Nachkommen ein Pollenelter bestimmt werden. Aus diesen 56 % ließe sich schon eine Selbstbefruchtungsrate ableiten (Tab. 4.15); über das Ausmaß der Fremd- und Selbstbefruchtung in den restlichen 44 % der Nachkommen, für die kein wahrscheinlichster, sondern mehrere wahrscheinliche Polleneltern ausgewiesen wurden, kann aber keine Aussage getroffen werden. Um die Information dieser unbestimmten Nachkommen besser zu nutzen, wird für das Verfahren EFG eine Bereinigung vorgenommen (s. Kap. 3.10.3), mit der ein Großteil dieser Nachkommen in selbst- oder fremdbefruchtet unterteilt werden kann. Über das Ausmaß und die Wirkung dieser Bereinigung gibt die Tab. 4.16 Aufschluß:

Tab. 4.16 Selbstbefruchtungsrate in den Nachkommen der Winterlindenpopulation Schwiegershausen, ermittelt über das Verfahren EFG unter Verwendung verschiedener Diskriminanzschwellen (Δ) vor und nach Bereinigung nicht eindeutig zuzuordnender Nachkommen.

Gesamtpopulation	EFG 2 Δ		EFG 4 Δ		EFG 8 Δ	
	unbereinigt	bereinigt	unbereinigt	bereinigt	unbereinigt	bereinigt
Untersuchte Samen	3864	3387	3864	3117	3864	2866
Anteil verbliebener Samen	100%	87,7%	100%	80,7%	100%	74,2%
nicht selbstbefruchtet	2846	2369	3115	2368	3366	2368
selbstbefruchtet	1018	1018	748	748	497	497
Anteil Selbstbefruchtung	26,3%	30,1%	19,4%	24,0%	12,9%	17,3%

Wie in der Tab. 4.16 zu sehen ist, sind von einer Bereinigung nur wenige Nachkommen betroffen. Bei einer Diskriminanzschwelle von 2 Δ ist eine Zuordnung zu Selbst- bzw. Fremdbefruchtung bei 477 Samen (12,3 %) nicht möglich. Diese werden daher aus einer weiteren Betrachtung herausgenommen. Bei der Diskriminanzschwelle 8 Δ erhöht sich dieser Anteil auf 998 Samen, was einer Reduktion des auswertbaren Probenumfangs um 25,8 % entspricht. Die Bereinigung hat keinen Einfluß auf die über EFG bestimmten selbstbefruchteten Nachkommen, wohl aber auf den verbleibenden Umfang der in die Bestimmung der Selbstbefruchtungsrate eingehenden Samen. Daher erhöht eine Bereinigung den Anteil der Selbstbefruchtung ebenso wie die Genauigkeit bei deren Bestimmung.

4.7.2 Umfang der Selbstbefruchtung

Wie schon erwähnt, bildet die nach dem Ausschlußverfahren berechnete Selbstbefruchtungsrate die obere Grenze, da allein aufgrund des Genotyps von Samenelter und Nachkommen keine höhere Schätzung möglich ist. Werden über die verschiedenen Verfahren höhere Anteile an Selbstbefruchtung ermittelt, kann dies nur auf eine fehlerhafte Dateneingabe oder auf ein fehlerhaftes Programm zurückzuführen sein. Um es vorwegzunehmen: bei keinem Verfahren ist ein solcher Fall aufgetreten.

Tab. 4.17 Über mehrere Verfahren ermittelte Selbstbefruchtungsraten für die Gesamtpopulation Schwiegershausen, die Linden im Bestand und in der Feldmark.

Selbstbefruchtungsraten						
Gesamtpopulation						
	Ausschluß	EFG 2Δ	EFG 4Δ	EFG 8Δ	MLTR	Cervus 0%*
einbezogene Samen	3864	3387	3117	2866	3864	3864
fremdbefruchtet	2370	2369	2368	2368		3560
selbstbefruchtet	1494	1018	748	497		303
Anteil Selbstbefruchtung	38,7 %	30,1 %	24,0 %	17,3 %	32,6 %	7,8 %
Bestand						
	Ausschluß	EFG 2Δ	EFG 4Δ	EFG 8Δ	MLTR	Cervus 0%*
einbezogene Samen	3481	3004	2739	2508	3481	3480
fremdbefruchtet	2235	2234	2234	2234		3259
selbstbefruchtet	1246	769	504	273		221
Anteil Selbstbefruchtung	35,8 %	25,6 %	18,4 %	10,9 %	28,8 %	6,4 %
Feldlinden						
	Ausschluß	EFG 2Δ	EFG 4Δ	EFG 8Δ	MLTR	Cervus 0%*
einbezogene Samen	383	383	378	359	383	383
fremdbefruchtet	135	135	134	135		301
selbstbefruchtet	248	248	244	224		82
Anteil Selbstbefruchtung	64,8 %	64,8 %	64,5 %	62,5 %	59,0 %	21,4 %

Bei einem Blick in die Tab. 4.17 fällt auf, daß die mit CERVUS berechneten Selbstbefruchtungsraten durchgehend deutlich unter denen anderer Verfahren liegen. Dieses ist begründet in der in Kapitel 4.6 beschriebenen geringen Effizienz dieses Programmes bei der Bestimmung wahrscheinlichster Polleneltern. Dementsprechend gering ist der Anteil der Nachkommen, bei denen Selbstbefruchtung nachgewiesen wurde. Aus diesen wenigen selbstbefruchteten Samen wird durch Division mit der Anzahl insgesamt untersuchter Samen die Selbstbefruchtungsrate berechnet. Diese geringe Effizienz bei der Identifizierung von Polleneltern bedingt daher nur eine eingeschränkte Eignung des CERVUS-Programmes für die Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten. Ähnliches gilt für das Verfahren EFG. Auch hier nimmt der Anteil der Anteil der Nachkommen, bei denen Selbstbefruchtung nachgewiesen wurde mit Höhe der verwendeten Diskriminanzschwelle ab (s. Tab. 4.15). Dadurch ist der von EFG 2Δ zu EFG 8Δ abnehmende Anteil der Selbstbefruchtungen zu erklären. Wie bei CERVUS erscheint der Anteil identifizierter Polleneltern der Diskriminanzschwelle 8Δ zu gering für eine repräsentative Bestimmung von Selbstbefruchtungsanteilen.

Ins Auge fallen die hohen Selbstbefruchtungsraten bei den solitär in der Feldmark stehen Linden (Feldlinden), die beträchtlich über denen der Linden im Bestand liegen. Im Mittel der Gesamtpopulation und des Bestandes liegen die mit MLTR berechneten Selbstbefruchtungsraten zwischen der oberen Grenze des Ausschlußverfahrens und den mit EFG ermittelten

Werten. Allein für die vier Winterlinden in der Feldmark wird mit MLTR ein niedrigerer Selbstbefruchtungsanteil als mit EFG berechnet. Insgesamt stimmen die Selbstbefruchtungs-raten bei MLTR und EFG 2Δ gut überein.

Eine detaillierte Betrachtung der Selbstbefruchtungs-raten in den Nachkommen der einzelnen Winterlinden liefert die Tab. 4.18.

Tab. 4.18 Mit verschiedenen Verfahren berechnete Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommen von 54 Winterlinden der Population Schwiegershausen. Mit F sind die Winterlinden in der Feldmark bezeichnet.

Selbstbefruchtungsraten der Einzelbäume in %						CERVUS
Baum Nr.	Ausschluß	EFG 2Δ	EFG 4Δ	EFG 8Δ	MLTR	0%*
1	45	31	31	31	44	25
2	49	45	37	25	34	11
3	70	0	0	0	70	0
8	5	0	0	0	4	0
10	31	8	8	6	19	6
11	48	0	0	0	29	0
14	15	13	0	0	5	0
15	43	15	8	0	36	0
22	18	0	0	0	10	0
23	14	9	6	3	12	3
25	11	3	0	0	6	0
26	68	0	0	0	62	0
27	41	17	5	0	38	0
28	47	22	0	0	40	0
32	46	46	37	5	45	26
33	14	13	11	6	7	3
36	32	31	23	15	31	16
38	19	14	0	0	16	10
42	52	47	32	0	47	18
59	13	0	0	0	9	0
68	22	7	1	1	3	1
69a	34	27	15	13	27	9
71	20	10	8	6	10	5
72	55	54	46	21	52	0
77	14	14	9	3	15	3
82	46	34	20	16	44	15
92	26	20	10	6	7	4
93	5	5	5	0	3	0
94a	36	20	0	0	31	0
95	43	43	43	43	43	0
97	5	5	0	0	-4	0
98	18	18	18	15	17	18
98a	40	35	27	25	35	10
104	63	38	33	9	61	0
107	67	23	17	17	63	0
109	54	54	51	28	50	0
111	3	0	0	0	1	0
112	43	12	0	0	35	0
113	9	7	2	0	-7	0
114	29	2	1	1	14	0
115	31	32	29	13	31	17
118	57	57	53	44	50	0
120	17	11	6	2	8	9
121	90	83	78	67	90	18
122	5	0	0	0	0	0

Ergebnisse

123	39	39	28	16	37	12
129	68	68	68	68	68	59
130	54	29	19	0	47	0
133	10	11	11	11	9	10
134	39	33	23	18	36	11
F1	68	68	67	62	66	28
F2	47	48	48	47	32	22
F3	90	89	88	84	90	5
F4	82	82	82	82	81	20
Gesamt	38,7	30,1	24,0	17,3	32,6	7,8

Die von MLTR berechneten Werte sind bis auf zwei Fälle durchweg plausibel. Einzig für die Bäume 97 und 113 werden, trotz wiederholter Kalkulationen, negative Selbstbefruchtungsrate ausgewiesen. Eine negative Selbstbefruchtungsrate kann nur mit den bekannten Unzulänglichkeiten des Programms erklärt werden (IVEY und WYATT 1999). Ob dieser Programmfehler sich auf die Berechnung der Selbstbefruchtungsrate dieser beiden Bäume beschränkt oder auch Werte für die anderen Bäume fehlerhaft sind, kann an dieser Stelle nicht geklärt werden. Wie aus Tab. 4.18 zu ersehen ist, weisen auch die mit ein und demselben Verfahren geschätzten Selbstbefruchtungsrate der einzelnen Bäume erhebliche Unterschiede auf. Ein Vergleich zwischen den Verfahren zur Bestimmung der Selbstbefruchtungsrate ergibt für die einzelnen Linden kein einheitliches Bild. Im Mittelpunkt weiterer Betrachtungen stehen die mit MLTR und EFG 2 Δ ermittelten Selbstbefruchtungsrate, da diese im Mittel der Gesamtpopulation die höchste Kongruenz aufweisen. Deutlich wird, daß für die einzelnen Linden in einem Fall mit der Methode EFG 2 Δ , im anderen mit MLTR eine höhere Selbstbefruchtungsrate berechnet wird. Diese Unterschiede zwischen den Verfahren werden eingehender in der Tab. 4.19 analysiert. Die auffälligsten Differenzen sind in der Tabelle unterlegt. Die mit MLTR berechneten negativen Selbstbefruchtungsrate bei den Bäumen 97 und 113 wurden durch den Wert 0 % ersetzt.

Tab. 4.19 Vergleich der mit MLTR und EFG 2Δ ermittelten Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommen von 54 Linden der Population Schwiegershausen. Mit F sind die Linden in der Feldmark bezeichnet.

Selbstbefruchtungsraten der Einzelbäume in %				
Baum Nr.	EFG 2Δ	MLTR	Differenz	Betrag
1	31,3	44	-12,8	12,8
2	44,5	34	10,5	10,5
3	0,0	70	-70,0	70,0
8	0,0	4	-4,0	4,0
10	8,0	19	-11,0	11,0
11	0,0	29	-29,0	29,0
14	12,8	5	7,8	7,8
15	14,9	36	-21,1	21,1
22	0,0	10	-10,0	10,0
23	9,1	12	-2,9	2,9
25	3,0	6	-3,0	3,0
26	0,0	62	-62,0	62,0
27	16,7	38	-21,3	21,3
28	22,1	40	-17,9	17,9
32	46,3	45	1,3	1,3
33	12,9	7	5,9	5,9
36	30,8	31	-0,2	0,2
38	13,6	16	-2,4	2,4
42	47,2	47	0,2	0,2
59	0,0	9	-9,0	9,0
68	7,1	3	4,1	4,1
69a	26,9	27	-0,1	0,1
71	10,2	10	0,2	0,2
72	54,0	52	2,0	2,0
77	14,2	15	-0,8	0,8
82	34,1	44	-9,9	9,9
92	19,6	7	12,6	12,6
93	5,0	3	2,0	2,0
94a	20,0	31	-11,0	11,0
95	43,3	43	0,3	0,3
97	5,2	0	5,2	5,2
98	17,7	17	0,7	0,7
98a	35,1	35	0,1	0,1
104	37,5	61	-23,5	23,5
107	23,1	63	-39,9	39,9
109	54,1	50	4,1	4,1
111	0,0	1	-1,0	1,0
112	12,0	35	-23,0	23,0
113	6,5	0	6,5	6,5
114	1,9	14	-12,1	12,1
115	31,8	31	0,8	0,8
118	56,7	50	6,7	6,7
120	10,7	8	2,7	2,7
121	82,6	90	-7,4	7,4
122	0,0	0	0,0	0,0
123	39,0	37	2,0	2,0

129	68,4	68	0,4	0,4
130	29,2	47	-17,8	17,8
133	10,7	9	1,7	1,7
134	32,5	36	-3,5	3,5
F1	68,2	66	2,2	2,2
F2	47,7	32	15,7	15,7
F3	89,3	90	-0,7	0,7
F4	81,9	81	0,9	0,9
Summe			-330,7	524,1
Mittelwert			-6,1	9,7

Im ungewichteten Mittel aller 54 Selbstbefruchtungsraten beträgt der Unterschied zwischen MLTR und EFG 2Δ nur 6,1 %, gewichtet reduziert sich die Differenz sogar auf 2,5 % (s. Tab. 4.18). Im Durchschnitt werden mit MLTR höhere Selbstbefruchtungsraten berechnet. Die Summe der Differenzen bei den Einzelbäumen von über 330,7 %, bzw. der Beträge von 524,1 % zeigen deutlich, daß auf der Ebene der einzelnen Nachkommenschaften lediglich eine bedingte Vergleichbarkeit zwischen den beiden Verfahren hergestellt werden kann. Eine unreflektierte Betrachtung geschätzter Selbstbefruchtungsraten über den Mittelwert der gesamten Population hätte eine weitgehende Übereinstimmung der Verfahren MLTR und EFG vorgetäuscht, welche de facto für die einzelnen Winterlinden nur bedingt existiert.

4.7.3 Ursachen der Selbstbefruchtung

Mit Hilfe linearer Regressionsanalysen wird versucht, die Einflußgrößen zu finden, welche für Fremd- bzw. Selbstbefruchtung verantwortlich sind. Als mögliche Ursachen für unterschiedliche Selbstbefruchtungsraten kommen der Abstand zu den nächsten Paarungspartnern, die Größe der Kronen benachbarter Paarungspartner und die Kronengröße des Samenelters in Frage. Dabei wurde zwischen dem \emptyset Abstand und der \emptyset Kronengröße der nächsten 5 bzw. 10 Nachbarn (Paarungspartner) des Samenelters unterschieden, um den Einfluß der örtlichen Populationsdichte auf die Selbstbefruchtungsrate zu bestimmen.

Um einen Überblick über die Kronengrößen der Sameneltern und deren Abstände zu den anderen Linden zu bekommen, enthält die Tab. 4.20 die für dieses Kapitel relevanten Daten der 54 eingehender untersuchten Winterlinden. Aus Platzgründen wird dabei auf Werte für die \emptyset Kronengröße der nächsten Nachbarn und den \emptyset Abstand zu den nächsten 5 Nachbarn verzichtet.

Tab. 4.20 Über verschiedene Verfahren ermittelte Selbstbefruchtungsraten unter den Nachkommen von 54 Winterlinden der Population Schwiegershausen zusammen mit Kronengröße, Abstand zum nächsten Nachbarn und \emptyset Abstand zu den nächsten 10 Nachbarn des Samenelters.

Baum Nr.	Aus- schluß	Selbstbefruchtungsrate in %					Kronen- größe m ²	Abstand in m	
		eindeutig	MLTR	EFG 2Δ	EFG 4Δ	EFG 8Δ		Samen elter	Nachbar
1	45	15	44	31	31	31	14,8	29,9	91,7
2	49	0	34	45	37	25	105,3	50,6	68,4
3	70	0	70	0	0	0	4,1	17,5	35,4
8	5	0	4	0	0	0	39,0	5,2	13,4
10	31	0	19	8	8	6	3,0	3,9	12,8
11	48	0	29	0	0	0	36,5	3,9	12,5
14	15	0	5	13	0	0	79,2	7	18,9
15	43	0	36	15	8	0	43,3	10,9	18,3
22	18	0	10	0	0	0	24,7	6,4	21,5
23	14	3	12	9	6	3	17,4	5,7	20,9
25	11	0	6	3	0	0	5,9	37	49,0
26	68	8	62	0	0	0	3,5	20,5	71,6
27	41	0	38	17	5	0	7,9	12,4	60,4
28	47	0	40	22	0	0	11,4	12,4	56,0
32	46	0	45	46	37	5	17,7	106,4	131,0
33	14	3	7	13	11	6	61,9	23,1	66,2
36	32	4	31	31	23	15	26,6	6,6	55,9
38	19	0	16	14	0	0	32,5	5,8	57,7
42	52	0	47	47	32	0	96,6	8,1	15,3
59	13	0	9	0	0	0	22,1	4,2	13,8
68	22	0	3	7	1	1	5,0	40,6	59,4
69a	34	0	27	27	15	13	10,0	10	61,7
71	20	1	10	10	8	6	90,3	6	71,6
72	55	1	52	54	46	21	280,5	6	79,7
77	14	0	15	14	9	3	35,2	5,5	13,4
82	46	10	44	34	20	16	64,9	5,4	11,2
92	26	4	7	20	10	6	68,1	91,9	138,6
93	5	0	3	5	5	0	77,0	84,9	184,1
94a	36	0	31	20	0	0	72,6	17,9	53,6
95	43	0	43	43	43	43	61,0	48,5	153,9
97	5	0	-4	5	0	0	35,6	10,4	55,6
98	18	4	17	18	18	15	65,6	56,9	83,9
98a	40	10	35	35	27	25	21,0	48,5	151,5
104	63	0	61	38	33	9	32,0	84,9	176,4
107	67	0	63	23	17	17	42,9	8,4	53,6
109	54	0	50	54	51	28	37,3	18,5	54,6
111	3	0	1	0	0	0	12,5	6,4	62,0
112	43	0	35	12	0	0	47,5	6,4	61,8
113	9	0	-7	7	2	0	132,7	86,7	129,5
114	29	0	14	2	1	1	34,5	10,8	71,8
115	31	13	31	32	29	13	34,9	10,8	70,2
118	57	0	50	57	53	44	146,4	21	62,4
120	17	0	8	11	6	2	109,6	20,6	58,0

Ergebnisse

121	90	64	90	83	78	67	203,2	21,2	65,9
122	5	0	0	0	0	0	65,1	21,2	78,3
123	39	9	37	39	28	16	10,4	5,4	76,4
129	68	64	68	68	68	68	140,6	12,1	81,5
130	54	0	47	29	19	0	60,5	21,3	89,1
133	10	0	9	11	11	11	34,2	5,8	67,2
134	39	16	36	33	23	18	27,2	25,8	53,9
F1	68	37	66	68	67	62	300,0	350	322,1
F2	47	0	32	48	48	47	300,0	140	745,8
F3	90	0	90	89	88	84	300,0	140	701,9
F4	82	0	81	82	82	82	300,0	360	1046,3

Bei dem Verfahren EFG gehen die Entfernung zu den Paarungspartnern und die Kronengröße des Samenelters *a priori* als Faktoren in die Bestimmung der wahrscheinlichsten Polleneltern ein. Daher ist eine hohe Korrelation über die mit EFG ermittelten Selbstbefruchtungsraten zu erwarten und ist, zumindest für die Gesamtpopulation (inkl. Feldlinden), auch gegeben (s. Tab. 4.21). Durch die Involvierung der Faktoren Entfernung und Kronengröße der über EFG berechneten Selbstbefruchtungsraten sind bei linearen Regressionsanalysen eingesetzten Variablen nicht voneinander unabhängig. Von der Plausibilität einer Einbeziehung dieser Faktoren für die Schätzung von Selbstbefruchtungsraten einmal abgesehen, sind daher nur die Korrelationen der diesbezüglich „neutralen“ Verfahren (zur Bestimmung von Selbstbefruchtungsanteilen) aussagekräftig: Ausschlußverfahren, eindeutiger Ausschluß und MLTR. Bei diesen Verfahren werden allein die Genotypen von Eltern und Nachkommen berücksichtigt, andere Faktoren haben keinen Einfluß auf die Selbstbefruchtungsrate.

Tab. 4.21 Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für die Gesamtpopulation und den Bestand (ohne Feldlinden). In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

		Bestimmtheitsmaß r^2					
		Abstand nächster Nachbar	Kronengröße Samenelter	nächste 10 Nachbarn		nächste 5 Nachbarn	
				Abstand	Kronengrößen	Abstand	Kronengrößen
Ausschluß	Gesamtpopulation	(+) 0,14**	(+) 0,23***	(+) 0,17**	(+) 0,05	(+) 0,17**	(+) 0,05
	ohne Feldlinden	(±) 0,00	(+) 0,07	(+) 0,01	(±) 0,00	(±) 0,00	(-) 0,01
eindeutiger Ausschluß	Gesamtpopulation	(+) 0,02	(+) 0,09*	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00
	ohne Feldlinden	(±) 0,00	(+) 0,15**	(±) 0,00	(+) 0,02	(±) 0,00	(+) 0,02
MLTR	Gesamtpopulation	(+) 0,14**	(+) 0,21***	(+) 0,17***	(+) 0,03	(+) 0,16**	(+) 0,04
	ohne Feldlinden	(+) 0,00	(+) 0,06	(+) 0,01	(-) 0,01	(±) 0,00	(-) 0,01
EFG 2Δ	Gesamtpopulation	(+) 0,27***	(+) 0,50***	(+) 0,31***	(+) 0,14**	(+) 0,30***	(+) 0,15**
	ohne Feldlinden	(+) 0,02	(+) 0,29***	(+) 0,06	(+) 0,01	(+) 0,02	(+) 0,01
EFG 4Δ	Gesamtpopulation	(+) 0,32***	(+) 0,54***	(+) 0,37***	(+) 0,19***	(+) 0,36***	(+) 0,20***
	ohne Feldlinden	(+) 0,02	(+) 0,30***	(+) 0,08*	(+) 0,03	(+) 0,03	(+) 0,02
EFG 8Δ	Gesamtpopulation	(+) 0,36***	(+) 0,56***	(+) 0,47***	(+) 0,24***	(+) 0,45***	(+) 0,27***
	ohne Feldlinden	(+) 0,00	(+) 0,23***	(+) 0,05	(+) 0,04	(+) 0,01	(+) 0,03

Auffällig ist die signifikante, positive Korrelation der Selbstbefruchtungsrate mit der Kronengröße des Samenelters und mit den Abständen zu den nächsten Paarungspartner für die Gesamtpopulation. Eine Korrelation ist dann nicht mehr gegeben, wenn die vier isoliert in der Feldmark stehenden Linden (Feldlinden) ausgeschlossen werden. Die vier Feldlinden haben die größten Kronen aller untersuchten Linden (300 m²), sie haben den größten Abstand zu den nächsten Paarungspartnern und zudem wurden für sie überdurchschnittlich hohe Selbstbefruchtungsraten ermittelt (s. Tab. 4.20). Die vier Feldlinden haben bei der Berechnung des Bestimmtheitsmaße über lineare Regression durch ihre einheitlich extremen Werte ein überproportional hohes Gewicht gegenüber den restlichen 50 im Mischbestand untersuchten Linden. Mit Blick auf die gesamte Population wird ersichtlich, daß der Anteil der Selbstbefruchtung mit der Größe der Krone des Samenelters und mit zunehmenden Abstand zu den nächsten Paarungspartner steigt; die Kronengröße der nächsten Nachbarn spielt keine Rolle. Für die im Bestand stehenden Linden gilt diese Aussage nicht, die Korrelationen sind nicht signifikant (die signifikante Korrelation der Selbstbefruchtungsrate mit der Kronengröße des Samenelters bei eindeutigem Ausschluß bildet die Ausnahme). Über dieses Verfahren kann nur

8,6 % (s. Tab. 4.15, S. 114) der untersuchten Samen ein Pollenelter zugeordnet werden; es ist daher bedingt repräsentativ bezüglich der Herleitung von Selbstbefruchtungsraten. Für die Population ohne Feldlinden trifft diese Aussage somit nicht ohne Weiteres zu.

Aber auch für die Gesamtpopulation kann bei einem Vergleich der acht größten Linden der Population (vier Feldlinden und vier Winterlinden aus dem Bestand) nicht der Schluß gezogen werden, die Feldlinden hätten überdurchschnittlich hohe Selbstbefruchtungsraten aufgrund ihrer räumlichen Isolation. Die vier im Bestand und im engen Verbund mit anderen Paarungspartnern stehenden Winterlinden Nr. 72, 118, 121, und 129 weisen ähnlich hohe Selbstbefruchtungsraten auf wie die in der Feldmark stehenden Bäume (s. Tab. 4.20). Bei Betrachtung dieser acht Winterlinden mit einer Kronengröße > 140 m² ist die Korrelation der Selbstbefruchtungsrate mit der Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern bei allen Selbstbefruchtungsermittlungsverfahren gering und nicht signifikant (s. Tab. 4.22, Ausnahme wiederum der eindeutige Ausschluß, s. o.).

Tab. 4.22 Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für die acht Winterlinden der Gesamtpopulation mit einer Kronengrößen > 140 m². In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

Bestimmtheitsmaß r^2						
Kronengröße des Samenelters > 140 m ² (N = 8)						
	Abstand nächster Nachbar	Kronengröße Samenelter	nächste 10 Nachbarn		nächste 5 Nachbarn	
			Abstand	Kronengrößen	Abstand	Kronengrößen
Ausschluß	(+) 0,04	(+) 0,00	(+) 0,04	(+) 0,06	(+) 0,04	(+) 0,05
eind. Auss.	(-) 0,05	(-) 0,26	(-) 0,29	(-) 0,31	(-) 0,27	(-) 0,35
MLTR	(+) 0,03	(±) 0,00	(+) 0,01	(+) 0,01	(+) 0,02	(+) 0,01
EFG 2 Δ	(+) 0,09	(+) 0,01	(+) 0,08	(+) 0,07	(+) 0,09	(+) 0,06
EFG 4 Δ	(+) 0,14	(+) 0,02	(+) 0,14	(+) 0,09	(+) 0,15	(+) 0,09
EFG 8 Δ	(+) 0,23	(+) 0,01	(+) 0,27	(+) 0,14	(+) 0,28	(+) 0,15

Weder für die Gesamtpopulation noch für den Bestand kann eine signifikante Abhängigkeit zwischen den Faktoren Kronengröße(n) und Abständen zu den nächsten Paarungspartnern festgestellt werden (die relativ hohen aber nicht signifikanten Korrelationen bei den mit dem eindeutigen Ausschlußverfahren sind dadurch begründet, daß für vier der acht Bäume der Anteil an Selbstbefruchtung mit 0 % geschätzt wurde). Die Betrachtung der Selbstbefruch-

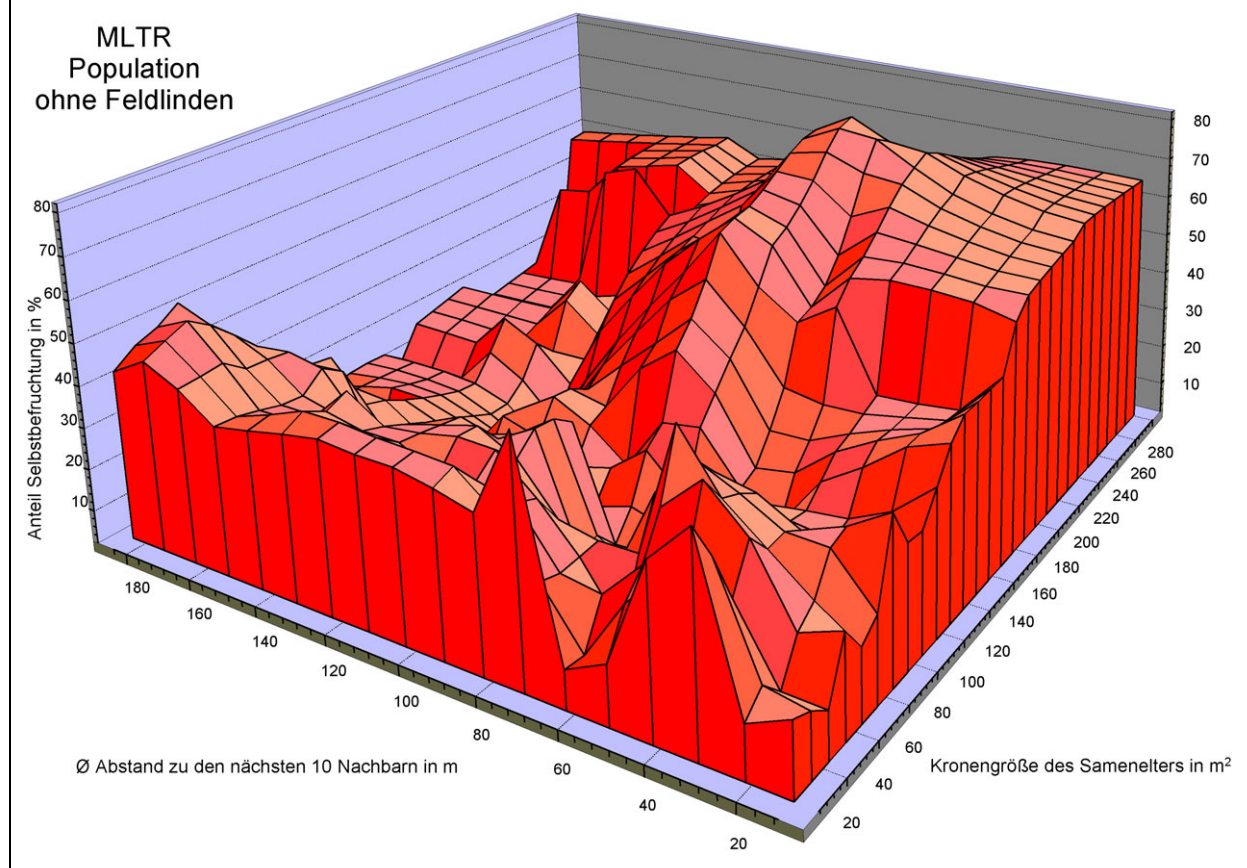
tungsraten erweckte jedoch den Eindruck, daß bei den im Bestand stehenden Linden eine Abhängigkeit von Selbstbefruchtungsrate und Kronengröße bestünde. Die Population (ohne Feldlinden) wurde deshalb zusätzlich nach Kronengrößen gruppiert und ein weiteres Mal auf signifikante Korrelation überprüft. Betrachtet man alle Sameneltern, die eine Kronengröße von > 10 m² aufweisen, wird jetzt für alle „neutralen“ Bestimmungsverfahren eine signifikante Korrelation mit der Kronengröße berechnet (s. Tab. 4.23). Noch höhere Signifikanzen auf dem Niveau von 1 % und 0,1 % werden mit den über EFG ermittelten Selbstbefruchtungsra-ten berechnet.

Tab. 4.23 Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für verschiedene Gruppierungen von Kronengrößen der Sameneltern des Bestandes. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

	Bestimmtheitsmaß r^2					
	Abstand nächster Nachbar	Kronengröße Sameneltern	nächste 10 Nachbarn		nächste 5 Nachbarn	
			Abstand	Kronengrößen	Abstand	Kronengrößen
	Kronengröße des Sameneltern		> 10 m ²	(N = 44)		
Ausschluß	(±) 0,00	(+) 0,12*	(+) 0,01	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00
eind. Auss.	(±) 0,00	(+) 0,14*	(±) 0,00	(+) 0,02	(-) 0,01	(+) 0,02
MLTR	(±) 0,00	(+) 0,10*	(+) 0,01	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00
			>18 m ²	(N = 37)		
Ausschluß	(±) 0,00	(+) 0,15*	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00
eind. Auss.	(±) 0,00	(+) 0,16*	(±) 0,00	(+) 0,02	(-) 0,01	(+) 0,02
MLTR	(-) 0,01	(+) 0,14*	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00	(±) 0,00
			>32 m ²	(N = 31)		
Ausschluß	(-) 0,05	(+) 0,19*	(-) 0,02	(±) 0,00	(-) 0,05	(±) 0,00
eind. Auss.	(±) 0,00	(+) 0,19*	(±) 0,00	(+) 0,02	(-) 0,01	(+) 0,02
MLTR	(-) 0,07	(+) 0,19*	(-) 0,02	(±) 0,00	(-) 0,06	(-) 0,01
			>72 m ²	(N = 12)		
Ausschluß	(-) 0,21	(+) 0,34*	(-) 0,13	(-) 0,07	(-) 0,24	(+) 0,04
eind. Auss.	(-) 0,04	(+) 0,12	(+) 0,00	(+) 0,01	(-) 0,04	(+) 0,02
MLTR	(-) 0,19	(+) 0,36*	(-) 0,08	(+) 0,05	(-) 0,19	(+) 0,03

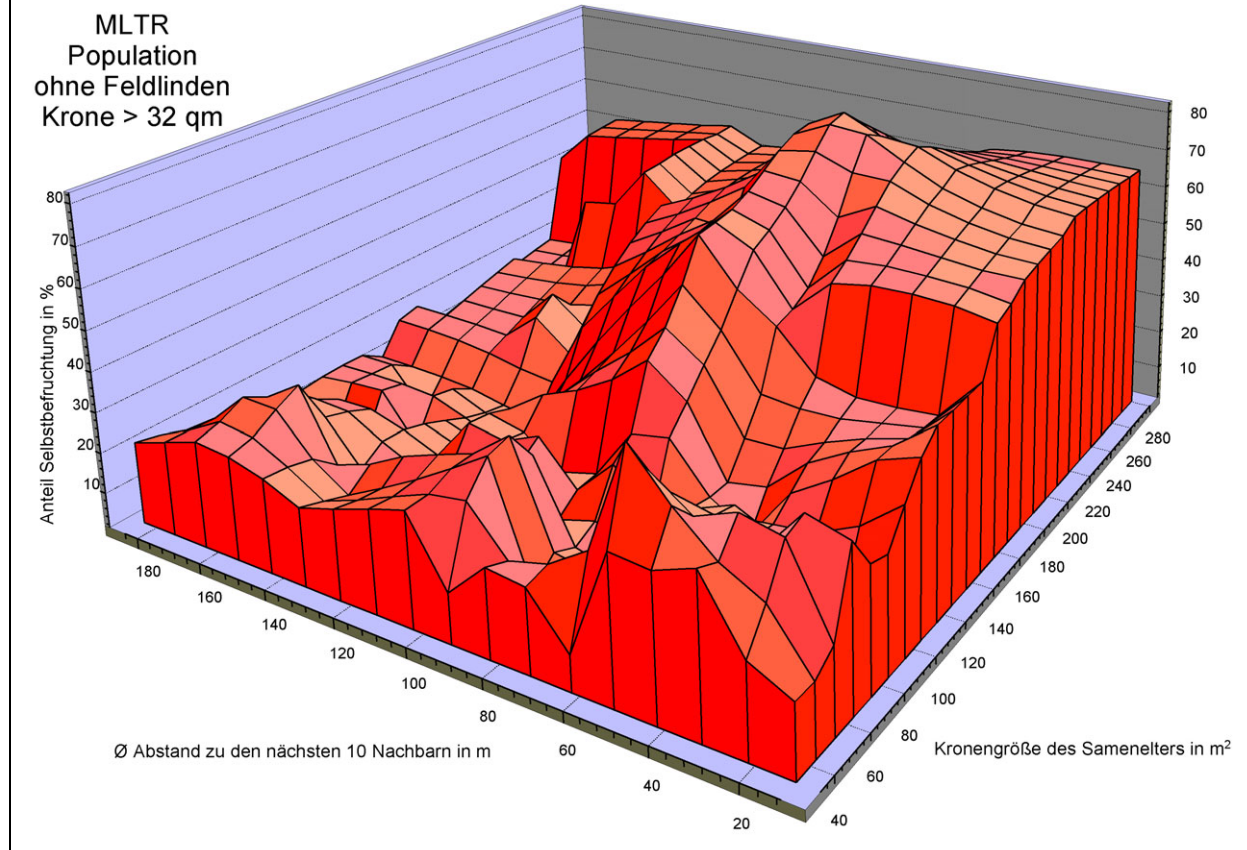
Einerseits demonstrieren die signifikanten Bestimmtheitsmaße, daß auch noch bei Betrachtung der Winterlinden mit einer Kronengröße $> 72 \text{ m}^2$ mit größer werdender Krone der Anteil der Selbstbefruchtung steigt. Ein Blick in die Tab. 4.20 und Abb. 4.19 zeigt überdurchschnittlich hohe Selbstbefruchtungsraten sowohl für große und als auch für sehr kleine Winterlinden. Der Trend ist somit gegenläufig und erklärt, warum für den Bestand (ohne Feldlinden) eine signifikante Korrelation zwischen Selbstbefruchtungsrate und Kronengröße des Samenalters nicht ausgewiesen wird. Als Verfahren für die Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten wurden hier MLTR gewählt, welches aber nur marginale Unterschiede zum Ausschlußverfahren aufweist.

Abb. 4.19 Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen den Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden). Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.



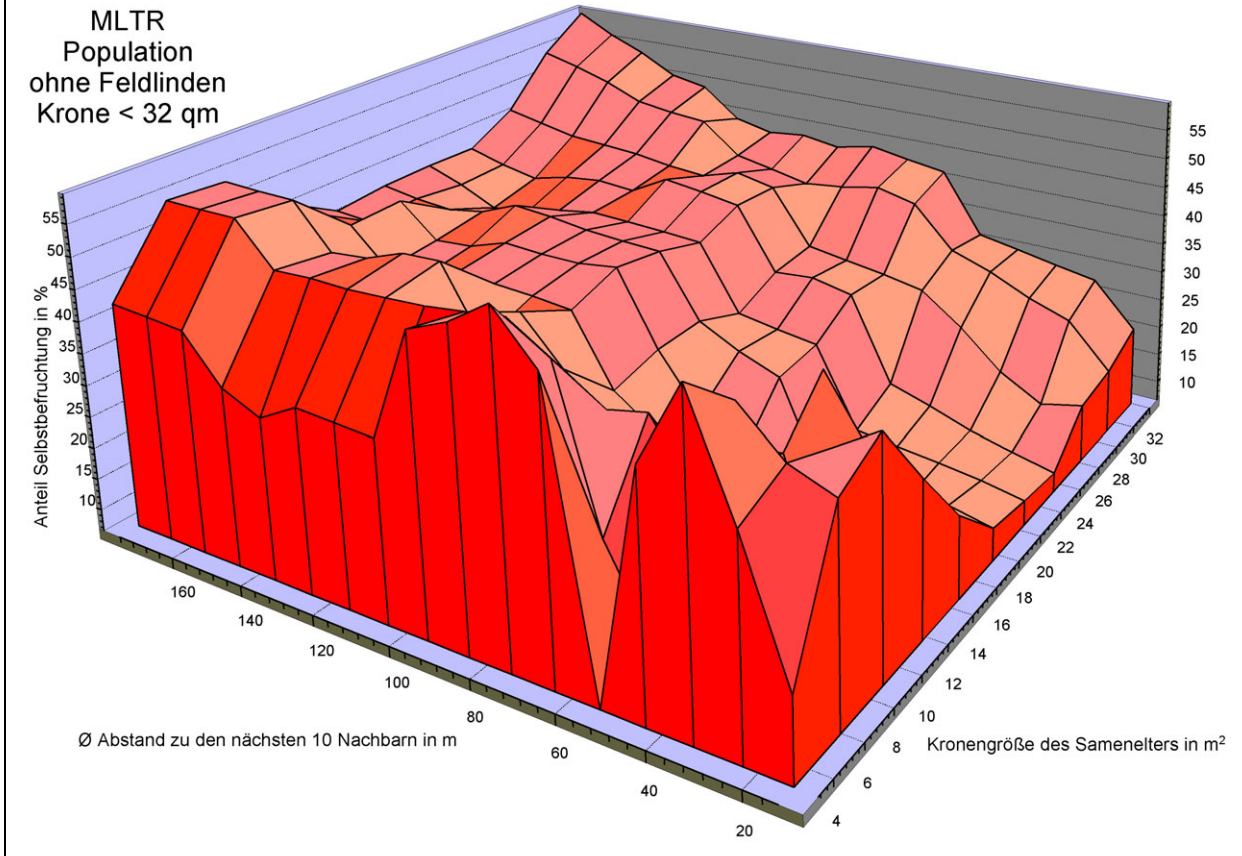
Gut erkennbar ist, daß einerseits der Anteil der Selbstbefruchtung mit der Kronengröße des Samenalters zunimmt, andererseits aber bei den sehr kleinen Linden ebenfalls sehr hoch ist. Teilt man den Bestand in zwei Gruppen, jeweils mit Kronengrößen $> 32 \text{ m}^2$ und $< 32 \text{ m}^2$, ergibt sich durch den Vergleich der Abb. 4.20 mit Abb. 4.21 folgendes Bild:

Abb. 4.20 Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen den Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden) mit Kronengrößen $> 32 \text{ m}^2$. Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.



Ohne die Winterlinden mit einer Krone $> 32 \text{ m}^2$ sieht man in Abb. 4.20 jetzt eine einheitliche Tendenz. Die Selbstbefruchtungsrate erhöht sich mit zunehmender Kronengröße der Sameneltern. Dieser optische Eindruck wird über eine lineare Regressionsanalyse als statistisch signifikant bestätigt (s. Tab. 4.23). Der Tab. 4.23 kann ebenfalls entnommen werden, daß im Gegensatz zur Kronengröße des Samenelters die Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern ebensowenig wie deren Kronengrößen keine Rolle spielt. Auch dies ist gut in der Abb. 4.20 zu sehen. Ein anderes Bild ergibt sich bei Betrachtung der Linden mit Kronen $> 32 \text{ m}^2$ in Abb. 4.21:

Abb. 4.21 Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen den Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden) mit Kronengrößen $< 32 \text{ m}^2$. Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.



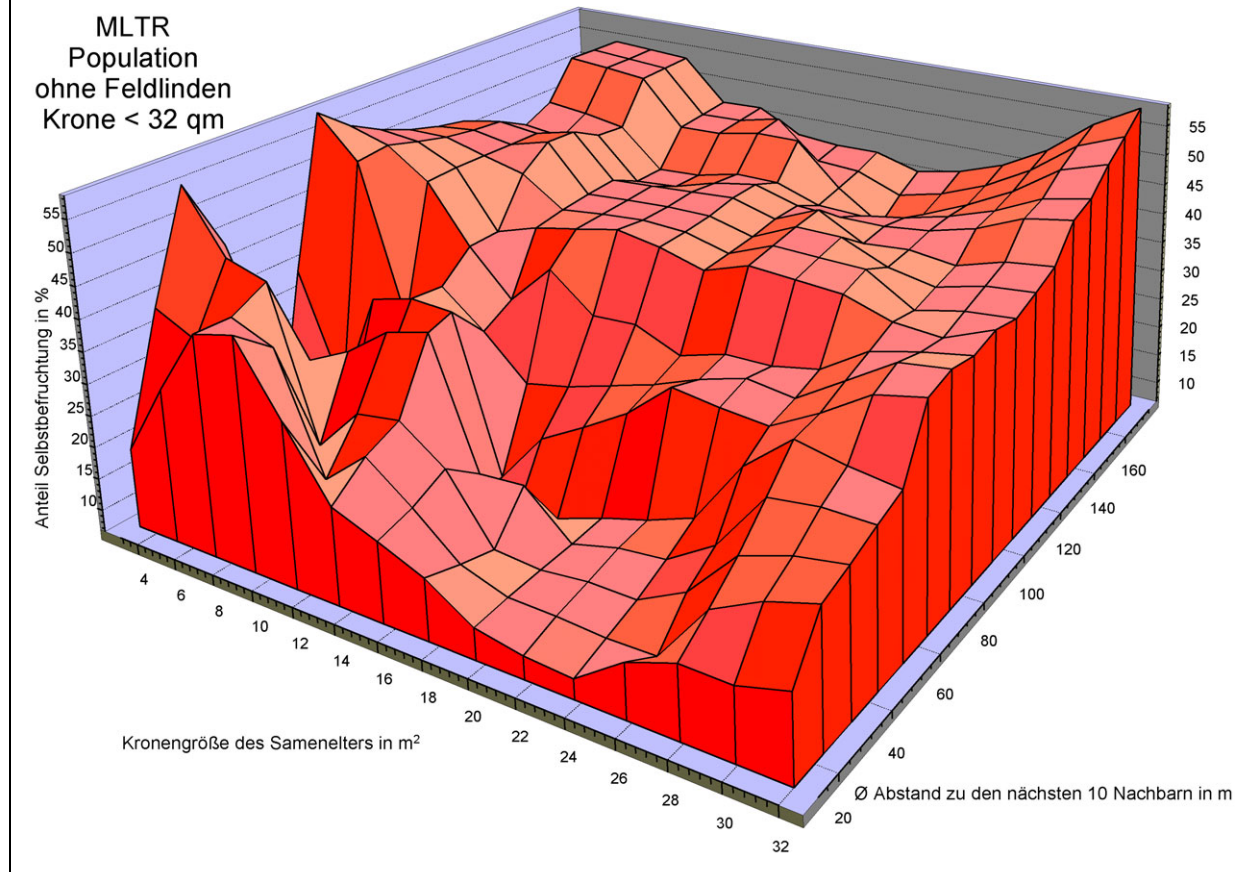
Bei den sehr kleinen Linden ist nicht mehr so sehr die Kronengröße für die Höhe der Selbstbefruchtungsrate entscheidend, sondern diese wird mehr vom Abstand dieser Bäume zu den nächsten Paarungspartnern beeinflusst. Je größer die Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern, desto größer wird der Anteil Selbstbefruchtung in den Nachkommen. Die Korrelation der Selbstbefruchtungsrate mit dem Abstand zu den nächsten Paarungspartnern kann der Tab. 4.24 entnommen werden:

Tab. 4.24 Korrelation von Entfernung und Kronengröße mit der Selbstbefruchtungsrate mit Überprüfung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) auf Signifikanz für Sameneltern mit Kronengrößen $< 32 \text{ m}^2$. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

	Bestimmtheitsmaß r^2					
	Abstand nächster Nachbar	Kronengröße Sameneltern	nächste 10 Nachbarn Abstand	nächste 10 Nachbarn Kronengrößen	nächste 5 Nachbarn Abstand	nächste 5 Nachbarn Kronengrößen
	Kronengröße des Samenelterns		$< 32 \text{ m}^2$	(N = 25)		
Ausschluß	(+) 0,18*	(-) 0,12	(+) 0,22*	(±) 0,00	(+) 0,20*	(-) 0,02
eind. Auss.	(±) 0,00	(±) 0,00	(+) 0,06	(+) 0,07	(+) 0,03	(+) 0,04
MLTR	(+) 0,17*	(-) 0,07	(+) 0,22*	(-) 0,01	(+) 0,20*	(-) 0,02
EFG 2Δ	(+) 0,28**	(+) 0,03	(+) 0,43***	(+) 0,01	(+) 0,35***	(+) 0,01
EFG 4Δ	(+) 0,31**	(+) 0,04	(+) 0,45***	(+) 0,05	(+) 0,40***	(+) 0,04
EFG 8Δ	(+) 0,03	(+) 0,01	(+) 0,20*	(+) 0,07	(+) 0,13	(+) 0,04
			$< 18 \text{ m}^2$	(N = 13)		
Ausschluß	(+) 0,02	(-) 0,07	(+) 0,06	(-) 0,04	(+) 0,02	(-) 0,09
eind. Auss.	(-) 0,01	(+) 0,05	(+) 0,10	(+) 0,07	(+) 0,03	(+) 0,02
MLTR	(+) 0,02	(-) 0,01	(+) 0,09	(-) 0,02	(+) 0,03	(-) 0,05
EFG 2Δ	(+) 0,20	(+) 0,37*	(+) 0,49**	(+) 0,08	(+) 0,31*	(±) 0,00
EFG 4Δ	(+) 0,25	(+) 0,35*	(+) 0,49**	(+) 0,17	(+) 0,39*	(+) 0,05
EFG 8Δ	(±) 0,00	(+) 0,13	(+) 0,12	(+) 0,50**	(+) 0,06	(+) 0,21

Geht man einen Schritt weiter und konzentriert sich auf die Sameneltern mit einer Kronengröße $< 18 \text{ m}^2$, ist für die „neutralen“ Bestimmungsverfahren keine signifikante Korrelation der Selbstbefruchtungsrate zum Abstand der nächsten Paarungspartnern festzustellen. Bei Kronengrößen der Sameneltern $< 18 \text{ m}^2$ ist, unabhängig von allen Faktoren, eine hohe Selbstbefruchtungsrate zu verzeichnen (s. Tab. 4.24). Um dies wiederum graphisch zu veranschaulichen wurde in Abb. 4.22 die Perspektive der Abb. 4.21 verändert. Ab einer Kronengröße von $< 18 \text{ m}^2$ ist ein relativ gleichmäßig hoher Anteil an Selbstbefruchtung zu erkennen, der unabhängig von der Kronengröße des Sameneltern und der Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern ist.

Abb. 4.22 Abb. 4.21 aus veränderter Perspektive. Dreidimensionale Darstellung des Zusammenhangs zwischen den Selbstbefruchtungsanteilen, den Kronengrößen und dem mittleren Abstand zu den 10 nächsten Paarungspartnern für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden) mit Kronengrößen $< 32 \text{ m}^2$. Der Selbstbefruchtungsanteil wurde mit dem Programm MLTR berechnet.



Fazit

Hohe Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommenschaften einzelner Winterlinden sind weniger auf eine räumliche Trennung des Samenalters zu anderen Paarungspartnern zurückzuführen, sondern sind signifikant mit der Kronengröße des Samenalters selbst korreliert. Bei Betrachtung aller Linden mit einer Kronengröße $\geq 10 \text{ m}^2$ steigt der Anteil Selbstbefruchtung kontinuierlich mit der Kronengröße. Allerdings sind auch unter den Nachkommenschaften sehr kleiner Winterlinden ($< 10 \text{ m}^2$) hohe Selbstbefruchtungsrate zu finden. Bei Winterlinden mit Kronengrößen bis zu 32 m^2 gewinnt neben der Kronengröße auch die Entfernung zum nächsten Paarungspartner signifikant an Einfluß: Je weiter kleine Winterlinden von anderen Paarungspartnern entfernt stehen, desto höher ist Selbstbefruchtungsrate in deren Nachkommen. Für Winterlinden mit Kronengrößen $\geq 32 \text{ m}^2$ wurde bezüglich des Abstandes zu den nächsten Paarungspartnern hingegen keine signifikante Korrelation mehr festgestellt.

4.7.4 Auswirkung der Selbstbefruchtung

4.7.4.1 Auswirkung von Selbstbefruchtung auf das Samengewicht

Von insgesamt 3487 Samen, die mittels des Ausschlußprinzips bzw. mit dem EFG-Verfahren in fremd- und selbstbefruchtet eingeteilt werden konnten, wurde das Gewicht gemessen. Bei der Ermittlung des Gewichtes wurde zuvor das Perikarp entfernt nur der Embryo mit Testa gewogen. Das durchschnittliche Gewicht des Perikarps kann mit ca. 10 mg angegeben werden; bei einem Vergleich mit nicht präparierten Samen müssen dementsprechend ca. 10 mg hinzugerechnet werden.

Das durchschnittliche Samengewicht aller 3487 Samen betrug 30,16 mg, wobei 10 mg das Minimum und 65 mg das Maximum darstellten. Wie schon von EISENHUT (1957) und PIGOTT (1991) beobachtet, lag das Gewicht der Samen aus mehrsamigen Früchten deutlich unter denen aus einsamigen Früchten. Die 244 aus mehrsamigen Früchten entnommenen Samen wiesen auch bei meinen Messungen mit durchschnittlich 25,95 mg ein geringeres Gewicht als die Samen aus einsamigen Früchten auf.

Da bei diesen 244 Samen das geringe Gewicht mit hoher Wahrscheinlichkeit auch physiologische Ursachen hat (Konkurrenz um Raum und Nährstoffe), können mögliche genetische Ursachen, wie Inzuchtdepression, davon nicht getrennt werden. Deshalb blieben die 244 Samen bei der Berechnung der durchschnittlichen Samengewichte nach Fremd- bzw. Selbstbefruchtung unberücksichtigt. In die Tab. 4.25 gehen nur die Gewichte der 3243 einsamigen Nachkommen ein. Ein Vergleich der einzelnen Samengewichte mit MLTR ist nicht möglich, da MLTR nur die Selbstbefruchtungsraten von Familien oder Populationen berechnet; ob ein einzelner Nachkomme aus Fremd- oder Selbstbefruchtung entstanden ist, kann mit diesem Programm nicht eruiert werden.

Tab. 4.25 Durchschnittliches Samengewicht nach Fremd- bzw. Selbstbefruchtung für die Gesamtpopulation, den Linden im Bestand und in der Feldmark.

durchschnittliches Samengewicht in mg		
Gesamtpopulation		
	fremdbefruchtet	selbstbefruchtet
Ausschluß	30,68	30,13
EFG 2Δ	30,68	30,00
EFG 4Δ	30,68	30,74
EFG 8Δ	30,68	31,79
Bestand		
	fremdbefruchtet	selbstbefruchtet
Ausschluß	30,59	30,14
EFG 2Δ	30,59	30,00
EFG 4Δ	30,59	30,89
EFG 8Δ	30,59	32,35
Feldlinden		
	fremdbefruchtet	selbstbefruchtet
Ausschluß	33,51	29,93
EFG 2Δ	33,51	29,93
EFG 4Δ	33,51	29,93
EFG 8Δ	33,51	30,06

Unterschiede der Samengewichte nach Fremd- bzw. Selbstbefruchtung sind nur bei den vier Feldlinden ersichtlich, diese sind aber statistisch nicht signifikant. Demnach läßt sich ein Zusammenhang zwischen der Selbstbefruchtungsrate und dem Samengewicht nicht herstellen. Eine Überprüfung auf eine Korrelation zwischen Selbstbefruchtung und Samengewicht erfolgte zusätzlich auf der Ebene von 49 Einzelbaumabsaaten, für welche Samengewichte gemessen wurden. Das Durchschnittsgewicht der Samen je Baum variiert von 19,8 mg bis 49,8 mg und damit sehr stark zwischen den 49 Nachkommenschaften. Da auch die Selbstbefruchtungsrate für die Winterlinden individuell sehr unterschiedlich ausgeprägt ist (s. Tab. 4.18), war eine Korrelation dieser beiden Faktoren zumindest zu vermuten. Ein kurzer Blick auf die Daten in der Tab. 4.26 läßt erkennen, was eine lineare Regressionsanalyse statistisch bestätigt: Es besteht kein Zusammenhang zwischen dem Durchschnittsgewicht der Nachkommenschaften und den nach den verschiedenen Verfahren ermittelten Anteilen aus Selbstbefruchtung entstandener Samen.

Tab. 4.26 Durchschnittliches Samengewicht, Verhältnis des Hohlkornanteils zu vitalen Samen und über verschiedenen Verfahren ermittelte Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommenschaften von 54 Winterlinden.

Baum Nr.	mittleres Samengewicht in mg	Hohlkorn- anteil in %	Selbstbefruchtungsrate in %		
			Ausschluß	EFG 2Δ	MLTR
1		20	45	31	44
2	33,1	33	49	45	34
3		15	70	0	70
8	20,7	510	5	0	4
10	30,1	39	31	8	19
11		186	48	0	29
14	28,3	40	15	13	5
15	28,1	47	43	15	36
22	25,7	8	18	0	10
23	21,3	31	14	9	12
25	22,4	44	11	3	6
26	26,7	42	68	0	62
27	26,1	21	41	17	38
28	33,9	87	47	22	40
32	29,6	34	46	46	45
33	22,3	418	14	13	7
36	27,8	94	32	31	31
38	26,7	900	19	14	16
42	24,9	19	52	47	47
59	27,4	7	13	0	9
68	49,8	13	22	7	3
69a	33,0	19	34	27	27
71	35,5	13	20	10	10
72	30,5	15	55	54	52
77	21,5	7	14	14	15
82	30,6	17	46	34	44
92	30,2	128	26	20	7
93	35,7	95	5	5	3
94a	32,8	80	36	20	31
95	33,8	93	43	43	43
97	23,6	35	5	5	-4
98	29,7	3	18	18	17
98a	19,8	58	40	35	35
104	28,2	26	63	38	61
107	26,2	17	67	23	63
109	27,5	12	54	54	50
111	24,8	30	3	0	1
112	32,6	0	43	12	35
113	32,4	60	9	7	-7
114	24,4	47	29	2	14
115	25,4	123	31	32	31
118	42,2	37	57	57	50
120	25,5	50	17	11	8
121		175	90	83	90
122	24,0	253	5	0	0
123	33,0	17	39	39	37

129	27,4	74	68	68	68
130	26,3	49	54	29	47
133	30,9	7	10	11	9
134	27,9	23	39	33	36
F1		16	68	68	66
F2	32,4	16	47	48	32
F3	27,0	774	90	89	90
F4	34,0	141	82	82	81

4.7.4.2 Hohlkornanteil

Betreffend der ermittelten Hohlkornanteile sind prinzipiell die gleichen Aussagen zu machen wie für die Samengewichte. Auch die Hohlkornanteile sind von Winterlinde zu Winterlinde individuell sehr verschieden, ohne daß sie auch nur annähernd in einem Zusammenhang mit der Selbstbefruchtungsrate gebracht werden könnten (Tab. 4.26). Die berechneten Bestimmtheitsmaße (r^2) liegen, wie bei den Samengewichten, bei allen Vergleichen unter der 5 %-Marke und sind weit entfernt von einer statistischen Signifikanz (ohne Abb.).

Die Hohlkornanteile wurden, auf die gleichen Weise wie mit den Selbstbefruchtungsraten, auf Korrelation mit der Kronengröße des Samenelters, dem Abstand zu dem und den nächsten Nachbarn und der \varnothing Kronengröße der nächsten 5 bzw. 10 Nachbarn überprüft. Bei allen Vergleichen zeigten sich keine signifikanten Korrelationen und das Bestimmtheitsmaß (r^2) liegt unter 1 %.

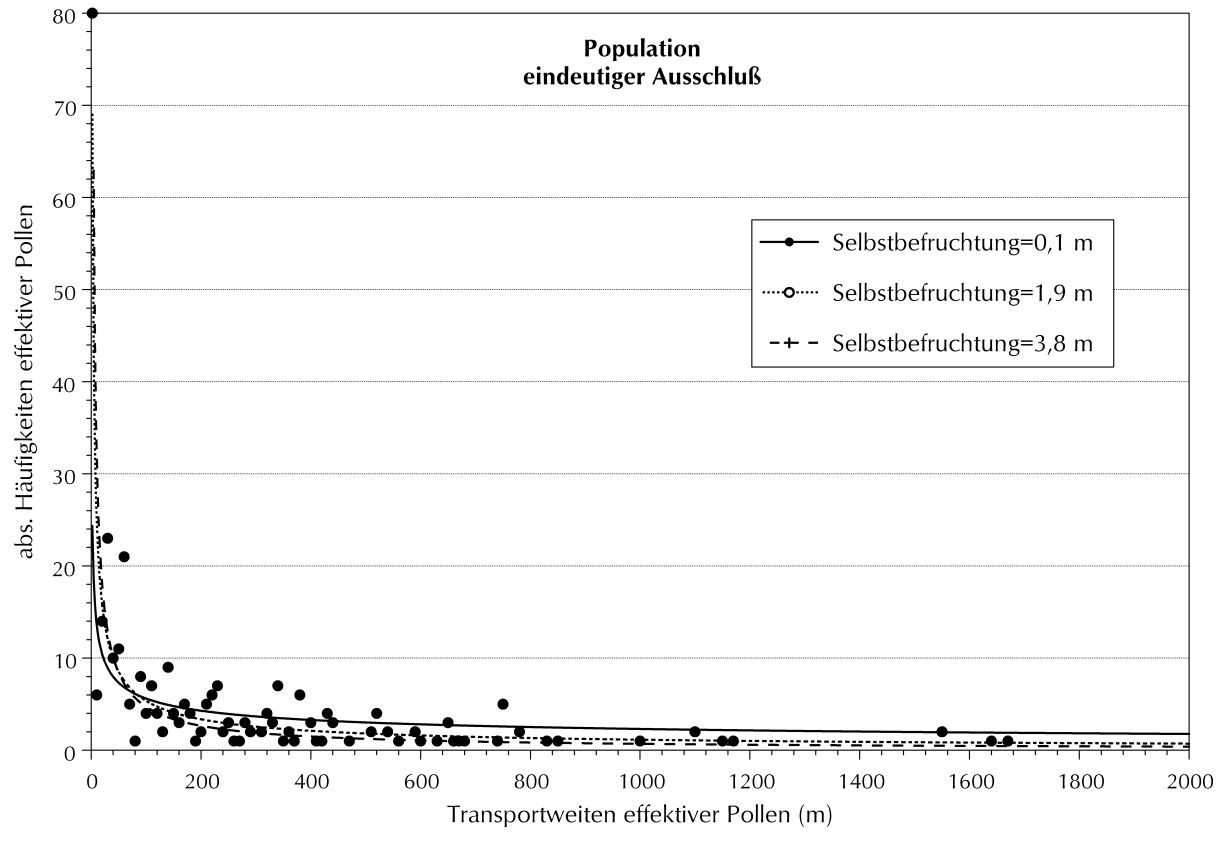
4.8 Genfluß durch Pollen

Anliegen dieses Kapitels ist die Quantifizierung von Genfluß bzw. von Pollentransportweiten. Für die Bestimmung von Pollentransportweiten ist bei bekanntem Samenelter für den Nachkommen eine Zuordnung zu einem Pollenelter notwendig. Diese Zuordnung ermöglicht das Ausschlußverfahren, das Programm CERVUS und das Verfahren EFG (s. Kap. 4.5). Wie ebenfalls aus dem Kap. 4.5 ersichtlich, gibt es große quantitative und qualitative Unterschiede bei der Identifizierung von Polleneltern zwischen den und innerhalb der verschiedenen Verfahren. Es stellt sich die Frage, wie gravierend die Auswirkungen bei der Verwendung unterschiedlicher Pollenelterbestimmungsverfahren auf die ermittelten Pollentransportweiten sind. Zunächst werden die Ergebnisse der einzelnen Verfahren dargelegt, um anschließend die Pollentransportweiten in Kap. 4.8.4 zusammenfassend darzustellen.

4.8.1 Eindeutiges Ausschlußverfahren

Mit diesem Verfahren konnte für 331 (8,6 %) der 3864 Nachkommen der Gesamtpopulation ein Pollenalter bestimmt werden (s. Kap. 4.6.1). Die 331 Pollentransportweiten ergeben bei Bildung von 10 m-Distanzklassen die in Abb. 4.23 gezeigte Verteilung der Punktwolke.

Abb. 4.23 Nach dem Ausschlußverfahren eindeutig nachgewiesene Transportweiten von 331 Pollen der Lindenpopulation Schwiegershausen, Einteilung in 10 m Distanzklassen und Anpassung einer Kurvenfunktion ($a \cdot \exp(-b \cdot \ln(x))$) an die Punktwolke unter Annahme unterschiedlicher Pollentransportweiten für Selbstbefruchtung (0,1 m / 1,9 m / 3,8 m).



Tab. 4.27 Güte der Anpassung der Kurvenfunktion $a \cdot \exp(-b \cdot \ln(x))$ an die Punktwolken bei Annahme unterschiedlicher Pollentransportweiten für Selbstbefruchtung (0,1 m / 1,9 m / 3,8 m).

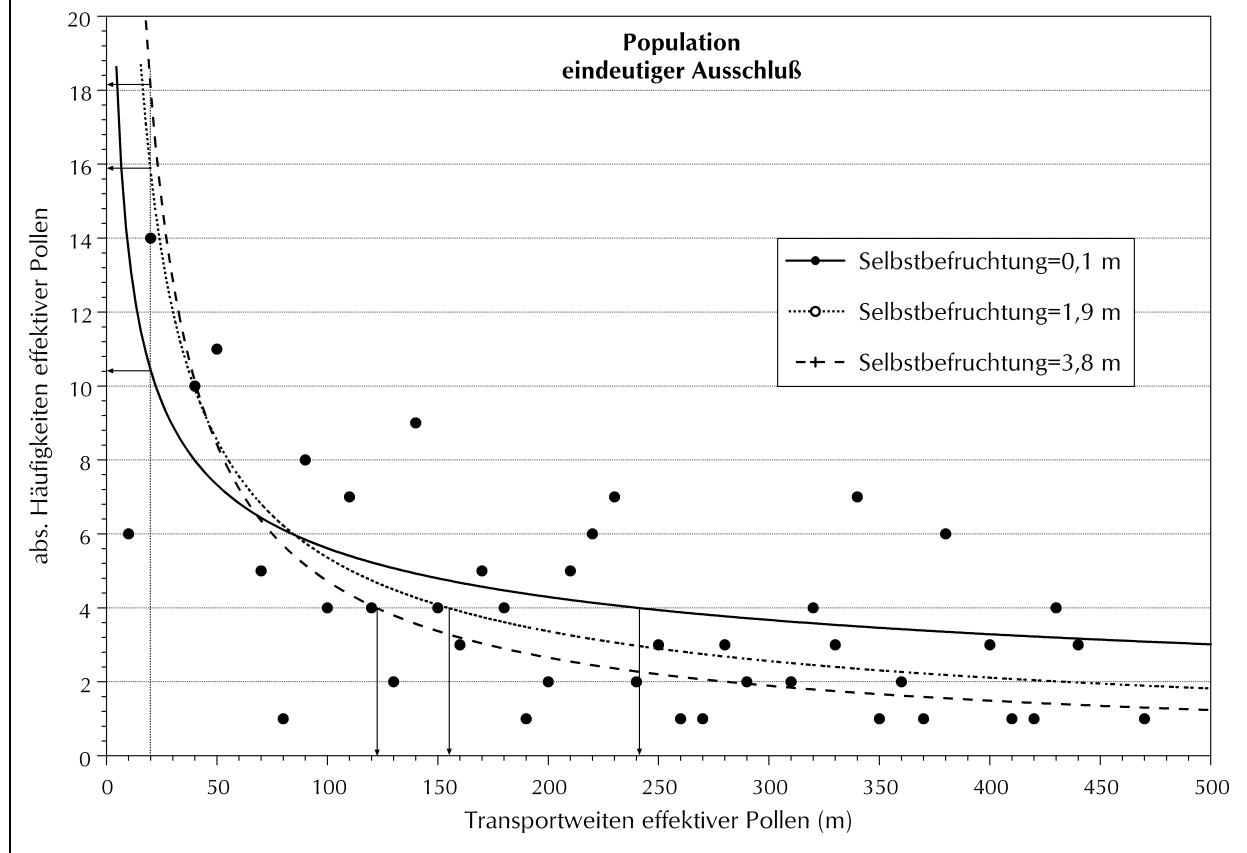
	Pollentransportweite für Selbstbefruchtung		
	0,1 m	1,9 m	3,8 m
Varianz der Residuen	10,6635	13,3365	19,6035
Stdabw. der Residuen	3,2655	3,6519	4,4276
Bestimmtheit der Funktion	0,9341	0,9502	0,9391

Die Funktion $a \cdot \exp(-b \cdot \ln(x))$ zeigte eine sehr gute Anpassung an die Punktwolke (s. Tab. 4.27) und gibt eine optische Vorstellung über die Pollentransportweiten. Die von MÜLLER

[-STARCK] (1977) in einem Kiefernbestand ermittelte Funktion einer Pollenverbreitungskurve $a \cdot \exp(-b \cdot x)$ zeigte eine unbefriedigende Anpassung (deutlich höhere Varianz der Residuen). Dies war nicht anders zu erwarten, da die Problematik in seiner Untersuchung sich stark von der eines Lindenmischbestandes unterscheidet. MÜLLER [-STARCK] (1977) ermittelte die Pollentransportweiten mit Hilfe eines Markerbaumes innerhalb eines ca. 60x130 m großen Kiefernreinbestandes. Der größtmögliche Abstand eines Samenelters vom Markerbaum betrug ca. 94 m und daher konnten bei dieser windbestäubten Konifere auch keine größere Pollentransportweiten beobachtet werden.

Bei der Bildung von 80 der 331 Samen ist eine Selbstbefruchtung vorausgegangen (24,2 %). Die erste Distanzklasse repräsentiert die Anzahl dieser aus Selbstbefruchtung entstandenen Nachkommen. Die Frage, wie weit im Falle geitonogamer Selbstbefruchtung der Pollen durchschnittlich transportiert wird, wurde im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht. Über die Transportweiten bei Selbstbefruchtung kann in diesem Falle nur gemutmaßt bzw. aus den in Kap. 2.8 aufgeführten Ergebnissen anderer Arbeiten geschlossen werden. Für alle weiteren Berechnungen wird für Selbstbefruchtung ein durchschnittlicher Transport des Pollens von 1,9 m (innerhalb einer Lindenkrone) angenommen. Der Wert von 1,9 m entspricht der Hälfte des durchschnittlichen Kronenradius aller 141 Mitglieder der Population Schwiegershausen. Wie in Abb. 4.23 zu sehen, ist die Wahl des Wertes für die durchschnittliche Pollentransportweite bei Selbstbefruchtung bei einer Exponentialfunktion von nicht geringer Bedeutung. Als durchschnittliche Transportweite für Selbstbefruchtung wurden jeweils 0,1 m, 1,9 m und 3,8 m eingesetzt, was einen deutlichen Einfluß auf den Kurvenverlauf hat. In Abb. 4.24 ist durch eine Ausschnittsvergrößerung der Abb. 4.23 die Empfindlichkeit der Exponentialfunktion gegenüber unterschiedlichen Ausgangswerten in der ersten Distanzklasse (Selbstbefruchtung) veranschaulicht.

Abb. 4.24 Ausschnittsvergrößerung von Abb. 4.23 zur Verdeutlichung der Auswirkung unterschiedlicher Annahmen für die \varnothing Pollentransportweite bei Selbstbefruchtung (0,1 m/ 1,9 m/ 3,8 m)

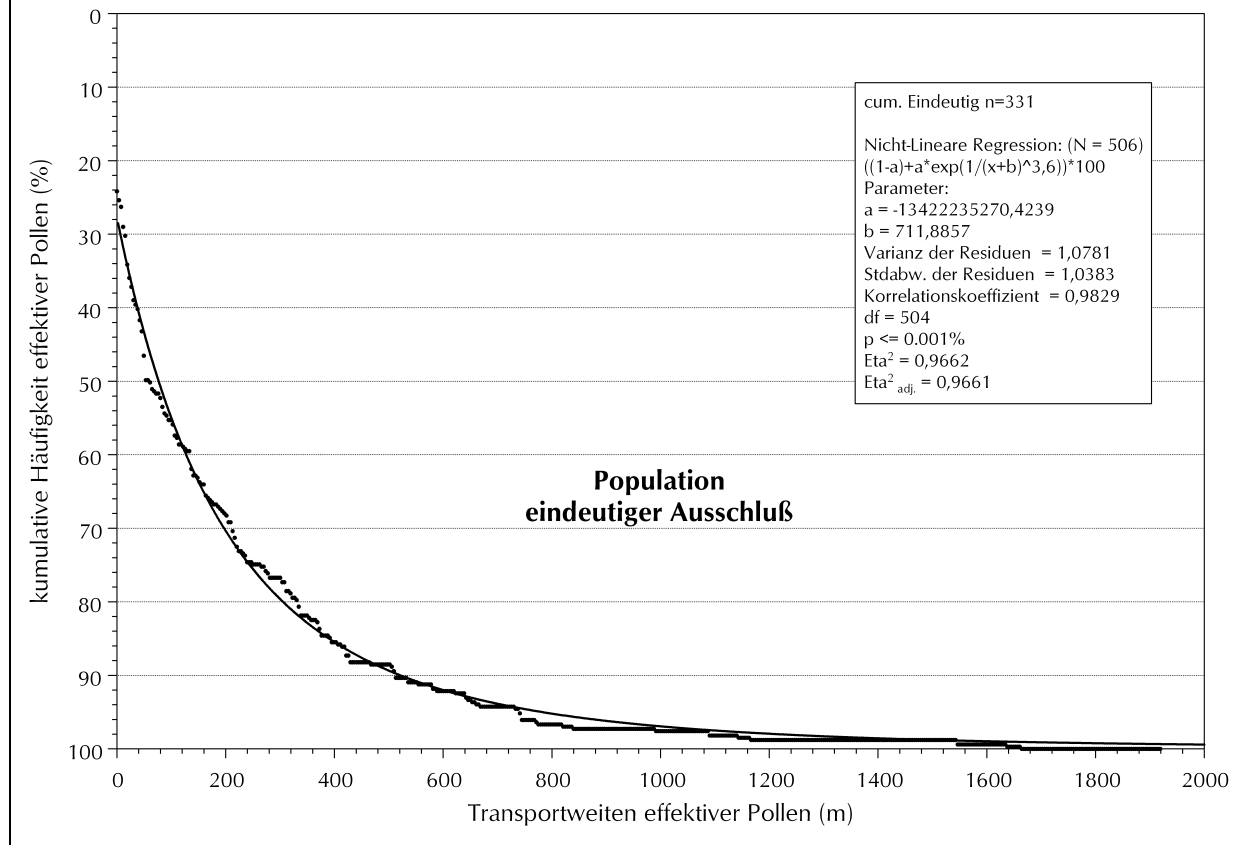


Der Verlauf der Kurven ist, je nach eingesetzter Pollentransportweite für Selbstbefruchtung, sehr unterschiedlich. So variieren bei der absoluten Häufigkeit von vier Pollen die Pollentransportweiten in von ca. 120 m (Selbstbefruchtung = 3,8 m) bis 240 m (Selbstbefruchtung = 0,1 m, Abb. 4.24).

Eine Alternative zur Exponentialfunktion stellt die Beschreibung der Pollentransportweiten in Form einer kumulativen Häufigkeitsverteilung dar. Gehen die 331 Pollentransportweiten ohne die Bildung von Klassen direkt in die Berechnungen ein, entfällt und die Angleichung einer Kurve an die streuende Punktwolke. Dies wirkt sich auch in sehr guter statistischer Anpassung (Varianz/Standardabweichung der Residuen, Bestimmtheit etc.) aus. Ein weiterer Vorteil der kumulativen Häufigkeitsverteilung (Abb. 4.26) ist die minimale Beeinflussung verschiedener Annahmen von Transportweiten bei Selbstbefruchtung auf den Kurvenverlauf. Die Kurve verschiebt sich lediglich, optisch nicht wahrnehmbar, auf der x-Achse nach rechts oder nach links. Diese Eigenschaften stellen einen deutlichen Vorteil gegenüber der an eine Punktwolke angepaßten Exponentialfunktion dar. Die in der Legende der Abb. 4.25 darge-

stellte Kurvenfunktion $((1-a)+a*\exp(1/(x+b)^{3,6})) * 100$ ging daher als Faktor Entfernung (E) in das Pollenalterbestimmungsverfahren EFG ein (Kap. 3.9.2.4).

Abb. 4.25 Kumulative Häufigkeitsverteilung für die nach dem Ausschlußverfahren eindeutig nachgewiesenen Transportweiten von 331 Pollen der Lindenpopulation Schwiegershausen



4.8.2 CERVUS

In Kap. 4.6.4 wurde entschieden, für weitere Studien in Zusammenhang mit CERVUS bei der Bestimmung des Δ -Wertes die Kombination der Eingangsparameter 0 % Fehlerquote und 95 % Signifikanzniveau zu verwenden. Je nach den gewählten Eingangsparametern differieren die mit CERVUS ermittelten Polleneltern sowohl qualitativ als auch quantitativ und damit auch die daraus hergeleiteten Pollentransportweiten zum Teil erheblich. Für vier Einzelbaumabsaaten waren die Unterschiede der mit den verschiedenen Eingabeparametern ermittelten Polleneltern so offensichtlich, daß zusätzlich auch für die Kombinationen 1 % Fehlerquote, 95 % Signifikanzniveau und 1 % Fehlerquote, 80 % Signifikanzniveau die Pollentransportweiten berechnet wurden. Aus der Tab. 4.28 ist gut zu ersehen, daß je nach Wahl der Eingabeparameter CERVUS unterschiedliche und unterschiedlich viele Polleneltern identifiziert und folglich die Pollentransportweiten für ein und denselben Datensatz sehr stark variieren können.

Tab. 4.28 Über CERVUS mit verschiedenen Eingabeparameter identifizierte Polleneltern und die daraus hergeleiteten \emptyset Pollentransportweiten für die Nachkommen der Winterlinden 14, 38, 77 und 114. Variierte Eingabeparameter bei CERVUS: Fehlerquote 0 % und 1 %, Signifikanzniveau des Δ -Wertes 95 % (*) und 80 % (+).

\emptyset Pollentransportweite in m			
Baum Nr.	CERVUS 0%*	CERVUS 1%*	CERVUS 1%+
14	409,7	70,0	383,1
identifiziert	9	1	7
38	157,3	156,4	107,5
identifiziert	8	3	6
77	18,4	266,1	105,7
identifiziert	4	2	15
114	83,5	73,9	176,6
identifiziert	7	5	12

Für nachfolgende Vergleiche der aus verschiedenen Pollenelternbestimmungsverfahren resultierenden Pollentransportweiten findet nur CERVUS 0 % * (0 % Fehlerquote, 95 %iges Signifikanzniveau) Verwendung.

4.8.3 EFG

Je nach Höhe der verwendeten Diskriminanzschwelle Δ werden auch mit EFG unterschiedliche Identifizierungsquoten erreicht. Bei einer Diskriminanzschwelle 8Δ konnte 23,2 % aller untersuchten Nachkommen ein wahrscheinlichster Polleneltern zugeordnet werden, bei einer Diskriminanzschwelle von 2Δ waren es 56 % (s. Kap. 4.6.2). Qualitative Unterschiede sind bei EFG zwischen den verschiedenen Diskriminanzschwellen nicht zu verzeichnen, d. h. einem Samen werden nicht unterschiedliche Polleneltern zugewiesen, wie es bei CERVUS der Fall ist. Die unterschiedliche Anzahl der ermittelten Polleneltern variiert aber sehr stark und hat einen Einfluß auf die \emptyset Pollentransportweiten, die zu ähnlich unterschiedlichen Pollentransportweiten führen wie im vorigen Kapitel für CERVUS gezeigt wurde.

Wie schon erwähnt, ist die Diskriminanzschwelle 8Δ sehr hoch angesetzt und ein Δ -Wert von 2 erscheint für eine Bestimmung von Polleneltern ausreichend. Daher sollen die Ergebnisse der Diskriminanzschwellen 4Δ und 8Δ im folgenden Kap. 4.8.4 nur vergleichende Funktion haben. Das Hauptaugenmerk soll auf den Ergebnissen mit einer Diskriminanzschwelle von 2Δ liegen.

4.8.4 Umfang des Genflusses

Die in Tab. 4.29 gezeigten \emptyset Pollentransportweiten beziehen sich auf alle ermittelten Pollentransportweiten einschließlich den Werten für Selbstbefruchtung. Die Transportweite des Pollens bei Selbstbefruchtung wird mit 1,9 m angesetzt. Wird für Selbstbefruchtung der Wert 0,1 m bzw. 3,8 m eingesetzt, hat dieses kaum Einfluß auf die \emptyset Pollentransportweite, sie verringert bzw. erhöht sich um weniger als einen m.

Tab. 4.29 Über die verschiedenen Pollenelterbestimmungsverfahren ermittelten \emptyset Pollentransportweiten für die Gesamtpopulation Schwiegershausen, die im Bestand und in der Feldmark stehenden Linden einschließlich Selbstbefruchtung. Bei Selbstbefruchtung wird eine Transportweite von 1,9 m angenommen. Dazu ist kleingedruckt die absolute Anzahl der identifizierten Polleneltern angegeben.

einschließlich Selbstbefruchtung	\emptyset Pollentransportweite in m				
	eind. Ausschluß	EFG 2 Δ	EFG 4 Δ	EFG 8 Δ	Cervus 0% *
Gesamtpopulation	174,0	79,3	72,9	80,6	197,7
identifiziert	331	2163	1331	895	709
Bestand	152,0	75,2	73,3	87,4	185,9
identifiziert	301	1841	1038	628	594
Feldlinden	361,2	102,7	71,4	64,7	258,4
identifiziert	30	323	293	267	115

Tab. 4.29 zeigt, wie weit der effektiv gewordene Pollen im Durchschnitt transportiert wurde. Läßt man die Weiten für EFG 4 Δ und 8 Δ außer Betracht, werden Werte von 79,2 m für EFG, 174,0 m für den eindeutigen Ausschluß und für CERVUS der höchste Wert mit 197,7 m hergeleitet. Damit beträgt die \emptyset Transportweite des Pollens für die Gesamtpopulation bei CERVUS das 2½-fache dessen von EFG 2 Δ , wobei die \emptyset Transportweite für CERVUS und dem eindeutigen Ausschlußverfahren in vergleichbarer Größenordnung liegen. Bei Betrachtung des Bestandes und der Feldlinden klaffen die Ergebnisse von CERVUS und dem eindeutigen Ausschlußverfahren weiter auseinander. Für den Bestand wird über CERVUS eine \emptyset Pollentransportweite von 185,9 m und über das Ausschlußverfahren 152,0 m ermittelt, bzw. für die Feldlinden 258,4 m und 361,2 m. Die Weiten für EFG 2 Δ liegen wiederum mit 75,2 m bzw. 102,7 m bedeutend niedriger. Werden die Pollentransportweiten ohne die aus Selbstbefruchtung entstandenen Nachkommen ermittelt, ergibt sich ein etwas verändertes Bild (Tab. 4.30).

Tab. 4.30 Über die verschiedenen Pollenelterbestimmungsverfahren ermittelten \emptyset Pollentransportweiten für die Gesamtpopulation Schwiegershausen, die im Bestand und in der Feldmark stehenden Linden für fremdbefruchtete Nachkommen. Dazu die absolute Anzahl der identifizierten Polleneltern (klein gedruckt) und die ermittelte maximale Transportweite.

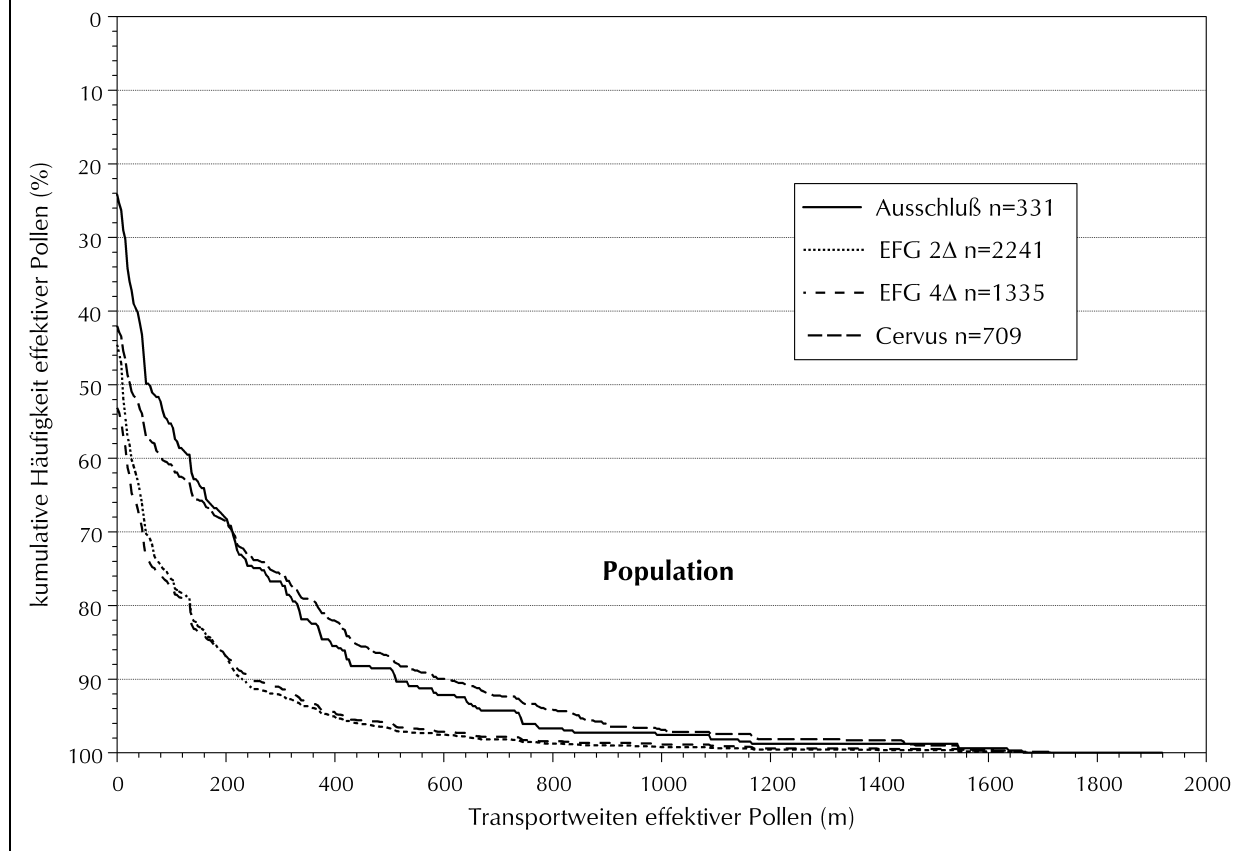
nur Fremdbefruchtung	\emptyset Pollentransportweite in m				
	eind. Ausschluß	EFG 2 Δ	EFG 4 Δ	EFG 8 Δ	Cervus 0% *
Gesamtpopulation	237,5	148,2	164,0	178,8	338,8
identifiziert	195	1145	583	398	412
Bestand	200,2	127,8	140,8	153,1	290,3
identifiziert	181	1071	534	355	379
Feldlinden	720,4	442,0	417,2	391,7	895,8
identifiziert	14	74	49	43	33
Maximum	1666,4	1666,4	1666,4	1666,4	1985,3

Für die Gesamtpopulation und den Bestand sind die Unterschiede zwischen dem Ausschlußverfahren und EFG 2 Δ geringer als zwischen dem Ausschlußverfahren und CERVUS. Über CERVUS werden durchweg die größten, mit EFG 2 Δ durchweg die kleinsten \emptyset Pollentransportweiten ermittelt. Geht man von der vorsichtigsten Schätzung, also von EFG, aus, wird der Pollen innerhalb des Bestandes im Mittel 127,8 m, in der Feldmark 442,0 m und für die Gesamtpopulation 148,2 m weit verfrachtet. Über CERVUS werden erheblich größere \emptyset Transportweiten hergeleitet: 290,3 m innerhalb des Bestandes, 895,8 m in der Feldmark und für die Gesamtpopulation 338,8 m. Die maximalen Transportweiten belaufen sich für EFG 2 Δ und das Ausschlußverfahren auf 1666,4 m und für CERVUS auf 1985,3 m.

Mit der Angabe der Transportweiten bis auf Dezimeter soll nicht der Eindruck erweckt werden, daß die Messungen und die Methodik dazu geeignet wären, diese so exakt zu bestimmen; die aus den Berechnungen resultierenden Werte wurden der Einfachheit halber unverändert übernommen.

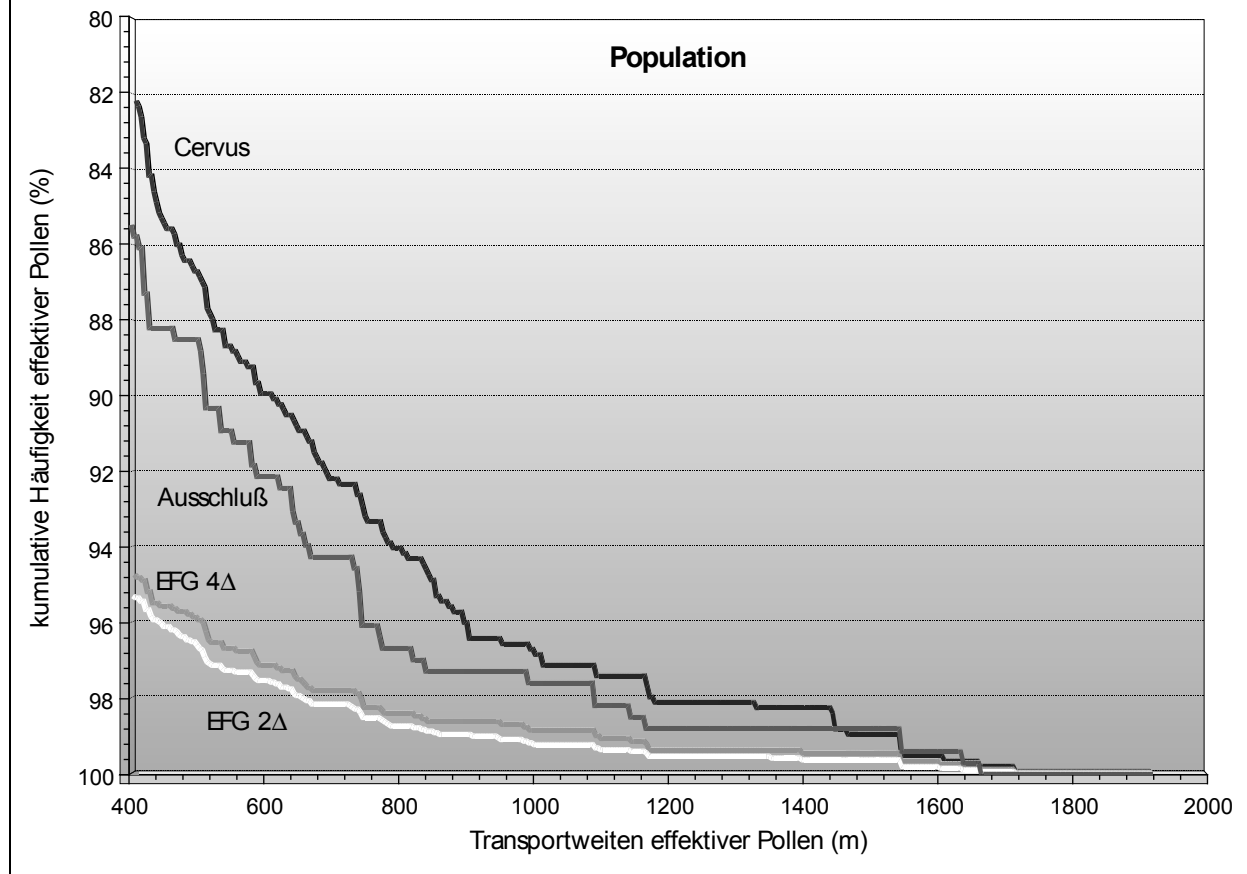
Eine graphische Darstellung der über die verschiedenen Verfahren hergeleiteten Pollentransportweiten in Form einer kumulativen Häufigkeitsverteilung zeigt fast identische Kurvenverläufe für EFG 2 Δ und EFG 4 Δ , die sich ihrerseits deutlich von denen des eindeutigen Ausschlusses und CERVUS unterscheiden (Abb. 4.26).

Abb. 4.26 Kumulative Häufigkeitsverteilung der Pollentransportweiten nach verschiedenen Pollenelsterbestimmungsverfahren für die Winterlindenpopulation Schwiegershausen.



Über das eindeutige Ausschlußverfahren und CERVUS werden durchweg größere Pollentransportweiten ermittelt als mit EFG. Die Kurve von CERVUS verläuft flacher als die des eindeutigen Ausschlusses. Bei ca. 240 m schneiden sich die Kurven von CERVUS und eindeutigem Ausschluß) und prozentual werden ab diesem Punkt die größten Pollentransportweiten über CERVUS hergeleitet (s. Abb. 4.26 und Abb. 4.27).

Abb. 4.27 Kumulative Häufigkeitsverteilung der Pollentransportweiten nach verschiedenen Polleneltherbestimmungsverfahren für die Winterlindenpopulation Schwiegerhausen. Gezeigt wird nur der Bereich ab einer Transportweite von mehr als 400 m.



Für die Nachkommenschaften der 54 Winterlinden werden, je nach Polleneltherbestimmungsverfahren, zum Teil sehr unterschiedliche \bar{x} Pollentransportweiten ermittelt. Ein Blick auf die Tab. 4.31 zeigt, daß übereinstimmende Pollentransportweiten nur selten zu finden sind. Es fällt schwer, die gravierendsten Differenzen hervorzuheben, da für fast alle Nachkommenschaften starke Abweichungen in den \bar{x} Pollentransportweiten berechnet werden.

Tab. 4.31 Über verschiedene Pollenelterbestimmungsverfahren hergeleitete \emptyset Pollen-transportweiten für die Nachkommenschaften von 54 Winterlinden im Versuchsbestand Schwiegershausen und die Zahl der für die Nachkommenschaften identifizierten Polleneltern.

\emptyset Pollentransportweiten der Nachkommenschaften in m									
Baum Nr.	untersuchte Samen	eindeutiger Ausschluß	ident.	EFG 2 Δ	ident.	EFG 4 Δ	ident.	Cervus 0% *	ident.
1	20	59,1	4	34,0	8	34,6	7	34,6	7
2	150	128,8	9	42,3	98	36,8	69	138,8	35
3	20	159,9	3	94,1	11	159,9	3	159,9	3
8	20	13,9	1	98,1	8	13,9	1	13,9	1
10	67	102,9	2	47,4	11	35,6	6	35,6	6
11	69	66,5	5	112,6	23	103,1	11	226,1	11
14	72	279,3	4	64,8	38	115,5	13	409,7	9
15	150	29,3	4	39,0	47	62,3	18	228,3	9
22	39	68,0	4	44,0	19	46,3	13	419,8	11
23	35	51,5	2	27,6	13	29,2	9	81,1	4
25	36	219,6	1	89,4	14	203,2	4	392,6	6
26	33	-	0	193,1	9	421,9	2	983,6	2
27	34	227,7	1	99,2	15	88,0	3	670,5	3
28	127	219,8	5	71,8	49	111,2	12	220,8	7
32	34	352,1	3	85,3	23	76,9	14	107,4	14
33	39	82,0	4	74,5	18	70,5	11	213,9	10
36	155	166,5	23	86,2	95	89,8	61	100,3	53
38	32	142,5	4	97,6	17	116,3	8	157,3	8
42	149	275,9	4	35,1	98	50,8	48	90,0	40
59	30	-	0	44,4	10	70,5	4	154,5	5
68	134	489,7	3	127,1	51	211,5	16	406,7	16
69a	148	562,7	3	109,7	79	123,3	32	194,9	22
71	173	486,1	4	51,8	92	97,0	32	95,6	14
72	148	263,4	7	60,1	131	43,6	94	205,5	24
77	70	35,3	2	42,7	30	32,3	16	17,4	4
82	150	28,1	9	25,0	73	20,3	34	15,4	32
92	139	308,9	13	171,5	82	207,5	41	380,3	36
93	20	306,1	3	254,4	7	281,5	6	382,8	5
94a	25	-	0	92,9	14	256,2	4	394,0	3
95	30	111,6	4	57,7	20	27,7	17	203,4	5
97	19	369,7	1	170,2	7	277,4	2	330,5	3
98	62	211,5	6	141,2	29	124,9	21	149,7	20
98a	40	147,5	4	95,0	26	99,6	17	202,7	6
104	27	221,0	1	109,7	12	103,0	9	418,1	5
107	30	-	0	31,8	9	10,4	3	-	0
109	85	286,0	4	59,4	62	32,9	46	328,2	10
111	37	304,6	2	294,7	10	327,1	4	313,5	4
112	52	280,4	3	117,6	16	277,8	5	303,8	5
113	47	307,8	2	190,6	14	202,0	4	265,6	3
114	148	100,0	10	118,1	70	88,5	44	83,5	7
115	29	27,1	5	54,2	23	60,9	16	19,9	7
118	150	41,9	1	27,8	110	13,1	82	609,2	8
120	149	64,3	10	58,9	99	49,3	70	131,7	36
121	40	1,9	7	4,0	21	3,2	15	94,9	8
122	38	46,9	6	129,8	21	145,6	12	175,8	8
123	33	259,7	2	92,4	19	87,6	12	177,4	8
129	38	28,5	23	53,3	34	23,6	29	41,0	25
130	37	127,4	3	51,3	11	55,7	7	127,4	3
133	28	41,5	6	63,6	17	39,4	14	140,0	9
134	44	138,4	12	87,0	27	112,8	17	210,3	14
F1	74	67,9	15	38,0	55	21,7	50	96,1	23
F2	167	545,1	11	148,2	139	101,6	120	316,1	63
F3	39	-	0	99,1	37	83,4	33	339,5	4
F4	103	1548,9	2	74,2	92	54,1	90	249,4	25

Man sieht, daß in einigen Fällen keine Polleneltern identifiziert werden konnten oder nur sehr wenige Werte in die Berechnung der \emptyset Pollentransportweite einer Nachkommenschaft eingehen. Gerade in solchen Fällen besteht die Gefahr der Berechnung extremer und höchst wahrscheinlich nicht repräsentativer Werte. Explizit zu erwähnen sind u. a. die Winterlinden Nr. 118, 121, und F4, bei denen die \emptyset Pollentransportweiten, je nach Verfahren, um mehr als das Zehnfache differieren.

4.8.5 Ursachen des Genflusses

Um die Ursachen des Ferntransportes von Pollen zu determinieren, wird geprüft, ob die \emptyset Pollentransportweiten der 54 Nachkommenschaften mit anderen Faktoren (Abstand zum Nachbarn, Kronengröße etc.) in Zusammenhang gebracht werden können. Diese Fragestellung berührt nur den Pollentransport zwischen Populationsmitgliedern und nicht den innerhalb einer Winterlindenkrone (= Selbstbefruchtung). In die Analyse einer Abhängigkeit der Weite des Pollentransportes von den denkbaren Faktoren gehen deshalb nur die Pollentransportweiten nach Fremdbefruchtung ein.

Wie aus den in Kap. 4.7.3 genannten Gründen ergeben sich bei Einbeziehung der in der Feldmark stehenden Linden auch für die \emptyset Pollentransportweiten überwiegend hochsignifikante Korrelationen mit der Kronengröße des Samenelters, den Abständen zu den nächsten 5 bzw. 10 Nachbarn und der \emptyset Kronengröße der nächsten 5 bzw. 10 Nachbarn (Tab. 4.32). Daher soll auch hier das Augenmerk auf die Ergebnisse für die im Bestand stehenden Winterlinden (ohne Feldlinden) gerichtet werden.

Tab. 4.32 Korrelation der \emptyset Pollentransportweiten der fremdbefruchteten Nachkommenschaften von 54 Winterlinden mit den aufgeführten Faktoren. In Klammern die Vorzeichen der entsprechenden Korrelationskoeffizienten.

		Bestimmtheitsmaß r^2					
		Abstand nächster Nachbar	Kronengröße Samenelster	nächste 10 Nachbarn		nächste 5 Nachbarn	
				Abstand	Kronengrößen	Abstand	Kronengrößen
eindeutiger Ausschluß	Gesamtpopulation	(+) 0,69***	(+) 0,33***	(+) 0,61***	(+) 0,07	(+) 0,64***	(+) 0,09*
	ohne Feldlinden	(+) 0,12*	(+) 0,00	(+) 0,17**	(-) 0,06	(+) 0,14*	(-) 0,05
CERVUS	Gesamtpopulation	(+) 0,55***	(+) 0,32***	(+) 0,50***	(+) 0,11*	(+) 0,52***	(+) 0,14**
	ohne Feldlinden	(+) 0,05	(+) 0,01	(+) 0,07	(+) 0,00	(+) 0,06	(+) 0,00
EFG 2Δ	Gesamtpopulation	(+) 0,62***	(+) 0,39***	(+) 0,74***	(+) 0,17**	(+) 0,76***	(+) 0,24***
	ohne Feldlinden	(+) 0,31***	(+) 0,00	(+) 0,42***	(-) 0,06	(+) 0,36***	(-) 0,04
EFG 4Δ	Gesamtpopulation	(+) 0,69***	(+) 0,32***	(+) 0,51***	(+) 0,07*	(+) 0,55***	(+) 0,10*
	ohne Feldlinden	(+) 0,23***	(-) 0,04	(+) 0,23***	(-) 0,07	(+) 0,22***	(-) 0,05
EFG 8Δ	Gesamtpopulation	(+) 0,61***	(+) 0,26***	(+) 0,40***	(+) 0,04	(+) 0,50***	(+) 0,07
	ohne Feldlinden	(+) 0,17**	(-) 0,03	(+) 0,25***	(-) 0,10*	(+) 0,22***	(-) 0,08

Bei der Herleitung der \emptyset Pollentransportweiten mit dem Verfahren EFG geht die Entfernung des Pollenelsters zu dem betrachteten Samenelster *a priori* in die Bestimmung des wahrscheinlichsten Pollenelsters ein; ein signifikanter Zusammenhang der Pollentransportweite mit den Abständen zu den nächsten Nachbarn war daher zu erwarten. Jedoch liegt auch bei den „neutralen“ Pollenelsterbestimmungsverfahren nach dem eindeutigen Ausschluß eine signifikante Korrelation der \emptyset Pollentransportweiten mit dem Abstand zu den nächsten Nachbarn bei den im Bestand stehenden Linden, nicht aber für CERVUS vor.

4.9 Reproduktionserfolg

Ein Ergebnis der Bestäubungsversuche in Kap. 4.4 ist die Bildung von lediglich 3,4 % vitaler Samen aus frei abgeblühten Blüten. Trotzdem vermittelten die Linden bei der Beerntung im Herbst 1995 den Eindruck eines üppigen Samenansatzes. Dieses ist auf die hohe Zahl Blüten zurückzuführen, welche die Linde unter guten Lichtverhältnissen bildet. Auch bei einer prozentual geringen Entwicklung von 3,4 % der Blüten zu Samen ist die Samenproduktion, absolut gesehen, beachtlich (s. a. Kap. 2.10).

Im darauffolgenden Jahr wurden einige Winterlinden einer wiederholten Beerntung unterzogen werden; jedoch blieb dies erfolglos. Bei Winterlinden, die 1995 noch einen üppigen Samenansatz zeigten, erschien 1996 kein einziger Same vital. Dieses Bild wiederholte sich in

den Jahren 1997 und 1998 in ähnlicher Weise: 1997 zeigte sich ein spärlicher und 1998 kein Samenansatz. Die Frage nach den Ursachen drängte sich auf und beim Vergleich der zurückliegenden Sommer, erinnerte ich mich an die exzellenten Witterungsverhältnisse während der Vermessungsarbeiten, der Bestäubungsversuche und beim Überfliegen des Versuchsbestandes im Jahre 1995. Nach meinem Empfinden war der Sommer 1995 außergewöhnlich warm und sonnig und ich kam gedanklich auf eine Arbeit von PIGOTT und HUNTLEY (1981) zurück, in der eine Abhängigkeit des Reproduktionserfolgs der Winterlinde von Klimafaktoren vermutet wurde (s. Kap. 2.10).

4.9.1 Klimafaktoren

Die Empfindung, der Sommer im Jahre 1995 wäre außergewöhnlich warm und sonnig gewesen, ist selbstredend unzureichend für eine wissenschaftliche Beantwortung der Frage, ob der Faktor Klima während der Periode der Blüte und Samenreife der Winterlinde entscheidenden Einfluß auf deren Samenproduktion hat, wie PIGOTT und HUNTLEY (1981) postulierten. Freundlicherweise wurden die Wetterdaten des Deutschen Wetterdienstes für die Meßstationen in Bad Grund, Herzberg und Seesen über Herrn Prof. Gravenhorst (Institut für Bioklimatologie der Universität Göttingen) zur Verfügung gestellt. Diese Wetterstationen liegen, wie der Versuchsbestand Schwiegershausen im Vorharz und in vergleichbarer Exposition und Höhenlage (um 250 m ü. NN, Versuchsbestand Schwiegershausen 150-250 m ü. NN). Einzig die Wetterstation in Bad Grund liegt ca. 100 m höher, was zur Findung eines möglichen Klimatrends in den Jahren 1995 bis 1998 unbedeutend sein dürfte. Die Auswertung der Wetterdaten ergab, daß der Sommer 1995, zumindest für den Zeitraum der Blüte der Winterlinde, außergewöhnlich und deutlich wärmer als die nachfolgenden Sommer 1996-1998 war (s. Tab. 4.33).

Tab. 4.33 Gemessene Durchschnittstemperatur für den Zeitraum der Blüte bzw. Samenreife der Winterlinde (im Vorharz) und für die Sommer der Jahre 1995-1998 im **Mittel** der Wetterstationen **Bad Grund, Herzberg und Seesen**.

	Durschnittstemperatur in °C			
	1995	1996	1997	1998
12.-31.Juli (Blüte)	19,9	15,9	17,0	16,7
August/Sept. (Samenreife)	15,2	13,8	16,6	14,4
Juli-Sept. (Sommer)	16,7	14,2	16,6	14,8

Herzberg liegt per Luftlinie lediglich 10 km vom Versuchsbestand Schwiegershausen entfernt. Deshalb sollen die Klimadaten dieser Wetterstation noch einmal gesondert betrachtet werden:

Tab. 4.34 Gemessene Durchschnittstemperatur für den Zeitraum der Blüte bzw. Samenreife der Winterlinde (im Vorharz) und für die Sommer der Jahre 1995-1998 der Wetterstation **Herzberg**.

	Durschnittstemperatur in °C			
	1995	1996	1997	1998
12.-31.Juli (Blüte)	20,7	16,9	17,9	17,5
August/Sept. (Samenreife)	15,8	14,5	17,5	15,1
Juli-Sept. (Sommer)	17,4	15,0	17,6	15,5

In der Tendenz sind die Temperaturen für die Wetterstation Herzberg und das Mittel der drei Wetterstationen vergleichbar und eine Beschreibung der Daten der Wetterstation Herzberg (Tab. 4.34) erscheint ausreichend. Die Temperaturen der Sommermonate Juli bis September waren im Durchschnitt 1995 mit 17,4 °C bzw. 1997 mit 17,6 °C etwa gleich hoch und um mehr als 2 °C höher als 1996 und 1998. Die annähernd gleich warmen Sommer der Jahre 1995 und 1997 zeigen bezüglich der Temperaturverläufe große Unterschiede: während der Blühperiode der Winterlinde herrschte 1995 im Mittel eine um 2,8 °C höhere Durchschnittstemperatur als 1997, für den Zeitraum der Samenreife war diese um 1,7 °C niedriger als 1997. Die Durchschnittstemperatur repräsentiert die Tag und Nacht gemessenen Werte. Diese Durchschnittstemperatur vermittelt nur eine vage Vorstellung, wie warm ein Sommer war, da dieses meist über die Tageshöchsttemperatur definiert wird. Da die meisten bestäubungsrelevanten Insekten der Linden, abgesehen von den Motten, tagaktiv sind und deren Flugaktivität stark von der Lufttemperatur beeinflusst wird (s. Kap. 2.8.3.6), sind zusätzlich in Tab. 4.35 die mittleren Tageshöchsttemperaturen der Wetterstation Herzberg aufgeführt.

Tab. 4.35 Gemessene mittlere Tageshöchsttemperatur für den Zeitraum der Blüte bzw. Samenreife der Winterlinde (im Vorharz) und für die Sommer der Jahre 1995-1998 der Wetterstation **Herzberg**.

	mittlere Tageshöchsttemperatur in °C			
	1995	1996	1997	1998
12.-31.Juli (Blüte)	26,2	21,9	22,9	22,4
August/Sept. (Samenreife)	20,9	19,1	23,4	19,6
Juli-Sept. (Sommer)	22,5	19,6	23,1	20,0

Für den 21. Juli 1995 wurde mit 33,2 °C die höchste Tagestemperatur der Jahre 1995-1998 gemessen. Für die mittlere Tageshöchsttemperatur während der Blühphase der Winterlinde fallen die Unterschiede mit mindestens 3,3 °C zwischen 95 und den nachfolgenden Jahren noch deutlicher aus.

Alle Temperaturen sind, wie beim Deutschen Wetterdienst üblich, im Schatten gemessenen.

Fazit

Bei einem Vergleich der Jahre 1995-1998 heben sich die Sommer der Jahre 1995 und 1997 durch hohe Durchschnittstemperaturen hervor. Die Wetterdaten zeigen, daß 1995 im Bestand Schwiegershausen während der Blühperiode der Winterlinde überdurchschnittlich hohe und während der Samenreife durchschnittliche Temperaturen herrschten. Umgekehrt verhält es sich für das Jahr 1997: ausgesprochen warmes Wetter prägte die Phase der Samenreife, während für die Blühperiode 1997 durchschnittliche Temperaturen gemessen wurden. In den Jahren 1995-1998 war der mit Abstand größte Samenansatz im Jahr 1995 zu verzeichnen. Die Ergebnisse lassen auf einen Einfluß des Klimas, insbesondere zum Zeitpunkt der Blüte bzw. des Pollenschlauchwachstums, auf den Reproduktionserfolg der Winterlinde schließen.

4.9.2 Individueller Genfluß über Pollen

Über das Pollenelterbestimmungsverfahren wurde für 56 % der 3864 Nachkommen von 54 Sameneltern ein wahrscheinlichster Pollenelter bestimmt. Diese Information impliziert u. a., wieviel Eigenpollen bzw. Fremdpollen in den Nachkommen einer Linde erfolgreich wurden. Auch ist es mit dieser Information möglich zu quantifizieren, wie viele Pollen einzelner Linden bei anderen Sameneltern effektiv geworden sind - in diesem Fall, wie häufig die geneti-

sche Information der 138 Winterlinden und 3 Hybriden in den 2369 fremdbefruchteten Nachkommen der 54 Winterlinden vertreten ist. Von diesen 2369 aus Fremdbefruchtung entstandenen Samen wurde für 1058 ein wahrscheinlichster Pollenelter bestimmt. Im Mittel der 141 Linden sind 7,5 Pollen auf die Narben anderer Linden transportiert worden. Bei 30 Linden war kein Pollen bei andern Sameneltern erfolgreich; maximal wurden von einer Winterlinde 75 Eizellen anderer Linden befruchtet. Wie in den vorigen Kapiteln wurde mit Hilfe linearer Regressionsanalysen versucht, die Einflußfaktoren zu determinieren, welche für den unterschiedlichen Erfolg der einzelnen Winterlinden bedeutsam sind. Als mögliche Ursachen wurden wiederum der Abstand zum nächsten Paarungspartner bzw. zu den nächsten 5 bzw. 10 Paarungspartnern, die Größe der Kronen der nächsten 5 bzw. 10 Paarungspartner und die Kronengröße des Samenelters in Erwägung gezogen. Obwohl in die Bestimmung der Polleneltern über EFG die Kronengrößen und Entfernung eingingen, waren signifikante Korrelationen mit den genannten Faktoren nicht festzustellen.

4.10 Hybridisierung

4.10.1 Artunterscheidung mit Hilfe von Isoenzymgenmarkern

Die Winter- und die Sommerlinde verfügen an mehreren Genorten über artspezifische Enzymvarianten, die eine Artbestimmung und die Identifizierung von Arthybriden ermöglichen. Artspezifische Genvarianten wurden an den kontrollierenden Genorten der Enzymsysteme AP (Aminopeptidase), FDH (Formiatdehydrogenase), MNR (Menadionreduktase), PGI (Phosphoglucose-Isomerase), PGM (Phosphoglucomutase) und SKDH (Shikimatdehydrogenase) gefunden, welche ausführlich in Kap. 4.1 dargestellt sind. Neben den in Kap. 4.1 beschriebenen Enzymsystemen verfügen auch ACO (Aconitase) und IDH (Isocitratdehydrogenase) über Enzymvarianten, die eine Artunterscheidung ermöglichen (s. a. FROMM 1999).

Die Ergebnisse der genetischen Analyse stimmten immer mit der Artzuordnung über morphologische Merkmale überein (Kap. 2.11).

4.10.2 Reproduktionserfolg der Hybride

Von zwei der drei im Versuchsbestand Schwiegershausen stehenden Hybriden konnten Nachkommen geworben werden. Die 42 m² große und mitherrschende Krone der Hybride Nr. 102 war so eng in die sie umgebenden Buchen eingebettet, daß eine Beerntung mit der Schrotflinte nicht möglich war. Die Hybriden Nr. 116 und Nr. 137 nahmen eine herrschende soziale Stellung im Bestand ein und aus den überdurchschnittlich großen Kronen (215 m² bzw.

129 m², Ø aller 141 Linden = 59 m²) wurden 52 bzw. 63 Samen geworben. Bei der Hybride Nr. 116 stellten sich von den 52 Samen fünf als vital heraus, von den 63 Samen der Hybriden Nr. 137 lediglich zwei. Nach dem Ausschlußverfahren stammen vier der fünf Samen der Hybride Nr. 116 aus Fremdbefruchtung durch andere Winterlinden, ein Nachkomme ist aus Selbstbefruchtung entstanden. Bei den beiden Nachkommen der Hybride Nr. 137 konnte eine Pollenelternschaft durch Winterlinden nachgewiesen werden. (Tab. 4.36).

Tab. 4.36 Reproduktionserfolg zweier Winter-/Sommerlindenhybriden (*Tilia x vulgaris*) des Versuchsbestandes Schwiegershausen.

Hybride Nr.	vitale Samen		befruchtet von Winterlinden		Pollenelter für Winterlinden
116	5	9,6%	4	80%	13x
137	2	3,2%	2	100%	7x

5 Diskussion

5.1 Vererbungsanalyse

Wie sich bei der formalen Vererbungsanalyse der insgesamt 3.739 Nachkommen von 49 Winterlinden zeigte, wurden an allen untersuchten Genorten die Annahmen gleichmäßiger disomer Segregation bzw. Zufallsfusion der Gameten nie verletzt. Die Zymogramme der hexaploiden Winterlinde zeigten die typischen Zymogrammuster diploider Pflanzenarten. Die Paläo-Polyploidie der Winterlinde drückt sich bei einigen Enzymsystemen nur durch eine größere Anzahl an Genorten und nicht durch die Bildung einer größeren Anzahl von Hybridbanden bei heterozygoten Individuen aus. Die Vermutung liegt nahe, daß die Gattung *Tilia* ursprünglich aus Hybridisierung verschiedener diploider Arten entstanden ist. Bilden sich bei den daraus resultierenden Hybriden in der meiotischen Anaphase Restitutionskerne, werden die inhomologen Chromosomenpaare nicht getrennt und verbleiben in einem Kern. Das Endprodukt sind nicht reduzierte „quasi-diploide“ Gameten, die bei Fusion allopolyploide Nachkommen ergeben. Diese sogenannten „amphidiploiden“ Nachkommen zeigen wiederum die reguläre Meiose diploider Organismen; nur verfügen die Gameten über einen potenzierten Chromosomensatz (HATTEMER et al. 1993). Danach muß es zu einem weiteren Vorgang von Hybridisierung zwischen der tetraploiden und einer diploiden Art gekommen sein. Da alle Verwandten unter den *Tiliaceae* eine Grundzahl von $x = 7$ besitzen, muß bei der gametischen Anzahl der hexaploiden Gattung *Tilia* von $n = 41$ ein Chromosom verlorengegangen sein (Aneuploidie). Der Anteil Polyploider unter den höheren Pflanzen beträgt weltweit 47 %. Unter der Annahme, daß bei allen Pflanzen mit Chromosomenanzahlen ≥ 12 von einer Polyploidie auszugehen ist, können ca. 70 % der Baumarten regenfeuchter Tropenwälder als polyploid gelten (HATTEMER et al. 1993).

Viele in dieser Arbeit verwendeten Verfahren liegen den Annahmen einer gleichmäßigen Segregation und nachfolgender Zufallsfusion der Gameten zu Grunde (Bestimmung effektiver Pollenwolken, Polleneltern, Selbstbefruchtungsanteilen etc.). Die Vererbungsanalyse der Winterlinde ergab, daß diese Annahmen an allen untersuchten Genorten erfüllt werden und daher keine Einschränkungen der aus den angewendeten Verfahren resultierenden Ergebnisse und Schlußfolgerungen aufgrund grundsätzlich fehlerhafter genetischer Interpretation der Zymogramme zu erwarten sind.

5.2 Art des Pollentransportes

Die Ergebnisse der Bestäubungsversuche ergaben, daß bei der Winterlinde überwiegend Insekten als Pollenvektoren effektiv sind. Windbestäubung war zwar nachzuweisen, spielte aber quantitativ eine untergeordnete Rolle. Diese Ergebnisse decken sich mit den Aussagen fast aller anderen Autoren. Lediglich EISENHUT (1957) deklariert die Linde für überwiegend anemophil und hält Insektenbestäubung für nicht notwendig. Uneingeschränkte sexuelle Reproduktion der Winterlinde könne allein durch Windbestäubung gesichert werden. Nach EISENHUT befindet sich die Gattung *Tilia* am Ende einer evolutionären Entwicklung von ursprünglich entomophiler zu anemophiler Bestäubungsökologie. Er beruft sich dabei auf diverse Veröffentlichungen sowie eigene Beobachtungen und sieht diese Entwicklung durch die von ihm durchgeführten Bestäubungsversuche bestätigt (Kap. 2.8.4).

Auf die Argumentation von EISENHUT (1957) wird deshalb explizit eingegangen, da seine Kernaussage, die Lindenarten seien überwiegend anemophil, in vielen Arbeiten anderer Autoren zitiert wird.

5.2.1 Evolution der Bestäubungsökologie

EISENHUT (1957) stützt seine Behauptung u. a. auf die Pollenmorphologie und -produktion der Linden, aufgrund welcher er sie zu den anemophilen Baumarten zuordnet. Windbestäubte Baumarten würden sich durch kleine, leichte, nicht aggregierte Pollen und eine große **Pollenproduktion** bzw. ein hohes **Pollen/Eizellen-Verhältnis** auszeichnen, welches er auch für die Linden gegeben sieht. Eine Einteilung in anemophil und entomophil über die Pollenproduktion, oder auch über die **Pollenbeschaffenheit** ist umstritten und wird schon in der Literatur zur Zeit EISENHUTS kontrovers diskutiert. POHL (1936) argumentiert gegen eine Einteilung von entomophil und anemophil mit Hilfe der Pollenproduktion und nennt mehrere Beispiele. Unter anderem produzieren die Blütenstände des auf Insektenbestäubung angewiesenen Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*) 20mal so viele Pollen wie die des windbestäubten *Acer californicum*. Neuere Untersuchungen ergeben zudem, daß der Umfang der Pollenproduktion von vielen Faktoren abhängig sein kann:

Nach HEB (1983) sowie VOGEL und WESTERKAMP (1991) ist bei Generalisten (wie der Linde) hohe Pollen- bzw. Nektarproduktion notwendig, da diese durch den einfachen Aufbau ihrer Blüten einen leichten Zugang zu ihrem Nahrungsangebot gewähren. Dieses Angebot wird nicht nur von bestäubungseffektiven Insekten genutzt, sondern auch von Insekten, die weitgehend nur als Pollen- und/oder Nektarräuber fungieren. Dadurch wird die Wahrscheinlichkeit

einer erfolgreichen Bestäubung des Einzelpollens reduziert. Generalisten gleichen diesen Verlust durch ein hohes Pollen/Eizellen-Verhältnis aus, die an Größenordnungen windbestäubter Pflanzen heranreichen. Bei der Linde dient nachweislich ein großer Teil der Pollen ausschließlich der Nahrung zahlreicher Insekten. Verschiedene *Bombus*-Arten sind sogar auf Lindenpollen als Proteinquelle spezialisiert (FREE 1970) und es ist bekannt, daß das Nahrungsaufkommen eines durchschnittlichen Honigbienenvolkes bei 20 kg Pollen im Jahr liegt (SEELEY 1997). Neben dem Verlust der als Nahrung dienenden Pollen gehen zudem mindestens 99 % der Pollen beim Transport durch Insekten verloren (s. Kap. 2.8.3.7).

CRUDEN (1977) beschreibt, daß generell das höchste Pollen/Eizellen-Verhältnis bei Pflanzen vorzufinden ist, welche sich am Ende der Sukzession befinden. Als bestandesbildende Baumart ist die Linde dort anzusiedeln. Einen weiteren Ansatz einer Hierarchie der Pollenproduktion sehen RAMIREZ und SERES (1994) innerhalb verschiedener zoophiler Bestäubungsarten gegeben. Bei den von ihnen untersuchten Pflanzen stellten sie die höchste Pollenproduktion bei insektenbestäubten Arten fest, eine geringere bei Pflanzen, bei denen überwiegend Vögel als Pollenvektoren fungieren. Die niedrigste Produktion von Pollen stellten sie bei Arten fest, die von Fledermäusen bestäubt werden.

Ungeachtet einer nicht sicheren Einteilung von anemophil und entomophil über die Pollenproduktion sei hier die Argumentationskette von EISENHUT (1957) aufgegriffen.

Die in der Arbeit von EISENHUT (1957) verwendeten Werte für die Pollenproduktion der Winterlinde sind der Arbeit von POHL (1936) entnommen. POHL berechnete neben dem Pollen/Eizellen-Verhältnis die Pollenproduktion der Winterlinde auf der Ebene der Blüte, einer Infloreszenz, ein- und zehnjähriger Zweigsysteme und schließlich eines 1 ha großen Winterlindenreinbestandes und verglich die Werte mit diversen anemophilen und entomophilen Baumarten (vgl Tab. 2.1, S. 9).

Bei der Berechnung des Pollen/Eizellen-Verhältnisses ging POHL damals von einer einzigen Samenanlage im Fruchtknoten einer Lindenblüte aus und berechnete einen Wert von 43500, welches der Winterlinde im Vergleich zu anderen Baumarten ein mittleres Pollen/Eizellen-Verhältnis bescheinigt. Bis 1957 hatte sich der Wissensstand verändert und EISENHUT berichtet bei der Gattung *Tilia* von zehn fertilen Samenanlagen pro Fruchtknoten. Das Pollen/Eizellen-Verhältnis verringert sich damit auf 4350 und ist die niedrigste Rate aller von POHL (1936) untersuchten Bäume. Damit wäre die Winterlinde klar als entomophil einzuordnen (s. Tab. 2.1, S. 9). Obwohl EISENHUT die Arbeit von POHL (1936) zitiert und diese Tatsache für ihn evident gewesen sein müßte, wird sie in seiner Arbeit nicht erwähnt. Dies ist um so verwunderlicher, da er in einem anderen Zusammenhang eine andere Arbeit von POHL

(1929a) zitiert, in der POHL der Zahl der **Samenanlagen pro Fruchtknoten** große Bedeutung bei der evolutionären Entwicklung von entomophil zu anemophil beimißt. Bei der evolutionären Entwicklung von entomophilen zu anemophilen Blüten wird nach POHL (1929a) die Zahl der Samenanlagen pro Fruchtknoten auf eine bis maximal zwei reduziert. Mit zehn fertilen Samenanlagen wäre die Linde unter diesem Kriterium ebenfalls klar in die Gruppe der insektenbestäubten Baumarten einzustufen. Dieses wichtige Kriterium ist EISENHUT (1957) anscheinend entgangen oder er hielt es für unbedeutend. Um so bedeutender war für EISENHUT (1957) die Aussage POHLS (1936), mit der hochgerechneten Pollenproduktion eines 1 ha großen Winterlindenreinbestandes gehöre die Linde zu den reichlich Pollen erzeugenden Bäumen. Dabei zitiert er den zweiten Teil des letzten Satzes („...gehört die Linde zu den reichlich Pollen erzeugenden Bäumen“) im Zusammenhang mit der Pollenerzeugung eines einjährigen bzw. zehnjährigen Zweigsystems, obwohl die Pollenproduktion dieser Zweigsysteme bei der Winterlinde vergleichsweise niedrig ist (Tab. 2.2, S. 10 und Tab. 2.3, S. 11). POHL (1936) spricht erst im Zusammenhang mit der Pollenproduktion für einen 1 ha großen Winterlindenreinbestand von einer mit windbestäubten Baumarten vergleichbaren Pollenproduktion. Die Werte für die Pollenproduktion eines 1 ha großen Winterlindenreinbestandes durch POHL (1936) erwähnt EISENHUT nicht, zumal die von POHL (1936) durchgeführte Hochrechnung nicht immer plausibel erscheint: Zunächst berechnete POHL (1936) die Anzahl der Blütenstände eines zehnjährigen Zweigsystems. Die Anzahl zehnjähriger Zweigsysteme für 1 ha berechnete er über die anfallenden Reisholzmassen 120jähriger Reinbestände. Die Reisholzmassen wurden nach den Ertragstafeln I. Klasse von SCHWAPPACH (1929) bestimmt. Für die Winterlinde verwendete POHL die Ertragstafel für Rotbuche (*Fagus sylvatica*), da für die Winterlinde damals noch keine Ertragstafel existierte. Die ermittelte Summe der Blütenstände pro ha multiplizierte POHL mit der Pollenerzeugung eines Blütenstandes und gelangte so zu der Pollenproduktion eines 1 ha großen Reinbestandes.

Schon die von POHL (1936) berechnete Pollenerzeugung eines zehnjährigen Zweigsystems erscheint zu hoch angesetzt. Die Ermittlung dieses Wertes ist aber aus seiner Arbeit nicht genau zu erkennen und muß daher als gegeben angenommen werden. Auch die Verwendung von Ertragstafeln der Buche für die anfallende Reisholzmasse der Winterlinde ist sicherlich diskutabel, dürfte aber die Hochrechnungen der Pollenproduktion nicht immens verfälscht haben. Das Problem liegt darin, daß POHL (1936) die Anzahl der Blütenstände eines zehnjährigen Zweigsystemes anhand einer einzeln stehenden, tiefbeasteten Winterlinde im Botanischen Garten in Prag ermittelt und auf einen Reinbestand übertragen hat. EISENHUT (1957) selbst beschreibt ausführlich die nach seinen Beobachtungen starke Abhängigkeit der Blüten-

bildung von ausreichender Lichtintensität. Ausreichende Lichtintensität für die Blütenbildung ist nur im Kronenmantel, also im äußeren Randbereich der Krone, gegeben. Im Bestandesschluß erzeugen Winterlinden nur in den oberen Kronenpartien Blüten, und dies nur, wenn sie mit- oder vorherrschend sind. Der von POHL (1936) berechnete Wert für die Pollenerzeugung für einen 1 ha großen Winterlindenreinbestand dürfte bei weitem zu hoch angesetzt sein. Seine diesbezüglich gemachte Aussage, die Linde gehöre zu den reichlich Pollen erzeugenden Bäumen, muß also kritisch beurteilt werden. PIGOTT und HUNTLEY (1980) sprechen bei ihren Untersuchungen von ein geringer Pollenproduktion der Winterlinde im Vergleich zu anderen Baumarten (Kap. 2.8.4). Irritierend bleibt, warum EISENHUT (1957), der sich in seiner Arbeit sehr ausführlich mit der Bildung von Blüten und Blütenständen auseinandersetzt, die Pollenproduktionswerte von POHL (1936) unreflektiert übernimmt und zudem die Aussagen POHLS in einem falschen Zusammenhang zitiert (s. o.).

Ein weiteres Indiz für Anemophilie sieht EISENHUT (1957) in dem von ihm gezählten durchschnittlichen **Pollenanflug** von ca. 5700 Pollenkörnern je cm^2 in der Krone einer frei stehenden Winterlinde. REMPE (1937) beobachtete einen Pollenanflug in vergleichbarer Größenordnung (s. Tab. 2.5, S. 26) und kommt u. a. zu dem von EISENHUT (1957) zitierten Schluß: „Ihr Pollenanflug im Kronenraum kann durchaus (von der größeren Häufigkeit von Gruppen abgesehen) demjenigen von Eiche, Ulme und Buche zur Seite gestellt werden.“ Dabei berücksichtigt EISENHUT (1957) nicht den einleitenden Satz des aus REMPE (1937) zitierten Absatzes: „Die Werte zeigen, daß der dichteste Anflug zweifellos bei den typischen Windblütlern erreicht wird.“ Für alle nicht zitierten windbestäubten Baumarten wurde ein deutlich höherer Pollenanflug gemessen und deshalb rangiert die Winterlinde in puncto Pollenanflug im unteren Drittel einer Tabelle in REMPE (1937). REMPE (1937) setzte den gemessenen Pollenanflug anschließend noch in Relation zur absoluten Pollenproduktion eines 1 ha großen Winterlindenreinbestandes und kommt zu folgender Schlußfolgerung, die indes von EISENHUT (1957) ebenfalls nicht zitiert wird: „Eine auffällige Unstimmigkeit liegt in der Stellung der Linde und des Bergahorns vor, da beide Bäume nach POHL besonders große Pollenmengen erzeugen, ihr Anflug dagegen gering blieb. Doch ist dies, wie auch POHL unter Hinweis auf die Stellung der Linde bei HESMER betont, leicht erklärlich, da bei diesen insektenblütigen Bäumen eben offenbar nur ein geringer Teil des Pollens verweht wird.“ Anzumerken ist, daß auch REMPE (1937) sich auf die von POHL (1936) berechnete Pollenproduktion eines 1 ha großen Lindenreinbestandes bezieht und damit die Aussage zu relativieren ist (s. o.). HESMER (1933) stufte nach den Ergebnissen seiner pollenanalytischen Befunde unter den von ihm untersuchten Baumarten die Pollenproduktion der Linde am niedrigsten ein. Dieser Befund dürfte, da von

POHL (1936) zitiert und ausgiebig diskutiert, EISENHUT nicht entgangen sein. POHL (1936) erklärt die Diskrepanz zwischen der geringen von HESMER (1933) ermittelten Pollenproduktion und seinen Ergebnissen folgendermaßen: „Die Linde als ausgesprochen tierblütiger Baum mit Pollenkörnern, die, wenn auch nicht reichlich, so doch Klebstoffe besitzen, wird offenbar nur einen Teil des erzeugten Pollens unter gewissen Umständen dem Winde übergeben können. Die Hauptmasse des Pollens wird wohl von Tieren abgeholt werden und der Teil des Pollens, der allenfalls auf den Antheren zurückbleibt, wird erst mit dem Regenwasser oder beim Abfallen der Staubblätter zur Erde gelangen. Aber selbst ein Teil des vom Winde davongetragenen Pollens dürfte bald absinken, jener Teil, wo zahlreiche Pollenkörner durch Kittstoffe miteinander verbunden sind.“ Selbst wenn ein großer Anteil Lindenpollen in der Atmosphäre hätte beobachtet werden können, wäre dies noch kein Indiz für die Anemophilie der Linde gewesen. Bei *Salix lasiolepis* wurde ebenfalls eine weitgehende Übertragung des Pollens durch den Wind erst dann angenommen, nachdem große Pollenmengen dieser Baumart in der Atmosphäre nachgewiesen worden waren. SACCHI und PRICE (1988) konnten aber nachweisen, daß *Salix lasiolepis* zu 99,9 % insektenbestäubt und nur zu 0,1 % windbestäubt ist.

Die Existenz bzw. Wirksamkeit von **Pollenkittstoffen** zweifelt EISENHUT (1957) bei der Gattung *Tilia* an und begründet dies u. a. durch eine hohe, von ihm und REMPE (1937) gemessene Deposition von Lindenpollen in den Kronen blühender Linden (s. o.) und er weist darauf hin, daß auch auf den Färöer-Inseln Lindenpollen nachgewiesen werden konnten. Die Färöer-Inseln befinden sich im Atlantik, rund 1000 km von den nächsten Lindenpopulationen entfernt. Dies ist nach EISENHUT (1957) ein weiteres Indiz für die Anemophilie der Linde. Nach EISENHUT (1957) aggregieren bei entomophilen Arten mehrere Pollenkörner durch Pollenkitt zu einem Pollenklumpen. Nennenswerte Pollentransportweiten durch Wind sind damit aufgrund der Schwere dieser Aggregate nicht möglich, große Transportweiten bei Lindenpollen jedoch nachgewiesen worden. Neben der Tatsache, daß über das Kriterium Pollenaggregation ebenfalls keine eindeutige Einteilung in anemophile und entomophile Pflanzen durchzuführen ist (POHL 1929a, 1929b, 1936, HESSE 1979), kann auch bei einer Einteilung über das Kriterium Pollenkitt meiner Meinung nach die Linde zu den entomophilen Arten gezählt werden. Dabei wäre zum einen über die von EISENHUT (1957) zitierten Angaben REMPEs (1937) über die Pollenaggregation des Lindenpollens anzumerken, daß REMPE die Aggregation von Pollen untersucht hat, die durch Wind auf im Kronenbereich ausgelegte Fangröllchen transportiert wurden. REMPE konnte nur eine mäßige Pollenaggregation von 38,5 % der untersuchten Pollen beobachten, die nach EISENHUT (1957) von überwiegender Windblütigkeit der Linde zeu-

gen. HESSE (1979) und POHL (1929b) beschreiben, daß anfänglich klebrige Pollen an der Luft trocken und mehlig werden und es erst dann zum Zerfall der Pollenaggregate kommt. Bei HESSE (1979) waren bei der Sommerlinde zwei Drittel der Pollen mäßig bis gut verklebt und bei PIGOTT und HUNTLEY (1980) waren 85 % der Pollen der Winterlinde zu Pollenklumpen aggregiert. Im Gegensatz zu REMPE (1937) stellten PIGOTT und HUNTLEY (1980) ihre Pollenfallen auf dem Waldboden auf. Mit dem Hintergrund, daß die Pollenaggregate erst nach Austrocknung zerfallen, ist aufgrund der unterschiedlichen Ergebnisse genannter Autoren zu schließen, daß der Zeitpunkt der Beobachtung auf den Aggregationszustand des Lindenpollens entscheidend Einfluß nimmt. Je älter die Pollen sind, desto mehr ist die Austrocknung und damit der Zerfall der Aggregate in Einzelpollen fortgeschritten. REMPE (1937) hat über seine Versuchsanordnung nur den durch Wind transportierten Pollen erfaßt, welcher weitgehend aus älteren, schon zerfallenen, Pollenaggregaten bestanden haben dürfte. Dieses Vorgehen ist auch nicht zu beanstanden. Keineswegs aber sind diese Pollen repräsentativ für die Messung einer Pollenaggregation bzw. für die Einteilung der Linde zu den anemophilen oder entomophilen Pflanzen. Laut POHL (1929b) ist es kein Zeichen des Übergangs von Entomophilie zu Anemophilie, wenn anfänglich klebrige Pollen nach Austrocknung zur Windübertragung geeignet sind. Nicht nur Austrocknung ist der Grund für den Zerfall der Pollenaggregate. Die Aggregation der Pollenklumpen kann ebenso durch mechanische Erschütterung, z. B. durch nektarsammelnde Insekten, zerstört werden (EISENHUT 1957). Die Zerstörung der Pollenaggregate durch nahrungssuchende Insekten dürfte nicht zu unterschätzen sein. Auch ist vorstellbar, daß aufgrund eines Mangels an Bestäubern nicht alle Blüten besucht werden und die Pollen in den Antheren verbleiben. Nach einer gewissen Zeit trocknen die Antheren aus und die Pollenaggregate zerfallen. Ob Pollen, die einmal in die Atmosphäre gelangt sind, noch in Befruchtungsvorgängen effektiv werden, ist anzuzweifeln, zumal nach HESLOP-HARRISON und SHIVANNA (1977) die Narben der Gattung *Tilia* in die Gruppe der trockenen Narbentypen einzuordnen sind. Ein trockener **Narbentyp** ist ein Merkmal entomophiler Pflanzen, feuchte bzw. klebrige Narben dagegen ein Merkmal windbestäubter Pflanzen (über Wind transportierte Pollen haften besser auf feuchten Narben). Eine klebrige Narbe will EISENHUT (1957) bei vielen Lindenarten beobachtet haben, um auch damit die Anemophilie der Linde nachzuweisen. Leider nennt EISENHUT weder die Arten der Gattung *Tilia*, welche über den klebrigen Narbentyp verfügen sollen, noch zitiert er andere Autoren. HESLOP-HARRISON und SHIVANNA (1977) ordnen den Narbentyp der Gattung *Tilia* nicht einmal in die Gruppe trockener bis feuchter Stigmata ein, geschweige denn in die Gruppe mit feuchter Narbe. Dies entspricht auch eigenen Beobachtungen bei der Winterlinde.

Zudem könnte die Befruchtung durch älteren, windverbreiteten Pollen aufgrund einer mit dem Alter abnehmenden Pollenviabilität eingeschränkt sein (KLEBER 1935), wobei Lindenpollen bislang nicht Gegenstand solcher Untersuchungen waren.

Einig darüber sind sich indes die Autoren über die geringen Transportweiten windverfrachteter Lindenpollen (EISENHUT 1957, PIGOTT und HUNTLEY 1979, POHL 1936, REMPE 1937). Obwohl EISENHUT (1957) den Transport von Lindenpollen bis auf die Färöer erwähnt, spricht selbst er nur von einer kleinräumigen Verbreitung der Lindenpollen durch Wind, was weitgehend Selbstbefruchtung zur Folge hätte. PIGOTT und HUNTLEY (1980) konnten bei der Winterlinde in einer Entfernung von 60 m keine Pollen mehr feststellen (vgl. Kap. 2.8.4); sie kommen zu dem Schluß, daß Lindenpollen rascher fallen, als sie vom Wind verweht werden.

EISENHUT (1957) macht darauf aufmerksam, daß **Lindenpollen im Honig** unterrepräsentiert sei (s. Kap. 2.8.2). Er führt dies auf eine mangelnde Effektivität der Honigbiene (und generell der Insekten) als Bestäuber der Linde zurück – für ihn ein weiterer Hinweis auf die Anemophilie der Linde. VON DER OHE et al. (1993) und andere Autoren (Kap. 2.8.2) bestätigen den geringen Anteil an Lindenpollen im Honig. Bei einer Analyse des Honigs stellten VON DER OHE et al. (1993) allerdings fest, daß dieser trotzdem zu 80 % aus Lindennektar besteht. Von einer geringen Effektivität der Honigbiene als Bestäuber der Winterlinde kann somit nicht ausgegangen werden. Im Gegenteil sprechen die Ergebnisse für eine hohe Blütenkonstanz der Honigbiene bei der Winterlinde. VON DER OHE (pers. Mitteilung) führt den geringen Anteil an Lindenpollen im Honig u. a. auf die Haftung der Pollenaggregate in den Antheren zurück (vgl. die obige Diskussion zum Thema Pollenkitt).

Für POHL (1929b) und HESSE (1979) ist eine **zwittrige Blüte** ein Indiz für Entomophilie. Die evolutionäre Entwicklung von Entomophilie zur Anemophilie ist mit der Ausbildung eingeschlechtlicher und einfacher Blüten verbunden. Dieses Argument von POHL (1929b) wird von EISENHUT (1957) nicht erwähnt. Man muß aber davon ausgehen, daß EISENHUT Kenntnis von POHLS Arbeit (1929b) hatte, da eine andere Arbeit von POHL (1929a) von ihm zitiert wird, welche auf den vorhergehenden Seiten der gleichen Zeitschrift veröffentlicht ist. Für ROHMEDER (1972) verfügt die Winterlinde über perfekte zwittrige Blüten. Daher ist die Winterlinde auch bezüglich der Blütenmorphologie klar als entomophile Baumart einzuordnen.

Die große Nektarproduktion, die Produktion des Duftstoffes Farnesol, die Tatsache, daß 80 % des Bienenhonigs aus Lindennektar besteht, die zahlreich beobachteten und mit großer Blütenkonstanz die Linde besuchenden Insekten usw. sind weitere deutliche Hinweise für die Bestäubung der Linden durch Insekten (s. Kap. 2.8).

5.2.2 Bestäubungsversuche

KEYS et al. (1995) verwendeten bei ihren Bestäubungsversuchen Netze mit einer Maschenweite von 3 mm, um eine Bestäubung der Blüten von *Prosopis velutina* (*Leguminosae*) durch Insekten zu unterbinden. Sie wählten diese Maschenweite, da als wichtigste Bestäubergruppen dieser Leguminosen, ähnlich wie bei den Lindenarten, u. a. Honigbienen und Schwebfliegen galten. Bei den isolierten Blüten stellte sich aber der gleiche Samenansatz wie bei den ungeschützten Blüten ein. Damit erwiesen sich diverse Kleininsekten, für welche die 3 mm Maschenweite kein Hindernis darstellten, als effektive Pollenvektoren (s. Kap. 2.8.3.5). Auch auf den Blüten der Lindenarten konnten zahlreich diverse Kleininsekten beobachtet werden (Kap. 2.8.2). Aus diesem Grund wurde bei den eigenen Bestäubungsversuchen die Maschenweite von ca. 1 mm gewählt. Diese Maschenweite birgt jedoch evtl. die Gefahr, Luftströmungen zu reduzieren und durch statische Aufladung ein Pollentransport durch Wind oder Schwerkraft zu beeinträchtigen. Bei den eigenen Bestäubungsversuchen wurden durch Wind nachweislich nur 0,3 % der Blüten effektiv bestäubt. Dies entspricht weniger als einem Zehntel des Samenansatzes aus freier Abblüte (Kap. 4.4). Eine Beurteilung, inwieweit die genannten Faktoren die geringe Effizienz des Pollentransportes durch Wind und/oder Schwerkraft beeinflusst haben, ist hier nicht möglich.

EISENHUT (1957) wählte für seine Bestäubungsversuche eine Maschenweite von 1,9 mm und die eingebeutelten Zweige erreichten einen den ungeschützten Zweigen vergleichbaren Samenansatz. ANDERSON (1976) verwendete für seine Bestäubungsversuche Netze mit einer Maschenweite 1,2 mm und der Samenansatz der isolierten Zweige erreichte ein Drittel des Samenansatzes frei abgeblühter Zweige. Man könnte argumentieren, daß je kleiner die Maschenweite gewählt wird, der Luftaustausch desto geringer wird und Windbestäubung desto größer beeinträchtigt wird. Die Ergebnisse von KEYS et al. (1995, s. o.) und die zahlreich auf den Blüten der Linden beobachteten Kleininsekten lassen aber auch eine andere Argumentation zu: Je größer die Maschenweite, desto größer die Gefahr, daß Kleininsekten als effektive Pollenvektoren in Erscheinung treten. Eine Gewichtung beider Argumente wäre ohne weitere Untersuchungen rein spekulativer Natur. Viel wichtiger ist die Tatsache einzustufen, daß sowohl EISENHUT (1957) als auch ANDERSON (1976) für ihre Versuche Parkbäume auswählten; denn die tiefbeasteten Solitäräume ermöglichen eine leichte Durchführung der Bestäubungsversuche. Wie schon im vorigen Kapitel erwähnt, sind einzelnstehende Winterlinden allerdings nur bedingt mit im Bestand stehenden Winterlinden vergleichbar. Die Blütenbildung erfolgt bei der Linde nur in den frei exponierten Kronenteilen und daher im Bestand nur zweidimensional, horizontal im Kronendach. Frei stehende Bäume entwickeln Blüten bis in

die untersten Kronenbereiche und die Tracht nimmt eine dreidimensionale kugelige Form an. Pollentransport in vertikaler Richtung von oben nach unten kann hier möglicherweise zu einer Bestäubung tiefer liegender Blüten durch die Schwerkraft führen; bei im Bestand stehenden Linden ist dies nicht möglich. Wie den Fotos der Arbeit von EISENHUT (1957) zu entnehmen ist, hat zumindest EISENHUT bevorzugt leicht erreichbare, tief liegende Äste für seine Bestäubungsversuche gewählt. Da windverfrachtete Lindenpollen rascher fallen als fliegen und daher die Pollenflugweiten nur sehr bescheiden sind (s. a. Kap. 5.2.1), dürfte bei angenommener Windbestäubung überwiegend Eigenpollen effektiv werden (s. a. Kap. 5.2.1).

Zudem sind durch die Wahl von Parkbäumen als Untersuchungsobjekte weitere Faktoren zu beachten, die einen Transport von Pollen aus oberen Kronenpartien auf die Narben tiefer gelegener Blüten fördern: Die untersuchten Parkbäume werden vermutlich keinen oder nur eingeschränkten Kontakt zu anderen Paarungspartnern gehabt haben. Dies bedingt zum einen, daß die aus einer oder nur wenigen Winterlinden bestehende Parkpopulation nicht mit der Attraktivität größerer Winterlindenpopulationen vergleichbar und eine Anlockung bzw. Konditionierung bestäubungsrelevanter Insekten geringer einzuschätzen ist. Dies könnte u. a. einen unzureichenden Besuch der Blüten und zahlreiche nicht entleerte Antheren zur Folge gehabt haben. Die nicht entleerten Antheren entlassen nach Austrocknung die Pollen, welche möglicherweise auf die Narben tiefer gelegener Blüten fallen und zu Selbstbestäubung führen. Da keine oder nur wenige potentielle Paarungspartner zur Verfügung stehen, ist Konkurrenz durch Fremdpollen nur marginal vorhanden und ermöglicht die Etablierung selbstbefruchteter Nachkommen. Es ist anzunehmen, daß bei EISENHUT (1957) für die ungeschützten Zweige keine wesentlich anderen Bestäubungsbedingungen vorgelegen haben als für die eingebeutelten Zweige. Dies bedeutet, daß auch bei den ungeschützten Zweigen wohl ein Großteil der angebildeten Samen aus Selbstbefruchtung hervorgegangen sein dürfte. Leider sind diese Vermutungen nicht zu überprüfen, da EISENHUT (1957) seine Ergebnisse mit keinerlei Zahlen belegt. Er nennt weder die Anzahl vitaler Samen noch macht er Angaben über Hohlkornanteile. Der schon in Kapitel 2.8.4 zitierte ungekürzte Ergebnisteil der Bestäubungsversuche von EISENHUT (1957) sei hier wiederholt: „An allen eingebeutelten Zweigen bildeten sich normale Früchte; die Früchte unterschieden sich weder mengen- noch gütemäßig, vor allem auch nicht in der Keimfähigkeit, von jenen, die aus ungeschützten Blüten entstanden.“ Etwas überraschend belegt EISENHUT (1957) die Anemophilie der Winterlinde und die uneingeschränkte Keimfähigkeit windbestäubter Winterlindenfrüchte mit einer Tabelle über eine dreitägige Keimprüfung der Samen frei abgeblühter bzw. insektensicher eingebeutelter Salweidenzweige (*Salix caprea*)!

Sowohl der von ANDERSON (1976) als auch der in eigenen Versuchen ermittelte Umfang der Windbestäubung liegt im Rahmen anderer, eindeutig als entomophil eingestufte Baumarten. Bei *Prunus salicina* (*Rosaceae*) sind durch Windbestäubung bis zu 1 % der Blüten erfolgreich befruchtet worden (CASILDA et al. 1994) und bei *Prunus mahaleb* (*Rosaceae*) wurden 0,3 % der Blüten erfolgreich durch Wind bestäubt (GUITAN 1993). GUITAN betont, daß die Felsenkirsche (*Prunus mahaleb*) nicht zu den anemophilen oder ambophilen Arten gezählt wird.

Ebenfalls für Entomophilie der Winterlinde sprechen die sehr uneinheitlichen effektiven Pollenwolken (Kap. 4.3). Zumindest für die Populationsmitglieder, welche in den Teilen des Bestandes stehen, der als Reinbestand zu bezeichnen ist, wären bei vorwiegender Windbestäubung einheitlichere Pollenwolken zu erwarten gewesen (vgl. Kap. 5.3). Bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) und bei der Fichte (*Picea abies*), beides windbestäubte Baumarten, wurden im Vergleich zur Winterlinde nur relativ geringe Unterschiede zwischen einzelnen effektiven Pollenwolken und deren Komplement festgestellt. Während bei der Winterlinde ein maximales D_j von 0,34 ermittelt wurde (Kap. 4.3), beläuft sich das maximale D_j bei der Buche auf 0,12 und bei der Fichte auf 0,078 (HATTEMER et al. 2001).

Bei Windbestäubung wäre auch ein der Fertilität der Winterlinden entsprechender Beitrag an Fremdpollen zu den effektiven Pollenwolken zu erwarten gewesen; nach den Ergebnissen des Kapitels 4.9.2 war dies aber nicht der Fall.

Schlußfolgerung

Die Winterlinde bzw. die Gattung *Tilia* ist aufgrund ihrer Blütenmorphologie und ihrer Bestäubungsökologie als entomophil einzustufen. Eine nennenswerte Bestäubung durch Wind ist nur in besonderen Fällen (z. B. bei isolierten Solitäräumen und/oder nach Ausbleiben von Insekten) zu erwarten und in der Regel weit unter der Effektivität der Insektenbestäubung einzustufen. Sollte Lindenpollen effektiv durch Wind transportiert werden, wird er nur kleinräumig verbreitet und führt daher überwiegend zu Selbstbestäubung.

Die von EISENHUT (1957) deklarierte Anemophilie der Lindenarten ist vermutlich durch nicht repräsentative Bestäubungsversuche sowie die unvollständige Interpretation der Ergebnisse seiner eigenen Arbeiten und denen anderer Autoren zu erklären.

5.3 Effektive Pollenwolken

Die individuellen effektiven Pollenwolken der Winterlinden in der Population Schwiegershausen waren in der Blühperiode des Jahres 1995 sehr unterschiedlich zusammengesetzt. Die

berechneten Werte der Parameter D_j , δ_T und d_0 belegen die starke Differenzierung dieser Pollenwolken (Kap. 4.3). Auch kleinräumig kann von guter Durchmischung der effektiven Pollen nicht die Rede sein. In der Literatur wird indes oft von einheitlichen Pollenwolken ausgegangen, bzw. wird diese Grundannahme für viele Modelle und Programme vorausgesetzt. Die Ursache für die großen Unterschiede zwischen den individuellen Pollenwolken könnte in einer überwiegenden Bestäubung der Winterlinden durch Insekten begründet sein. Windbestäubung hätte vermutlich ebensowenig einheitliche Pollenwolken für alle Populationsmitglieder zur Folge gehabt, nur wären die Unterschiede zwischen den individuellen Pollenwolken mit hoher Wahrscheinlichkeit moderater ausgefallen (s. Kap. 5.1).

Eine direkte Abhängigkeit der Parameter D_j (Differenzierung individueller Pollenwolken vom Komplement der restlichen Pollenwolken) und δ_T (Variation innerhalb einer Pollenwolke) existiert nicht. Dies könnte darin begründet liegen, daß nach Selbstbefruchtung δ_T signifikant mit dem Heterozygotiegrad des Samenelters korreliert ist, während D_j von diesem gänzlich unbeeinflusst bleibt (Tab. 4.6, S. 100). Große Diversität (v) und damit hohe Variation innerhalb individueller Pollenwolken (δ_T) ist nicht nur dann zu erwarten, wenn der Samenelter viele Fremdpollen von vielen verschiedenen Polleneltern erhalten hat. δ_T kann auch sehr hohe Werte annehmen, wenn bei großem Selbstbefruchtungsanteil der Samenelter einen hohen Heterozygotiegrad aufweist. Bei Individuen oder Populationen mit nennenswertem Umfang an Selbstbefruchtung sind diese Parameter bei Betrachtung effektiver Pollenwolken oder Nachkommenschaften ohne Einbeziehung des Heterozygotiegrades des Samenelters nur bedingt aussagekräftig.

Über Regressionsanalysen wurde nachgewiesen, daß effektiv gewordene Pollenwolken dann ein hohes D_j zum Komplement der restlichen Pollenwolken aufweisen, wenn die Nachkommen überwiegend aus Selbstbefruchtung entstanden sind (Tab. 4.7, S. 101). Die individuellen Pollenwolken der Winterlinden in der Feldmark sind stark vom Komplement der restlichen Pollenwolken differenziert. Neben den Feldlinden zeichnen sich aber auch andere, im Bestand stehende Bäume, durch eine hohes D_j aus (vgl. Abb. 4.12, S. 99). Die räumliche Isolation durch die Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern kann demnach nicht oder nicht die alleinige Ursache hoher D_j -Werte bzw. hoher Selbstbefruchtungsraten sein. Daß in der Population Schwiegershausen zwischen der Selbstbefruchtungsrate und der Entfernung des Samenelters zu den nächsten Nachbarn nur bedingt ein Zusammenhang festgestellt werden kann, wurde in Kap. 4.7.3 gezeigt. Als eine Ursache hoher Selbstbefruchtungsraten (und damit hoher D_j -Werte) hat sich dabei die Kronengröße des Samenelters herausgestellt (s. a. Kap. 5.5.3.2).

Schlußfolgerung

Die effektiven Pollenwolken der einzelnen Mitglieder der Winterlindenpopulation Schwiegershausen sind sehr unterschiedlich. Von einer einheitlichen Pollenwolke für alle Populationsmitglieder kann nicht die Rede sein.

Sind Nachkommen im nennenswerten Umfang aus Selbstbefruchtung entstanden, sind die Parameter v und δ_T stark vom Heterozygotiegrad des Samenelters abhängig und daher als Parameter für die Analyse von Pollenwolken und Nachkommenschaften nur bedingt geeignet.

Eine hochsignifikante Korrelation besteht zwischen D_j und der Selbstbefruchtungsrate. Je mehr Selbstbefruchtung stattgefunden hat, desto mehr unterscheiden sich die individuellen Pollenwolken von ihrem Komplement. Dabei wird der D_j -Wert weniger von der Entfernung des Samenelters zu den nächsten Paarungspartnern, als von der Kronengröße des Samenelters beeinflusst.

5.4 Bestimmung von Polleneltern

In diesem Kapitel wird lediglich auf die Effizienz und Plausibilität der Methodik der verschiedenen Pollenelterbestimmungsverfahren eingegangen. Die Ergebnisse der über die Pollenelterbestimmungsverfahren hergeleiteten Selbstbefruchtungsraten und Pollentransportweiten erlauben Rückschlüsse auf deren Plausibilität bei der Bestimmung von Polleneltern. Aus Gründen der Übersicht erfolgt die Diskussion über die Qualität der Pollenelterbestimmung später im Kontext der Kapitel Selbstbefruchtung (5.5.1) bzw. Bestimmung von Polleneltern (5.6.1).

Es bleibt darauf hinzuweisen, daß die Wahrscheinlichkeit für die Bestimmung als Pollenelter generell für diejenigen Populationsmitglieder höher ist, die ein seltenes Allel bzw. eine seltene Allelkombination besitzen und/oder über viele Genorte homozygot sind. Die Möglichkeit der Überrepräsentation dieser Populationsmitglieder besteht für alle Verfahren, bei denen die Genotypen der Paarungspartner Grundlage ihrer Berechnungen sind, und trifft für alle im Rahmen dieser Arbeit verwendeten Verfahren zu. Daher ist die Vergleichbarkeit der Ergebnisse gewährleistet.

5.4.1 Eindeutiges Ausschlußverfahren

Das Ausschlußverfahren ist eine mit wenigen Annahmen und nicht durch Simulationen belastete und daher relativ sichere Methode zur Bestimmung von Polleneltern. Liegt eine fehlerfreie Datenerhebung vor und wurden alle potentiellen Paarungspartner berücksichtigt, kann

man von einer genauen Identifizierung des Pollenelters ausgehen. Ein weiterer Vorteil ist die leichte rechnerische Umsetzung des Verfahrens. Nachteilig ist die geringe Effizienz. Ein eindeutiger Ausschluß, d. h. die Bestimmung nur eines Pollenelters mit der bei Pflanzen üblichen Anzahl und Variation von Isoenzymgenmarkern, ist nur selten gegeben. Selbst mit den vierzehn überwiegend hochvariablen Genorten im Falle der Winterlinde konnten nur für 8,6 % der Nachkommen Polleneltern eindeutig bestimmt werden. Auf der Basis weniger und/oder gering variierender Genloci werden die Erfolgsaussichten auf eindeutige Bestimmung von Polleneltern drastisch reduziert (Abb. 3.7).

5.4.2 CERVUS

Die Effizienz, mit der das CERVUS-Programm wahrscheinlichste Polleneltern identifiziert ist ungenügend. Bei einer fiktiven Fehlerquote von 1 % und einem Signifikanzniveau von 80 % konnte nur für 9,5 % der Nachkommen ein Pollenelter bestimmt werden, nach der simplen Methode des eindeutigen Ausschlußverfahrens hingegen 8,6 % (Tab. 4.15, S. 114). Anhand dieser Ergebnisse stellt sich die Frage, wozu ein solch komplexes Auswertungsprogramm nötig ist. Der höchste Anteil ermittelter Polleneltern von 19 % wurde bei CERVUS mit der Kombination Fehlerquote von 0 % und Signifikanzniveau 80 % erreicht; dies bedeutet immerhin mehr als eine Verdoppelung gegenüber dem eindeutigen Ausschlußverfahren. Für viele Fragestellungen und in Anbetracht der zahlreich durchgeführten Simulationen (s. Abb. 3.8, S. 76) ist dies aber immer noch ein dürftiges Resultat. Die Effizienz des Programmes ist stark abhängig von der Wahl der Eingabeparameter, die teilweise den Charakter der Beliebigkeit trägt (s. Tab. 4.15, S. 114). Ein weiteres Problem ist, daß die Wahl der Eingangsparameter nicht nur Folgen für die quantitative, sondern auch für die qualitative Bestimmung von Polleneltern hat. Für ein und denselben Datensatz wurden unter Verwendung zweier verschiedener Kombinationen von Eingabeparametern mit CERVUS jeweils für ca. 18,2 % der Nachkommen ein Pollenelter bestimmt. Ein Abgleich der für die einzelnen Samen ermittelten Polleneltern zeigt indes große Unterschiede: 39,2 % dieser Polleneltern stimmten nicht überein! Nur durch die Variation der Eingangsparameter kommt es in 39,2 % der Fälle also zu einer unterschiedlichen Bestimmung des wahrscheinlichsten Pollenelters (s. Kap. 4.6.2); dies hat natürlich Folgen für die davon abzuleitenden Transportweiten effektiver Pollen.

Nicht plausibel sind auch jene zwölf nach dem Ausschlußverfahren eindeutig ermittelten Polleneltern, welche von CERVUS nicht als wahrscheinlichste Polleneltern bestimmt wurden. Die Fehlerquote war bei CERVUS mit 0 % eingegeben; daher hätte CERVUS aufgrund ihres Genotyps diese Polleneltern von der Pollenelterschaft nicht nur nicht ausschließen dürfen,

sondern sie auch als wahrscheinlichste Polleneltern ausweisen müssen, da alle anderen Populationsmitglieder aufgrund ihres Genotyps von einer Pollenelterschaft auszuschließen waren. Da die restlichen 319 mit dem Ausschlußverfahren eindeutig bestimmten Polleneltern mit den mittels CERVUS gefundenen übereinstimmen, ist dies nur durch eine Ungenauigkeit in diesem Programm zu erklären (Kap. 4.6.4). Durch letzteren Aspekt, die Problematik bei der Wahl der Eingangsparameter und die relativ geringe Effizienz ist der Einsatz von CERVUS nicht empfohlen. Wird von CERVUS dennoch Gebrauch gemacht, bleibt dem Benutzer entweder die Hoffnung, auf Anhieb die für seinen Datensatz effizienteste Kombination der Eingangsparameter zu erwischen oder zeitraubend mehrere Kombinationsmöglichkeiten empirisch durchzuspielen. Wird das Programm CERVUS verwendet, sollten bei der Berechnung verschiedener Datensätze die Eingangsparameter nicht variiert werden, da eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse dann nicht gewährleistet ist.

5.4.3 EFG

Bei dem Pollenelterbestimmungsverfahren EFG kann die Höhe einer Diskriminanzschwelle Δ beliebig gewählt werden. Bei dem Verfahren EFG erscheint eine Diskriminanzschwelle von 2Δ ausreichend, um die Sicherheit einer richtigen Bestimmung von Polleneltern zu gewährleisten. Bei der „most-likely“-Methode von MEAGHER (1986) z. B. reicht die absolute höchste Wahrscheinlichkeit einer Pollenelterschaft zur Bestimmung eines Pollenelters aus. Aus diesem Grund wird auf die Ergebnisse bei dem Verfahren EFG mit einer Diskriminanzschwelle von 4Δ und 8Δ nicht weiter eingegangen. Mit EFG 2Δ konnte für 56 % der untersuchten Nachkommen ein wahrscheinlichster Pollenelter ermittelt werden, ein im Vergleich zu anderen Methoden sehr hoher Wert (s. o.). Die hohe Effizienz bei der Bestimmung von Polleneltern wird durch die Einbeziehung der Faktoren Entfernung (E), Fertilität (F) und Wahrscheinlichkeit der Gametenproduktion (G) ermöglicht. Diese Faktoren grenzen den Kreis potentieller Polleneltern stark ein. Die Verwendung der Faktoren „Entfernung“ und „Fertilität“ erscheint sinnvoll, da die individuell sehr unterschiedlichen Pollenwolken darauf hindeuten, daß jeder Sameneltern über spezifische Bestäubungsverhältnisse verfügt, die nicht über die Gesamtpopulation vereinheitlicht werden sollten (Kap. 4.3).

Die Entfernungen zu den nächsten Paarungspartnern konnten im Falle des Versuchsbestandes sehr genau ermittelt werden. Der Einsatz des Faktors Entfernung auf der Basis einer über das eindeutige Ausschlußverfahren generierten kumulativen Verteilungsfunktion (s. Kap. 4.8.4 mit Abb. 4.26, S. 147) erscheint auch aufgrund der Ergebnisse anderer Autoren gerechtfertigt (Kap. 2.8.4). Als Potential für Ungenauigkeiten ist indessen die über Luftbildaufnahmen her-

geleitete Fertilität der Winterlinden einzuschätzen (Kap. 3.9.2.4). Ein direkter Schluß aus dem blühenden Kronenraum der Linden auf deren Pollenproduktion ist plausibel, könnte aber mit Unsicherheiten behaftet sein. Um den Faktor Pollenproduktion nicht überzubewerten, wurde daher der logarithmierte Wert der Pollenproduktion für den Faktor Fertilität verwendet. Auch wenn auf diesem Weg eventuell kein exakter Wert für die Fertilität einer Linde geschätzt werden kann, ist der Einsatz dieses Faktors als wichtig zu betrachten, da der Pollenbeitrag einer Winterlinde mit einem blühenden Kronenraum von 1,3 m² bedeutend geringer sein wird, als der Pollenbeitrag einer 300 m² großen Winterlinde. Eine Nichtbeachtung dieser wichtigen Information würde größere Ungenauigkeiten bei der Bestimmung nach sich ziehen, als die Verwendung tendenziell korrekter aber ungenauer Fertilitäten.

Gerade weil die relativ einfache Berechnung der Wahrscheinlichkeit der Gametenproduktion über die genotypische Kombination aus Samenelter, Nachkomme und potentiellm Pollenelter ohne Simulationen auskommt, ist sie meiner Ansicht nach für die Bestimmung des Faktors G sehr geeignet (Kap. 3.9.2.4); denn Simulationen setzen Annahmen voraus, und ob die Natur diesen Annahmen folgt, ist nur schwer zu überprüfen bzw. kann angezweifelt werden. Im Falle der Annahme der Existenz einer einheitlichen Pollenwolke läßt sich dies sogar falsifizieren (s. Kap. 4.3). Aus diesem Grund bleiben bei der in dieser Arbeit entwickelten Methode zur Bestimmung des Faktors G die Allelhäufigkeiten der Population unberücksichtigt; dies steht im Gegensatz zu MEAGHER's (1986) „most-likely“-Methode oder zu dem Programm CERVUS. Auf die Annahme einer bei allen Populationsmitgliedern einheitlichen Gameten-segregation kann jedoch auch bei EFG nicht verzichtet werden.

Je nach Verfügbarkeit an Informationen können auch weniger oder zusätzliche Faktoren für die Schätzung des wahrscheinlichsten Pollenelters verwendet werden. Je nach Baumart und Bestäubungsökologie können z. B. topographische Gegebenheiten, Windrichtung, lokale Unterschiede der Insektenabundanz, Lichtverhältnisse, Mikroklima, Alter der Pflanzen usw. *a priori* Informationen über die Wahrscheinlichkeit einer Pollenelternschaft liefern.

Schlußfolgerungen

Allein aufgrund der hohen Effizienz bei der Bestimmung von Polleneltern ist das Verfahren EFG 2Δ dem eindeutigen Ausschlußverfahren und dem Programm CERVUS vorzuziehen. Durch die Einbeziehung für Reproduktionssystem wichtigen Informationen, den Verzicht auf Simulationen und den Gebrauch nur weniger Annahmen darf man auch von einer relativ hohen Genauigkeit bei der Bestimmung von Polleneltern ausgehen. Ebenfalls durch wenige Simulationen und Annahmen belastet ist das eindeutige Ausschlußverfahren. Das Problem bei diesem Verfahren ist jedoch die sehr geringe

Aufklärungsquote, die bei Verwendung weniger und/oder gering variierender Genorte gegen Null gehen kann. Simulationen sind bei CERVUS die Basis fast aller Berechnungen. Inwieweit diese Simulationen die Verhältnisse in der Natur repräsentieren bzw. erfassen, bleibt offen. Aber nicht nur unter diesem Aspekt ist die Anwendung von CERVUS nur bedingt zu empfehlen. Neben der relativ geringen Effizienz bei der Bestimmung von Polleneltern kommt die Problematik der Wahl der Eingabeparameter hinzu. Je nach Kombination der Eingabeparameter werden für ein und denselben Datensatz unterschiedlich viele und unterschiedliche Polleneltern bestimmt. Zudem wurden mit CERVUS in einigen Fällen Polleneltern nicht bestimmt, obwohl aufgrund ihres Genotyps kein anderer Polleneltern in Betracht gekommen wäre.

Falls für die Verwendung von EFG keine Informationen über die Entfernung zum nächsten Paarungspartner und die Fertilität verfügbar sind, ist aus den genannten Gründen das eindeutige Ausschlußverfahren dem Programm CERVUS vorzuziehen.

Ein Nachteil des Verfahrens EFG ist jedoch noch das Fehlen eines anwenderfreundlichen Programms.

5.5 Selbstbefruchtung

Über die Bestäubungs- und Keimungsversuche wurde bei der Winterlinde sowohl Selbstbefruchtung als auch grundsätzliche Selbstfertilität nachgewiesen (s. Kap. 4.4 und 4.5). Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit denen von ANDERSON (1976), EISENHUT (1957) und PIGOTT und HUNTLEY (1981) in Kapitel 2.9.

5.5.1 Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten

Aufgrund der relativ geringen Effizienz von CERVUS und dem Verfahren EFG mit Diskriminanzschwellen von 4Δ bzw. 8Δ wird auf die nach diesen Verfahren ermittelten Selbstbefruchtungsraten nicht näher eingegangen (Kap. 4.7.2). Somit stehen im Folgenden für die Herleitung von Selbstbefruchtungsraten drei Verfahren zur Diskussion: Das Ausschlußverfahren, EFG 2Δ nach Bereinigung und MLTR (s. Kap. 4.7.1).

Im Gegensatz zum **eindeutigen Ausschlußverfahren**, bei dem die Bestimmung eines Polleneltern im Vordergrund steht (Kap. 3.9.1), überprüft das (einfache) **Ausschlußverfahren** lediglich, ob der Nachkomme eine Allel aufweist, welches nicht vom Sameneltern stammen kann. Durch den Nachweis eines Fremdtypallels wird Selbstbefruchtung ausgeschlossen (s. Kap. 3.10.1). Wird kein Fremdtypallel nachgewiesen, gilt der betreffende Nachkomme als selbstbefruchtet, auch wenn außer dem Sameneltern theoretisch andere Populationsmitglieder als Pol-

leneltern in Betracht gekommen wären. Die mit dem Ausschlußverfahren ermittelte Selbstbefruchtungsrate entspricht somit dem je nach Genotyp maximal möglichen Anteil an Selbstbefruchtung.

Die mit **MLTR** und dem Ausschlußverfahren ermittelten Werte sind sich sehr ähnlich und in ihrer Tendenz einheitlich. MLTR berechnet in den meisten Fällen geringere Selbstbefruchtungsraten als das Ausschlußverfahren (Tab. 4.18, S. 122). Diese Übereinstimmung beider Verfahren liegt vermutlich an der Anlehnung von MLTR an das Prinzip des Ausschlußverfahrens. Warum MLTR für zwei der 54 untersuchten Einzelbaumnachkommenschaften negative Selbstbefruchtungsraten berechnet (Winterlinden Nr. 97 und 113, Tab. 4.18), kann aus den Arbeiten von RITLAND (1994) bzw. RITLAND und JAIN (1982) nicht eruiert werden. Es ist daher nicht möglich zu sagen, ob diese negativen Selbstbefruchtungsraten, die logisch jeglicher Grundlage entbehren, auf Besonderheiten der Genotypstrukturen in den Eltern oder Nachkommen oder auf ein fehlerhaftes Programm zurückzuführen sind. Läge ein fehlerhaftes Programm vor, wären auch alle anderen Selbstbefruchtungsraten anzuzweifeln. Negative bzw. 100 % übersteigende Fremdbefruchtungsanteile sind mit MLTR auch für Nachkommenschaften anderer Baumarten berechnet worden und auf Unzulänglichkeiten des Programms wird in der Arbeit von IVEY und WYATT (1999) hingewiesen.

Die Verfahren **EFG 2Δ** und MLTR weisen bei Betrachtung der durchschnittlichen Selbstbefruchtungsraten der Gesamtpopulation eine bessere Kongruenz als MLTR und das Ausschlußverfahren auf (s. Tab. 4.17, S. 120). Auf der Ebene der Einzelbaumnachkommenschaften ist diese Übereinstimmung jedoch nicht gegeben; die über EFG 2Δ bzw. MLTR berechneten Selbstbefruchtungsraten in den Nachkommen der einzelnen Winterlinden unterscheiden sich zum Teil sogar erheblich (s. Tab. 4.19, S. 124). Es ist anzunehmen, daß die Einbeziehung der Faktoren Entfernung (zu den nächsten Paarungspartnern) und Fertilität diese teils beträchtlichen Unterschiede hervorrufen. Die Vermutung wird durch die Tatsache gestützt, daß MLTR für Linden im Bestand höhere und für die isoliert in der Feldmark stehenden Linden geringere Selbstbefruchtungsanteile berechnet als EFG 2Δ.

Die Bestimmung von Polleneltern über das eindeutige Ausschlußverfahren hat gezeigt, daß die Kurve für die Pollentransportweiten leptokurtisch verläuft (Abb. 4.23, S. 140). Leptokurtische Verteilungen der Entfernungen des Pollentransports durch Insekten werden auch in der Literatur für andere entomophile Pflanzen beschrieben (Kap. 2.8.6). Die Wahrscheinlichkeit, daß Pollen in der näheren Umgebung des Pollenelters effektiv werden, ist also bedeutend größer als in weiter Entfernung. Eine Einbeziehung des Faktors Entfernung *a priori* führt daher wahrscheinlich zu plausibleren Ergebnissen bei der Bestimmung von Selbstbefruchtungsan-

teilen. Man möchte meinen, daß durch den Faktor Entfernung der Anteil der Selbstbefruchtung bei EFG höher ausfällt als beim Verfahren MLTR, da hierfür eine exponentiell verlaufende Kurve eingesetzt wird und dadurch der Samenelter selbst *a priori* eine höhere Wahrscheinlichkeit für eine Pollenelterschaft erhält. Im Mittel der Gesamtpopulation wird für EFG 2Δ indes eine niedrigere Selbstbefruchtungsrate als bei MLTR ermittelt (s. Tab. 4.17, S. 120). Auch die Verwendung des Faktors „Fertilität“ hat sich im Nachhinein als richtig erwiesen; denn die Selbstbefruchtungsrate ist signifikant mit der Kronengröße des Samenelters korreliert und diese spielt eine zentrale Rolle für das Ausmaß der Selbstbefruchtung (Kap. 4.7.3). Bei EFG wird über den Faktor Fertilität die Kronengröße des Samenelters angemessen berücksichtigt. Nur bei den sehr kleinen Winterlinden mit einer Kronengröße $< 18 \text{ m}^2$ ist die Selbstbefruchtungsrate mit EFG vermutlich unterschätzt worden. Bei Individuen mit kleinen Kronen wird eventuell durch den relativ kleinen Faktor Fertilität *a priori* die Wahrscheinlichkeit, daß der Samenelter auch Pollenelter ist, unterschätzt. Für entomophile Baumarten mit einer der Linde ähnlichen Bestäubungsökologie sollte die geringe Attraktivität kleiner Kronen (= Nahrungsquellen) mit EFG zukünftig besser berücksichtigt werden. Bis auf letztere Einschränkung muß das Verfahren EFG für die Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten als sehr plausibel gelten und rechtfertigt größeres Vertrauen in die so ermittelten Werte als in die mit dem Ausschlußverfahren oder MLTR berechneten Selbstbefruchtungsraten.

Schlußfolgerungen

Wenn bezüglich des Reproduktionssystems relevante Informationen verfügbar sind (z. B. Fertilität, Entfernung der nächsten Paarungspartner etc.), dann ist zumindest bei entomophilen Baumarten für die Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten die Verwendung von EFG 2Δ zu empfehlen.

Sind diesbezüglich keine Informationen vorhanden, können die mit dem Ausschlußverfahren ermittelten Werte als grober Anhaltspunkt dienen; sie entsprechen der theoretisch maximal möglichen Selbstbefruchtungsrate. Sind sie auch in Einzelfällen fragwürdig, so dürften die mit MLTR berechneten Selbstbefruchtungsraten die tatsächlichen Verhältnisse von Fremd- und Selbstbefruchtung doch weit besser wiedergeben als das Ausschlußverfahren.

5.5.2 Ausmaß der Selbstbefruchtung

So unterschiedlich die Verfahren zur Bestimmung von Selbstbefruchtungsanteilen auch sind, so läßt die geringe Streubreite der Ergebnisse doch eine gute Schätzung des Anteils der

Selbstbefruchtung in der Winterlindenpopulation in Schwiegershausen zu. Individuell sind die Selbstbefruchtungsraten von Baum zu Baum sehr unterschiedlich und nehmen Werte von 0 % bis 90 % beim Ausschlußverfahren bzw. bei MLTR und bei EFG 2Δ Werte von 0 % bis 89 % an.

Im Durchschnitt der Gesamtpopulation liegt die Selbstbefruchtungsrate zwischen 38,7 % für das Ausschlußverfahren und 30,1 % für EFG 2Δ. Der mit MLTR berechnete Anteil an Selbstbefruchtung liegt mit 32,6 % zwischen diesen beiden Werten. Da das Ausschlußverfahren den aufgrund der Genotypen der Samenerlter und Samen maximal möglichen Anteil an Selbstbefruchtung ermittelt, ist dieser Wert als Obergrenze anzusehen, aber nicht als exakter Wert zu betrachten. Aufgrund der im vorigen Kapitel aufgeführten Argumente erscheint die mit EFG 2Δ ermittelte Selbstbefruchtungsrate von 30,1 % sicherer. Aber auch ohne eine Festlegung auf eine wahrscheinlichste durchschnittliche Selbstbefruchtungsrate ist die Aussage, der Anteil Selbstbefruchtung liege in dem engen Bereich zwischen 30,1 % und 32,6 %, bereits ein sehr befriedigendes Ergebnis.

Das Gleiche gilt dementsprechend für eine weitere Unterteilung der Gesamtpopulation in Bestandes- und Feldlinden bzw. den für diese Teilpopulationen berechneten Selbstbefruchtungsraten. Die Selbstbefruchtungsraten nach MLTR und EFG 2Δ stimmen hier nicht so gut überein, wie bei Betrachtung der Gesamtpopulation. Für die im Bestand stehenden Linden wird für das Ausschlußverfahren ein Anteil an Selbstbefruchtung von 35,8 %, für MLTR 29,0 % und für EFG 2Δ gar nur 25,1 % ermittelt. Für die in der Feldmark stehenden Linden sind es jeweils 64,8 % beim Ausschlußverfahren und EFG 2Δ bzw. 59,0 % für MLTR. Hier macht sich bemerkbar, daß EFG unter anderem die Entfernung berücksichtigt und im Vergleich zu MLTR für den Bestand niedrigere bzw. für die Feldlinden höhere Selbstbefruchtungsraten berechnet. Aber auch hier liegen die Werte überraschend nahe beieinander. Aber gerade die Ergebnisse dieser Unterteilung in Linden im Bestand und Feldlinden bestätigen die Entscheidung, den mit EFG 2Δ berechneten Selbstbefruchtungsraten den Vorzug zu geben.

Geht man von dem mit EFG 2Δ ermittelten Wert aus, sind im Mittel der Gesamtpopulation ca. 30 % aller vitalen Nachkommen auf Selbstbefruchtung zurückzuführen. Bei einem Vergleich mit zoophilen Baumarten der Tropen und Subtropen ist die Selbstbefruchtungsrate der Winterlinde als überdurchschnittlich hoch zu bewerten. Nur wenige Baumarten weisen vergleichbare oder gar höhere Selbstbefruchtungsraten auf (s. FINKELDEY 1997, loc. cit. S. 90, MORAN und BELL 1983, MURAWSKI und HAMRICK 1992). Man ist versucht, eine Selbstbefruchtungsrate von 30 % in den Samen generell als hoch zu bewerten. Betrachtet man jedoch die Be-

stäubungsökologie der Winterlinde als Ganzes, ist es erstaunlich, daß die Selbstbefruchtungsrates überhaupt so niedrig liegt. Die durchschnittliche blühende Kronenoberfläche betrug bei den näher untersuchten 54 Winterlinden gut 72 m² (im Mittel aller 141 Linden der Population Schwiegershausen rund 59 m²). In Anbetracht dessen, daß schon bei krautigen Pflanzen mit nur wenigen Blüten ein hohes Ausmaß an Geitonogamie festgestellt wurde, das Ausmaß an Geitonogamie bei vielblütigen Pflanzen bis zu 90 % betragen kann und Futterflüge von Bienen sich zu 99 % innerhalb blühender Baumkronen abspielen (s. Kap. 2.8.5.1 und 2.8.5.3), muß das Ausmaß der Selbstbefruchtung in einer großen Lindenkrone in einem anderen Licht gesehen werden. Auch die mittlere Selbstbefruchtungsrates von 65 % bei den in der Feldmark stehenden Winterlinden ist unter diesem Aspekt als erstaunlich niedrig zu bewerten, da ihre ca. 300 m² großen Kronen ein entsprechendes Nahrungsangebot bieten und die Bäume räumlich abgegrenzt von anderen Paarungspartnern stehen. Die Feldlinde F4 z. B. hat einen Abstand zu den nächsten Paarungspartnern, den Feldlinden F2 und F3, von 360 m und zur Feldlinde F1 einen Abstand von 968 m. Zu allen anderen im Bestand stehenden Linden beträgt die Entfernung mindestens 1268 m. Man muß sich unter diesen Bedingungen nicht fragen, warum der Anteil Selbstbefruchtung mit 82 % für die Winterlinde F4 so hoch ausfällt, sondern wie es zu 18 % Fremdbefruchtung gekommen ist.

5.5.3 Ursachen selbstbefruchteter Nachkommen

Im Falle der in der Feldmark stehenden Winterlinde F4 sollte man annehmen, die 300 m² große Krone stellt ein so üppiges Nahrungsangebot zur Verfügung, daß zur Deckung des Energiebedarfs eines Insekts keine zusätzliche Nahrungsressource angefliegen werden muß, zumal die anderen Nahrungsquellen mindestens 360 m weit entfernt stehen und deren Anflug für Insekten einen enormen Energieaufwand bedeutet. Die in Kapitel 2.8 geschilderten Untersuchungsergebnisse anderer Autoren und deren Bestätigung bzw. Ergänzung durch eigene Untersuchungen bieten gute Möglichkeiten der Erklärung dafür, daß es trotz der großen Krone der Linden zu einem beträchtlichen Umfang an Fremdbefruchtung kommt.

Prinzipiell könnte die Attraktivität einer Lindenpopulation größer nicht sein. Denn sie sichert den Reproduktionserfolg, indem sie bestäubungseffektive Insekten dazu animiert, die Linde anderen Blütenpflanzen vorzuziehen (interspezifische Konkurrenz um Pollinatoren). Eine große Attraktivität durch ein üppiges Nahrungsangebot macht auch längere Flüge ökonomisch und veranlaßt Pollinatoren, größere Entfernungen zu dieser Nahrungsquelle zurückzulegen. Der Kreis der Bestäuber wird durch flugaktive Insekten mit hohem Energieumsatz zusätzlich erweitert. Das Dilemma einer massenblühenden entomophilen Baumart wie der Linde ist je-

doch die Gratwanderung zwischen einer zu geringen und einer zu großen Attraktivität des einzelnen Individuums (s. a. Kap. 2.8.5). Um die Fortpflanzung des Individuums zu sichern, sollte seine Attraktivität gegenüber anderen Populationsmitgliedern groß genug sein, um eine ausreichende Bestäubung durch Insekten zu sichern (intraspezifische Konkurrenz um Pollinatoren). Bietet indessen die Tracht einer einzelnen Linde ein zu üppiges Nahrungsangebot in Form von Nektar und Pollen an, wird sie zwar von vielen Insekten besucht, doch werden diese vorwiegend nur innerhalb dieser Krone Nahrung sammeln. Sie haben keinen Anreiz, Futterflüge zu den anderen Populationsmitgliedern zu unternehmen und die Folge ist eine Selbstbestäubung der Blüten, ein Ausbleiben des erwünschten Genflusses zwischen den Mitgliedern einer Population und damit Inzucht. Geitonogamie betrachtete schon EISENHUT (1957) als die häufigste Form der Paarung bei den Linden. Geitonogamie ist bei den vielblütigen Arten eine übliche Erscheinung und kommt gerade bei massenblühenden, zoophilen Baumarten häufig vor (BAWA 1974, GILL 1986). Problematisch wird es für den Reproduktionserfolg dann, wenn der Anteil der Geitonogamie im Verhältnis zur Fremdbestäubung sehr hoch wird, d. h. eine Fremdbestäubung sehr selten ist.

Geitonogamie dürfte auch bei den Linden die dominierende Bestäubungsart darstellen. Die Winterlinde bzw. die Natur verfügt über Mechanismen, die es ermöglichen, den Anteil an selbstbefruchteten Nachkommen in Grenzen zu halten bzw. einen ausreichenden Genfluß über Fremdbefruchtung zu sichern. Im Folgenden werden Mechanismen und Faktoren beschrieben, die bei der Winterlinde Selbstbestäubung verhindern oder doch erschweren (Pollentransport auf die Narbe) und die nach erfolgter Selbstbestäubung die Möglichkeit der Befruchtung durch Eigenpollen reduzieren (Inkompatibilität) und/oder die Vitalität der aus Selbstbefruchtung entstandenen Nachkommen einschränken (Inzuchtdepression).

Zu den Faktoren, die das Ausmaß der Selbstbestäubung beeinflussen, zählen generelle Faktoren, die für alle Populationsmitglieder gleich sind, und individuelle Faktoren, die in den spezifischen Eigenschaften des Individuums wie Kronengröße, Fertilität, Abstand zu Paarungspartnern usw. bestehen.

5.5.3.1 Generelle Faktoren

Für PROCTOR und YEO (1973) gelten Diözie, Heterostylie und Inkompatibilität zu den effektivsten Mechanismen zur Vermeidung von Selbstbefruchtung. Die Linde verfügt weder über ein diözisches Sexualsystem noch über Heterostylie, an welcher man sporophytische Inkompatibilität unmittelbar erkennen könnte. Diözie wäre für eine typische Mischbaumart wie die Linde viel zu riskant. Dafür ist sie zu selten und zu verstreut in natürlichen Waldgesellschaften.

ten verbreitet. Diözie würde die Anzahl der potentiellen Paarungspartner zusätzlich einschränken und damit die Entfernungen zwischen den potentiellen Paarungspartnern vergrößern. Für Hermaphroditen wie die Linde sind für LLOYD und WEBB (1986) Dichogamie und Synchronie der Blüte der Populationsmitglieder probate Mechanismen zur Vermeidung von Geitonogamie. Die **Synchronie der Blüte** aller Populationsmitglieder wird an den Luftbildaufnahmen der Winterlinden des Versuchsbestandes Schwiegershausen offensichtlich (s. Kap. 2.7). Zudem berichtet EISENHUT (1957) bei der Winterlinde von geringen individuellen Unterschieden der Blühtermine. Mit **Protandrie** verfügt die Linde über eine Form der Dichogamie (Kap. 2.6.1). Die Protandrie einer Lindenblüte ist jedoch nicht immer vollständig ausgeprägt; denn Pollen wurden noch aus den Antheren entlassen, während die Narbe schon rezeptiv war. Die räumliche Trennung von Griffel und Staubbeuteln (Herkogamie) dürfte nur bei der Vermeidung von Autogamie wirksam sein (Kap. 2.6.1). In einer blühenden Lindenkrone können alle Phasen der Anthesis beobachtet werden; eine Blühsynchronie ist für große Teile der Blüten also auch in ein und derselben Krone gegeben (Kap. 2.7). Selbstbestäubung durch Geitonogamie ist daher problemlos möglich. Ein bereits erwähntes Problem einer massenblühenden Baumart wie der Linde ist das große Nahrungsangebot, das für Insekten keinen Anreiz gibt, zu einem anderen Populationsmitglied zu wechseln. Für DE JONG et al. (1992) ist daher das Anbieten von wenig Blüten pro Individuum auf vielen Populationsmitgliedern zu einer Zeit ein Ausweg aus diesem Dilemma. Die Hauptphase der Lindenblüte kann allerdings nicht den Eindruck erwecken, es würden nur wenige Blüten zu einer Zeit blühen; die Lindenkrone gleicht einem weißen Blütenmeer. Die Winterlinde behilft sich anderer Mittel, das Nahrungsangebot nicht allzu üppig zu gestalten: In Kap. 2.6.1.3 werden die Periodizität und die räumliche Variation der Nektarproduktion und -konzentration der Linde ausführlich beschrieben. Diese Variation bedingt Folgendes: Eine hohe Attraktivität für eine Fernorientierung der Insekten ist durch eine optische Präsenz der zahlreichen Blüten gegeben, aber nur ein kleiner Teil der Blüten bietet die Nektarmenge bzw. -konzentration für die jeweilige Insektengruppe (vgl. Kap. 2.8.1). Die Insekten sammeln nur von einem relativ kleinen Anteil der Blüten Nahrung und suchen relativ schnell die nächste Nahrungsquelle auf. FRANKIE und HABER (1983) nennen auch für neotropische Baumarten eine im Tagesverlauf, innerhalb der Krone eines Baumes und zwischen Populationsmitgliedern variierende Nektarproduktion und -konzentration als Gründe für einen Flug der Insekten zwischen Individuen innerhalb einer Art (Kap. 2.8.5.1). Zumindest für Honigbienen, Hummeln und Fliegen wurden nicht nur eine Periodizität des Blütenbesuchs, sondern auch eine wechselnde Bevorzugung bestimmter Bereiche einer Lindenkrone beobachtet (Kap. 2.8.1). Aber auch andere **Verhaltensmuster der**

Bestäuber können den Anteil der Selbstbestäubung beeinflussen: Bienen sind imstande, die Nektarmenge und -Konzentration zu riechen (HEß 1983, SEELEY 1997); sie fliegen leere Blüten nicht mehr an, indem sie besuchte Blüten mit Duft markieren (GIURFA 1992). Hummeln können pollenleere Blüten optisch erkennen und meiden diese (Kap. 2.8.5.3). Diese für die Insekten nützlichen Eigenschaften steigern durch gezieltes Anfliegen noch nicht besuchter Blüten bei der Linde die Fremdbefruchtung. Fremdbefruchtung wird auch durch die **Direktionalität** der Insekten bei ihren Futterflügen gefördert. Die große Anzahl der von der Linde angelockten Insekten führt zu einer **intra- und interspezifische Konkurrenz der Insekten**. Neben der bloßen Präsenz anderer Insekten kann auch das schneller aufgebrauchte Nahrungsangebot zu kürzeren Besuchszeiten auf einer Pflanze führen (ARROYO 1976, FRANKIE 1976, FREE 1970). Es ist somit nicht auszuschließen, daß überwiegend als Nektar- und Pollenräuber fungierende Insekten durch die interspezifische Konkurrenz bestäubungseffektive Insekten zu kurzen Besuchszeiten veranlassen und unter evolutionären Aspekten als ein Teil der Bestäubungsökologie der Linde zu sehen sind.

Zum Verhaltensmuster der Insekten muß auch die **Konditionierung** von Insektengruppen auf eine Pflanzenart gezählt werden (s. Kap. 2.8.5.3). Eine Konditionierung (Blütenkonstanz) der Insekten hat ANDERSON (1976) bei der Linde festgestellt und ist auch durch VON DER OHE (1993) über hohe Lindennektaranteile im Bienenhonig nachgewiesen worden (s. Kap. 2.8.1). STEPHENSON (1982) beschreibt die Wirkungsweise und Effektivität einer Konditionierung folgendermaßen: Die Anfangs- und Hauptphase der Blühperiode dient dazu, Insekten anzulocken und auf eine Nahrungssuche auf einer Baumart zu konditionieren. In der Hauptphase ist das Nahrungsangebot so groß, daß überhaupt nicht alle Blüten angefliegen werden und der Anreiz für Futterflüge zwischen Bäumen gering ist. In dieser Phase ist ein hoher Anteil an Selbstbestäubung obligatorisch. In der Endphase kommt es dann zu einem schnellen Rückgang der Blütenneubildung und zusätzlich fallen die schon bestäubten Blüten durch vorzeitige Seneszenz aus. Die Folge ist ein geringeres Nahrungsangebot eines Baumes für die mittlerweile konditionierten Insekten. Die relative kleine Zahl der verbliebenen rezeptiven Blüten wird von der noch großen Zahl der Insekten deutlich intensiver besucht und effektiver bestäubt. Das reduzierte Nahrungsangebot zwingt die Insekten vermehrt zu Futterflügen zwischen den Bäumen und fördert dadurch Fremdbefruchtung. Die von STEPHENSON (1982) erwähnte **vorzeitige Seneszenz** bzw. Verlust der Attraktivität der Blüten nach Bestäubung erklären BOTHA und WHITEHEAD (1992) mit einem durch die Bestäubung der Narbe induzierten Anstieg der Ethylenproduktion. HEINRICH (1975) beobachtete, daß Insekten schon bestäubte Blüten meiden. EISENHUT (1957) berichtet bei der Winterlinde von Einstellung der Nektar-

produktion nach Degeneration des Griffels. Zudem wird die Rezeptivität der Narbe mit einer sehr breiten Spanne von 2 bis 7 Tagen angegeben (ANDERSON 1976, EISENHUT 1957). Die Vermutung liegt nahe, daß auch bei der Linde nach Bestäubung der Narbe vorzeitige Seneszenz eingeleitet wird. Diese vorzeitige Seneszenz bestäubter oder befruchteter Blüten wurde im Rahmen dieser Arbeit nicht explizit untersucht. Trotzdem ist vorzeitige Seneszenz zumindest in Form einer geringeren Attraktivität für Insekten über optische (z. B. Welke der Blütenblätter) oder olfaktorische Reize (Einstellung der Produktion des Duftstoffes Farnesol o. ä.) bzw. durch die Einstellung der Nektarproduktion nicht nur bei der Linde zu vermuten.

Als ein nicht zu unterschätzender Faktor für die Steigerung von Fremdbefruchtung muß zudem sicherlich das sog. **Carry-over** von Pollen durch Insekten gelten. Bei dem Besuch einer Blüte nimmt das Insekt unfreiwillig Pollen auf seinen Körper auf. Die Pollen werden beim Besuch der nächsten Blüten nicht vollständig auf diese deponiert, sondern ein Teil der Pollen wird erst bei späteren Blütenbesuchen erfolgreich auf Narben transportiert. Nachweislich konnten Pollentransporte bis zur 54. Blüte beobachtet werden (s. Kap. 2.8.5.4).

5.5.3.2 Individuelle Faktoren

Nach den Ergebnissen des Kapitels 4.7.3 spielt die **Kronengröße des Samenelters** eine entscheidende Rolle für die Höhe des Selbstbefruchtungsanteils in den Nachkommen. Die höchsten Selbstbefruchtungsraten wurden in den Nachkommenschaften von Linden mit besonders kleinen ($< 32 \text{ m}^2$) und sehr großen Kronen ($> 140 \text{ m}^2$) ermittelt; für die eingehend untersuchten 54 Winterlinden betrug die durchschnittliche Kronengröße 72 m^2 . Generell erhöht sich der Anteil der Selbstbefruchtung mit zunehmender Kronengröße bzw. mit zunehmendem Nahrungsangebot des Samenelters. Dieses deckt sich mit den Ergebnissen anderer Autoren (Kap. 2.8.5.1). Da alle für die Linde bestäubungsrelevanten Insekten ein ökonomisches Nahrungssucheverhalten zeigen, werden die Blüten einer Lindenkrone so lange angeflogen, wie das Nahrungsangebot lohnend ist. Erst nach Ausschöpfung des Angebotes wird die nächste Nahrungsquelle aufgesucht. Eine anhaltende Nahrungssuche innerhalb einer Krone bedingt zwangsläufig ein hohes Ausmaß an Geitonogamie und damit Selbstbefruchtung.

Ein weiterer möglicher Grund für gesteigerte Selbstbefruchtungsraten tiefbeasteter Solitär-bäume wurde bereits in Kapitel 5.2.2 diskutiert. Frei stehende Bäume entwickeln Blüten bis in die untersten Kronenbereiche und die Tracht nimmt eine dreidimensionale kugelige Form an. Damit ist ein Transport von Pollen von höher auf tiefer gelegene Blüten allein aufgrund der Schwerkraft denkbar. Dies könnte auch ein Grund für die hohen Selbstbefruchtungsraten der

in der Feldmark stehenden Linden sein, da diese eine bis zum Boden beästete Krone aufweisen.

Mit Ausnahme der kleinen Individuen (Kronengröße $< 32 \text{ m}^2$) zeigt sich für die im Bestand stehenden Linden, daß die **Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern** keine signifikante Auswirkung auf die Selbstbefruchtungsrate hat (s. Kap. 4.7.3). Die Entfernungen zwischen den Populationsmitgliedern des Bestandes werden effektiv überbrückt und es kommt zu Fremdbefruchtung auch dann, wenn die betreffende Winterlinde 100 m und mehr vom nächsten Paarungspartner entfernt ist. Für die in der Feldmark stehenden Linden kann eine Isolation durch die Entfernung nicht nachgewiesen werden. Ein Vergleich der vier Feldlinden (Kronengröße ca. 300 m^2) mit den vier größten im Bestand stehenden Linden (Kronengrößen 140 bis 280 m^2) ergab keine Abhängigkeit der Selbstbefruchtungsrate in den Nachkommen vom Abstand des Samenelters zu den nächsten Paarungspartnern. Die Nachkommenschaften der vier im Bestand stehenden Linden weisen ebenfalls sehr hohe Selbstbefruchtungsraten auf. Entweder ist die Entfernung der Feldlinden von den anderen Paarungspartnern nicht weit genug, um eine Isolation herbeizuführen, oder die sehr großen Kronen der in der Feldmark stehenden Winterlinden überlagern den Effekt einer Isolation.

Neben den Linden mit großen Kronen zeigen auch die sehr kleinen Linden einen hohen Anteil an Selbstbefruchtung. Diese kleinen Linden scheinen für flugaktive Insekten mit hohem Energieumsatz nicht ausreichend attraktiv zu sein und werden nicht angefliegen. Bei Unterschreitung einer Kronengröße von 32 m^2 ist die Attraktivität wahrscheinlich überwiegend davon abhängig, ob die Linde in einer für das Insekt energetisch adäquaten Entfernung steht. Ist eine relativ kleine Winterlinde zu weit entfernt von dem derzeitigen Aufenthaltsort des Insekts, werden attraktivere Nahrungsquellen bevorzugt. Betrachtet man nur die Winterlinden mit einer Kronengröße $< 18 \text{ m}^2$, kann keine signifikante Korrelation der Selbstbefruchtungsrate zur Kronengröße des Samenelters und Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern festgestellt werden. Ab einer Kronengröße des Samenelters $< 18 \text{ m}^2$ ist, unabhängig vom Faktor Abstand zu den nächsten Paarungspartnern, eine hohe Selbstbefruchtungsrate zu verzeichnen. Linden mit kleinen Kronen sind für bestimmte Insektengruppen (mit hohem Energieumsatz) nicht attraktiv genug und werden nicht angefliegen. Hier kommen nur die sich schon auf dem Individuum befindlichen Insekten mit geringem Energieumsatz als Bestäuber in Betracht. Die Bestäubung sehr kleiner Winterlinden dürfte von ortsfesten Kleininsekten (Fliegen, Wanzen, Käfer) mit geringer Neigung zu Flügen zwischen Populationsmitgliedern übernommen werden. Auch eine Bestäubung über Schwerkraft bzw. Wind ist nicht auszuschließen. Beide Möglichkeiten der Bestäubung bringen einen hohen Anteil Selbstbefruchtung mit sich.

Die Aussage, daß die Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern keinen signifikanten Einfluß auf die Höhe der Selbstbefruchtungsraten hatte, gilt selbstverständlich nur für die gegebenen Verhältnisse der Winterlindenpopulation Schwiegershausen. Nur für die im Bestand stehenden Populationsmitglieder ist der Faktor Entfernung zum nächsten Paarungspartner (außer für die sehr kleinen Winterlinden) zu vernachlässigen. Ob die hohe Selbstbefruchtungsraten der in der Feldmark stehenden Winterlinden lediglich auf deren sehr große Kronen zurückzuführen ist und Entfernungen von knapp 370 m zum nächsten Paarungspartner nicht vielleicht doch Einfluß auf die Selbstbefruchtungsraten hatten, ist trotz schwacher nichtsignifikanter Korrelationen nur unter Vorbehalt zu sagen. Um die Faktoren Kronengröße und Entfernung zu trennen, müßte eine Vergleichbarkeit zwischen isolierten Winterlinden mit kleinen, mittleren und großen Kronen hergestellt werden. Diesen Vergleich kann der Versuchsbestand Schwiegershausen nicht bieten, da sich in der Population keine isolierten Winterlinden mit kleiner und mittlerer Kronengröße befinden. Es ist auch in Betracht zu ziehen, daß der Abstand von 370 m zum nächsten Paarungspartner für eine einschneidende Isolation nicht ausreichend ist und die Dichte der Winterlindenpopulation in Schwiegershausen vom kritischen Bereich eines eingeschränkten Paarungskontakts weit entfernt ist.

Auch wenn im Falle der Population Schwiegershausen keine Abhängigkeit der Selbstbefruchtungsraten von der Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern festgestellt wurde, besteht generell bei isoliert stehenden Pflanzen die Gefahr, daß Fremdbefruchtung nur in sehr geringen Maße oder überhaupt nicht stattfindet. Eine mit abnehmender Populationsdichte zunehmende Selbstbefruchtungsraten wurde bei mehreren zoophilen Baumarten festgestellt (HARDNER et al. 1996, MURAWSKI und HAMRICK 1991, 1992). Isoliert stehende Pflanzen werden seltener besucht, das Nahrungsangebot ist kaum verbraucht und die Insekten unternehmen viele Futterflüge innerhalb dieser Pflanze (KLINKHAMMER und DE JONG 1990).

Wie bisher gezeigt wurde, besteht eine Abhängigkeit zwischen der Höhe der Selbstbefruchtungsraten und der Kronengröße des Samenelterns, bei kleinen Winterlinden auch von der Entfernung zu den nächsten Paarungspartnern (Tab. 4.23, S. 130 und Tab. 4.24, S. 134). Betrachtet man nur die „neutralen“ Verfahren zur Bestimmung von Selbstbefruchtungsraten, die *a priori* die Faktoren Entfernung und Fertilität (= Kronengröße) bei der Bestimmung wahrscheinlichster Polleneltern nicht einbeziehen, sind diese Abhängigkeiten bei den im Bestand stehenden Linden meist nur auf dem 5 %-Niveau signifikant. Die Selbstbefruchtungsraten vieler der diesbezüglich untersuchten 54 Winterlinden können nur teilweise über die Korrelation mit diesen Faktoren zu erklären sein, nicht aber alle. Es müssen noch weitere Faktoren existieren, die im Einzelfall das Ausmaß der Selbstbefruchtung beeinflussen.

5.5.3.3 Selbststerilität

Trotz der Mechanismen und Faktoren, die zu einer Verringerung der Selbstbestäubung beitragen (s. o.), wird bei vielblütigen Hermaphroditen Selbstbestäubung die dominierende Art der Bestäubung sein. Kann eine Selbstbestäubung nicht verhindert werden, besteht für die Pflanze die Möglichkeit, über Inkompatibilitätsmechanismen die Befruchtung der Eizelle durch Eigenpollen zu verhindern oder doch sehr zu erschweren. Ist es trotz oder aufgrund fehlender Inkompatibilitätsmechanismen zur Befruchtung durch Eigenpollen gekommen, können in allen Phasen - von der Embryonalentwicklung bis zum reproduktionsfähigen Individuum - Mechanismen der Inzuchtdepression die Vitalität der Nachkommen herabsetzen und eine Viabilitätsselektion gegen diese einleiten.

Die Wirkungsweise von Inkompatibilität und Inzuchtdepression sowie Beispiele von Selbststerilität in der Familie der *Tiliaceae*n und bei anderen Baumarten sind in Kapitel 2.9 nachzulesen.

5.5.3.3.1 Inkompatibilität

PIGOTT und HUNTLEY (1981) haben die Pollenkeimung von Eigen- und Fremdpollen auf den Narben verglichen. Nach den Ergebnisse ihrer Untersuchungen erscheint die Existenz einer **sporophytischen Inkompatibilität** bei der Winterlinde als sehr wahrscheinlich. Die Ausprägung dieser sporophytischen Inkompatibilität war von Winterlinde zu Winterlinde sehr verschieden und variierte von einer vollständigen Selbstinkompatibilität bis zu einer völligen Selbstkompatibilität des Eigenpollens (Kap. 2.9.1.1).

Weitere Untersuchungen von PIGOTT und HUNTLEY (1981) über das Pollenschlauchwachstum zeigten die Keimung von Eigenpollen auf der Narbe und eine, im Vergleich zu Fremdpollen deutlich langsameres Pollenschlauchwachstum von Eigenpollen (Kap. 2.9.1.2). Diese Ergebnisse deuten auf die Existenz einer **gametophytischen Inkompatibilität** bei der Winterlinde hin. Die Untersuchungsergebnisse von PIGOTT und HUNTLEY (1981) sind allerdings statistisch nicht gesichert und bedürfen einer weiteren Überprüfung. Nach HESLOP-HARRISON und SHIVANNA (1977) sowie eigenen Beobachtungen ist die Narbe der Linde dem trockenen Narbentyp zuzuordnen. Nach HESLOP-HARRISON (1975) arbeiten alle sporophytischen Inkompatibilitätssysteme mit dem trockenen Narbentyp. Ist dieses auch bei der Linde der Fall, wäre eine sporophytische Inkompatibilität zu bestätigen, eine gametophytische Inkompatibilität zu verwerfen. Allerdings wurde bei verschiedenen Arten die Aktivität sowohl eines sporophytischen als auch eines gametophytischen Inkompatibilitätssystems beobachtet (STEINER 1992).

5.5.3.3.2 Inzuchtdepression

Die bezüglich des Reproduktionssystems der Winterlinde bisher veröffentlichten Arbeiten hatten nicht zum Ziel, die Existenz von Inzuchtdepression bei der Winterlinde nachzuweisen. Trotzdem kann aus den Ergebnissen mehrerer Untersuchungen nur gefolgert werden, daß die Winterlinde über Mechanismen der Inzuchtdepression verfügen muß (Kap. 2.9.2 und 2.10). Nach EISENHUT (1957) sowie PIGOTT und HUNTLEY (1981) besitzt die Linde zehn entwicklungsfähige Samenanlagen. Daß sich in der Regel nur ein und maximal drei Samen pro Fruchtknoten entwickeln, wird auf die starke physiologische Konkurrenz innerhalb des Fruchtknotens zurückgeführt (EISENHUT 1957), die bei der selbstfertilen Winterlinde in einem frühen Stadium effektive Selektion gegen inzuchtdepressive Samen einleitet.

Anhand der Ergebnisse der **Bestäubungsversuche** (Kap. 4.4) ist keine Unterscheidung zwischen Inkompatibilität und früher Inzuchtdepression möglich. Ob ein vorzeitiger Abwurf von Samenanlagen auf mangelnde Befruchtung durch Inkompatibilitätsmechanismen oder auf eine frühe Inzuchtdepression gegen Embryonen zurückzuführen ist, wurde nicht geklärt. Die Ergebnisse der Bestäubungsversuche zeigen jedenfalls einen vorzeitigen Abwurf selbstbestäubter Blüten. Von Anbeginn der Beobachtungen ist die Reduktion selbstbestäubter Blüten hoch signifikant stärker als bei unbestäubten und fremdbestäubten Blüten und läßt nur die Schlußfolgerung von Inkompatibilität und/oder früher Inzuchtdepression bei der Winterlinde zu.

Auch über die **Keimungsversuche** (Kap. 4.5) war Inzuchtdepression nachzuweisen. Nachkommenschaften mit hohen Selbstbefruchtungsraten wiesen hoch signifikant niedrigere Keimprozente auf, als Nachkommenschaften mit niedrigeren Selbstbefruchtungsraten. Daß nicht zufallsmäßig, sondern gegen selbstbefruchtete Nachkommen selektiert wurde, zeigen die im Vergleich zu den Samen signifikant geringeren Selbstbefruchtungsraten in den Jungpflanzen (Tab. 4.14. S. 113). Daß Inzuchtdepression mit Selektion gegen bestimmte Allele verbunden sei, wurde nicht festgestellt. Die hier untersuchten Genorte scheinen diesbezüglich keine adaptive Funktion zu besitzen mit entsprechenden Genorten gekoppelt zu sein.

Im Gegensatz zur Winterlinde stellte ANDERSON (1976) bei der Sommerlinde keine Selbstfertilität fest. Die Winterlinde reicht in ihrem Verbreitungsgebiet viel weiter in den Norden und in den Westen Europas. Die Sommer sind in diesen Randgebieten ihrer natürlichen Verbreitung kühler und stehen unter maritimem Einfluß. Die Bestäubung durch Insekten ist in nassen und kühlen Sommern nicht immer gewährleistet bzw. nur unvollkommen (s. Kap. 2.8.3.6). Bei ungünstiger Witterung kann es zu einem verringerten Transport von Pollen zwischen den

Individuen, also zu geringeren Anteilen an Fremdbefruchtung, kommen. Inkompatibilitätsmechanismen gegen Eigenpollen bzw. Selektion gegen aus Selbstbefruchtung entstandene Samen greifen aufgrund der nicht vorhandenen Konkurrenz durch Fremdpollen bzw. durch fremdbefruchtete Samen nicht. Der Mangel an Konkurrenzdruck beginnt sich beim Pollenschlauchwachstum bemerkbar zu machen und setzt sich bei der Entwicklung der Samen im Fruchtknoten bis hin zur Reproduktionsphase fort. So können sich bei ungünstigen klimatischen Gegebenheiten auch die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Samen etablieren und zum Erhalt einer Population beitragen. Es stellt die von vielen Autoren schon für andere Arten beschriebene Versicherung in gegen den durch ungenügende Fremdbefruchtung ausgelösten Notfall dar (Kap. 2.9).

Die Sommerlinde hingegen ist (vielleicht aufgrund ihrer Selbststerilität!) in kontinentaler geprägten und südlicheren Teilen Europas mit konstanteren und wärmeren Sommern verbreitet, die für ausreichende Fremdbestäubung durch Insekten sorgen. Inkompatibilitätsmechanismen gegen Selbstbefruchtung sind bei ihr stärker ausgeprägt als bei der Winterlinde, da eine witterungsbedingte Fremdpollenlimitation über einen längeren Zeitraum unwahrscheinlich ist. Die Sommerlinde kann sich sozusagen den Verzicht auf die oben erwähnte Versicherung leisten; denn ihr Reproduktionssystem ist nicht auf Nachkommen aus Selbstbefruchtung angewiesen. Dabei ist zu vermuten, daß die Sommerlinde über starke Inkompatibilitätsmechanismen verfügt, die Eigenpollen nicht zu einer Befruchtung kommen lassen. Wird Eigenpollen gar nicht erst erfolgreich, brauchen Mechanismen der Inzuchtdepression nicht so stark ausgeprägt zu sein; denn es hat bereits eine intensive Selektion stattgefunden. Ein Hinweis für die Richtigkeit dieser Theorie ist die Tatsache, daß die Sommerlinde deutlich häufiger mehrsamige Früchte bildet, die zudem bis zu fünf Samen enthalten können. Sie scheint im Gegensatz zur Winterlinde aufgrund ihres nicht (oder deshalb nicht!) so weit in die maritimen Klimate reichenden Verbreitungsgebietes nicht in dem Maße auf Selbstbefruchtung angewiesen zu sein, da Fremdbefruchtung durch Insekten gesichert ist. Ein weiterer Hinweis könnten die bei der Winterlinde aufrecht gerichteten Blütenstände sein, welche in Notfallsituationen der Bestäubung über Wind bzw. Schwerkraft entgegenkommen. Die Sommerlinden verfügen hingegen über hängende Blütenstände.

Schlußfolgerungen

Wie bei allen massenblühenden, hermaphroditen Baumarten findet auch bei der Winterlinde der überwiegende Teil der Futterflüge der Insekten innerhalb einer Krone statt und führt zu Selbstbestäubung der Blüten. Zwar wird Autogamie durch Protandrie und Herkogamie weitgehend vermieden, Geitonogamie kann jedoch über die Anthesis bzw.

Blütenmorphologie nicht verhindert werden. Im Laufe der Evolution haben sich bei der Winterlinde Strategien entwickelt, die den Genfluß durch einen nennenswerten Anteil an Fremdbestäubung sichern sollen. Als wichtigste Faktoren, die zu einer Aufrechterhaltung des Genflusses durch Pollen beitragen, wären die weitgehende Synchronie der Blüte aller Populationsmitglieder, eine im Tagesverlauf variierende Nektarproduktion und -konzentration, die Konditionierung der Insekten auf die Tracht der Winterlinde und verschiedene Verhaltensmuster der Insekten zu nennen. Stark erhöhte Selbstbestäubung ist bei Winterlinden mit großen Kronen nachgewiesen und bei räumlicher Isolation anzunehmen.

Selbst unter günstigen Verhältnissen und voller Wirkungsweise oben genannter Faktoren ist ein relativ großer Anteil an Selbstbestäubung zu erwarten. Um die Befruchtung durch die auf die Narbe gelangten Eigenpollen zu erschweren, verfügt die Linde offensichtlich über wirksame Inkompatibilitätsmechanismen³. Die Existenz sporophytischer Inkompatibilität bei der Winterlinde ist wahrscheinlich, die Existenz gametophytischer Inkompatibilität ist ebenfalls möglich. Nur ein Teil der Eigenpollen wird durch diese Inkompatibilitätsmechanismen zugunsten von Fremdpollen selektiert. In dieser Phase, also nach erfolgreicher Befruchtung der Eizelle durch Eigenpollen, kann bei der Winterlinde Inzuchtdepression in Erscheinung treten. Im Beobachtungszeitraum von der Samenreife bis zur 4-jährigen Jungpflanze war in Bestäubungs- und Keimungsversuchen wirkungsvolle Selektion gegen selbstbefruchtete Nachkommen festzustellen. Demnach verfügt die Linde, zumindest in frühen ontogenetischen Stadien, auch über Mechanismen der Inzuchtdepression.

5.6 Genfluß durch Pollen

Geht man von der Annahme aus, daß Pollen durch einen beliebigen Vektor überhaupt erfolgreich transportiert werden, dann geht es um die triviale wie entscheidende Frage, über welche Entfernung der Pollentransport erfolgt. Dies ist für die Erhaltung einer Art insofern entscheidend, als geringe Pollentransportweiten die Anzahl der potentiellen Paarungspartner generell einschränken oder speziell bei einer monözischen Baumart zu Selbstbefruchtung (Autogamie

³ Es ist zu beachten, daß der Begriff Eigenpollen als Synonym für Pollen gebraucht wird, welche im Falle von Inkompatibilität über Inkompatibilitätsallele bzw. im Falle von Inzuchtdepression über rezessive Letalallele verfügen, die Sterilitätsmechanismen induzieren. Diese Allele können auch in Fremdpollen vorhanden sein. Die Wahrscheinlichkeit einer wirkungsvollen Kombination dieser Allele ist jedoch nach Selbstbefruchtung am größten (s. Kap. 2.9.1 und 2.9.2).

und Geitonogamie) führen. Bei der Linde ist Transport effektiver Pollen über größere Distanzen besonders wichtig. Zum einen können in großen Lindenkronen selbst Pollentransporte über mehrere Meter noch zu einer Befruchtung der eigenen Blüten führen, zum anderen erfordert die zerstreute Verteilung dieser Mischbaumart im Bestand große Pollentransportweiten, um den Paarungskontakt aufrecht zu erhalten.

5.6.1 Bestimmung von Pollentransportweiten über Polleneltern

Voraussetzung für die Herleitung von Pollentransportweiten ist die vorherige Bestimmung von Polleneltern (Kap. 3.11). Die in Kapitel 5.4 und 5.5.1 für oder gegen die verschiedenen Pollenelternbestimmungsverfahren geäußerten Argumente gelten ohne Ausnahme auch für dieses Kapitel. Auf den Einfluß unterschiedlicher Kombinationen von Eingabeparametern bei CERVUS wurde in Kapitel 5.4.2 gesondert eingegangen: Je nach Wahl der Eingabeparameter sind über die unterschiedlichen wahrscheinlichsten Polleneltern auch sehr unterschiedliche Pollentransportweiten ermittelt worden.

Die Effizienz der Bestimmung von Polleneltern ist wie im Zusammenhang mit Selbstbefruchtungsraten auch für die Herleitung von Pollentransportweiten ein entscheidendes Kriterium. Bei der Berechnung durchschnittlicher Pollentransportweiten für die Nachkommenschaften der einzelnen Winterlinden zeigte sich, daß nicht selten keine oder nur wenige Polleneltern und damit Pollentransportweiten bestimmt werden konnten (Tab. 4.30, S. 146). Können nur wenige Pollentransportweiten ermittelt werden, stellt sich die Frage nach der Repräsentativität für die gesamte Nachkommenschaft eines Baumes. Anhand der Winterlinde F4 sollen die von Verfahren zu Verfahren häufig sehr abweichenden durchschnittlichen Pollentransportweiten näher betrachtet werden (Tab. 4.30). Für die 103 untersuchten Nachkommen der Winterlinde F4 konnten mit dem eindeutigen Ausschlußverfahren zwei, mit EFG 2Δ 92 und mit CERVUS 25 Polleneltern bestimmt werden. Die beiden über das eindeutige Ausschlußverfahren bestimmten Polleneltern standen im Durchschnitt 1548,9 m, die 92 mit EFG 2Δ bestimmten Polleneltern 74,2 m und die 25 von CERVUS ermittelten 249,4 m von der Winterlinde F4 entfernt. Für diese Linde wurde eine Selbstbefruchtungsrates von 82 % berechnet (Tab. 4.20, S. 126). Mit dem eindeutigen Ausschlußverfahren konnte aufgrund von deren Genotyp aber nur für zwei fremdbefruchtete Nachkommen ein eindeutiger Polleneltern bestimmt werden; daraus resultiert die sehr hohe durchschnittliche Pollentransportweite von 1548,9 m. Dieser Wert dürfte kaum die Transportweite der Pollen repräsentieren, die zu einer Befruchtung der restlichen Nachkommen geführt haben. Eine hohe Effizienz bei der Bestimmung von Polleneltern trägt demnach zur Güte der hergeleiteten mittleren Pollentransportweiten bei. Eine hohe

Effizienz zeigte nur das Verfahren EFG 2Δ. Im Falle der Winterlindenpopulation Schwiigershausen gelang es nur mit diesem Verfahren für den Großteil (56 %) der untersuchten Nachkommen Pollenelter zu bestimmen (Tab. 4.15, S. 114).

Bei der Bestimmung von Polleneltern ist neben der Quantität auch die Qualität entscheidend. Unter Qualität ist die Plausibilität der den Nachkommen zugewiesenen Polleneltern zu verstehen. Für das eindeutige Ausschlußverfahren stellt sich die Frage der Plausibilität nur bedingt: hiermit werden nur diejenigen Polleneltern bestimmt, die aufgrund ihrer Genotypen als einzige Polleneltern in Betracht kommen. Es wird nicht aus einer Auswahl von mehreren Polleneltern der wahrscheinlichste ermittelt, wie es bei EFG und CERVUS der Fall ist. Zudem ist das Ausschlußverfahren mit sehr wenigen Annahmen belastet und die Sicherheit bei der Bestimmung von Polleneltern kann daher als groß angesehen werden. Das Manko des eindeutigen Ausschlußverfahrens ist aber die geringe Effizienz bei der Identifizierung von Polleneltern mit der oben erwähnten schlechten Repräsentativität der wenigen identifizierten Polleneltern für die Gesamtheit der Nachkommen. Bezüglich der Qualität werden demnach nur die Verfahren EFG 2Δ und CERVUS überprüft und verglichen.

Bei einer näheren Betrachtung der den Samen mit CERVUS zugeordneten Polleneltern gibt es zahlreiche Fälle, die einer Überprüfung auf Plausibilität nicht standhalten. Ein Beispiel: Für einen bestimmten Nachkommen kamen aufgrund ihrer Genotypen mehrere Winterlinden als Polleneltern in Betracht. Über die in Kapitel 3.9.2.2 beschriebenen Simulationen bestimmte CERVUS unter den möglichen Winterlinden die Winterlinde Nr. 3 als wahrscheinlichsten Pollenelter. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, daß die unterständige Winterlinde Nr. 3 mit 4 m² eine der kleinsten Kronen aller 138 Winterlinden besitzt und in einer Entfernung von 800 m zum Samenelter steht. Direkt um den Samenelter herum stehen mehrere üppig blühende Winterlinden, die aufgrund ihrer Genotypen auch zum Kreis der möglichen Polleneltern gehören. Nur aufgrund der Genotypstrukturen wurde die Winterlinde Nr. 3 und damit eine Pollentransportweite von 800 m bestimmt. Daß dieses Beispiel keinen Einzelfall darstellt und über CERVUS die größten Pollentransportweiten aller Verfahren hergeleitet werden, zeigen die Verteilungen der Pollentransportweiten (Abb. 4.26, S. 147 und Abb. 4.27, S. 148) und die durchschnittlichen Pollentransportweiten auf der Ebene der Population und der Einzelbäume (Tab. 4.28 – Tab. 4.30). Zudem werden für die mit CERVUS bestimmten Pollentransportweiten auch die mit Abstand niedrigsten und nicht signifikanten Bestimmtheitsmaße (r^2) aller Pollenelterbestimmungsverfahren bei der Korrelation zwischen Pollentransportweite und Abstand zu den nächsten Paarungspartnern berechnet (Tab. 4.31, S. 149 (ohne Feldlinden)). Wie der Literatur und den Ergebnissen dieser Arbeit zu entnehmen ist, sind die Pollentransport-

weiten nach Fremdbefruchtung u. a. von der Populationsdichte abhängig (s. Kap. 2.8.5.2 und 4.8.5). Das heißt, je größer die Abstände zwischen den Populationsmitgliedern sind, desto weiter müssen Fremdpollen transportiert werden, um im Sinne einer Befruchtung effektiv zu werden. Diese Abhängigkeit ist scheinbar trivial: Befindet sich ein Individuum vom nächsten Paarungspartner 100 m entfernt, kann es nicht von Fremdpollen befruchtet werden, wenn dieser nur 50 m weit transportiert wird. Für isoliert stehende Bäume können für Fremdbefruchtung keine geringeren Pollentransportweiten gemessen werden, als deren Entfernungen zu den nächsten Paarungspartnern sind. Unter diesem Aspekt ist zu erwarten, daß für Nachkommenschaften dicht stehender Populationsmitglieder geringere Pollentransportweiten ermittelt werden, als für verstreut oder isoliert stehende. Diese Abhängigkeit ist dann nicht gegeben, wenn nicht die nächsten, sondern überwiegend weiter entfernt stehende Paarungspartner als Polleneltern fungieren.

Im Falle der mit CERVUS ermittelten durchschnittlichen Pollentransportweiten konnte keine signifikante Korrelation mit der Dichte der im Bestand stehenden Winterlinden festgestellt werden. Für das eindeutige Ausschlußverfahren waren die Bestimmtheitsmaße um ein Vielfaches höher auch signifikant⁴ (Tab. 4.31 (ohne Feldlinden)). Nach dem Stand der Forschung und aufgrund der eigenen Ergebnisse nimmt die Wahrscheinlichkeit einer Pollenelternschaft mit zunehmender Entfernung vom Samenelter ab; daher sind die Ergebnisse der Pollenelternbestimmung mit CERVUS fragwürdig. Dies widerspricht nicht der in Kapitel 4.7.3 gemachten Aussage, daß die Entfernungen zwischen den Winterlinden im Bestand grundsätzlich ohne Probleme überbrückt werden (da keine Abhängigkeit zwischen der Selbstbefruchtungsrate und dem Abstand zu den nächsten Nachbarn festgestellt wurde). Damit ist der Transport zwischen benachbarten Paarungspartnern gemeint und es darf darunter nicht verstanden werden, daß, wie von CERVUS ermittelt, die Pollen in aller Regelmäßigkeit über viele andere potentielle Polleneltern hinweg zum Samenelter transportiert werden. Zudem beziehen sich alle Korrelationen auch auf den Abstand zu den nächsten 10 Paarungspartnern, daher ist schon eine größere Nachbarschaft um den Samenelter herum involviert. Somit kann das Programm CERVUS sowohl bezüglich der Effizienz (Kap. 5.4.2) als auch der Qualität (Plausibilität) der ermittelten Polleneltern nicht überzeugen. Die Bestimmung eines wahrscheinlichsten Pollenelterns aus mehreren potentiellen Polleneltern nur über den Genotyp ist unsicher, zumal von einer einheitlichen Fertilität der Polleneltern und einer einheitlichen Pollenwolke ausgegangen

⁴ Bei dem Verfahren EFG wird die Entfernung des Pollenelterns zum Samenelter berücksichtigt. Die bei EFG berechneten hochsignifikanten Korrelationen zwischen der Dichte des Bestandes und der Entfernung zu den nächsten Nachbarn sind daher wegen der Abhängigkeit der Variablen nur bedingt vergleichbar.

wird. Beides ist aber nur in den seltensten Fällen gegeben und gerade in der in vorliegenden Winterlindenpopulation ist das Gegenteil der Fall: Die individuellen Pollenwolken waren in der Blühperiode des Jahres 1995 sehr unterschiedlich und die Pollenwolke für den Gesamtbestand nicht einheitlich. Auch bleibt bei CERVUS die Entfernung zwischen Sameneltern und Polleneltern unberücksichtigt.

Die Einbeziehung der Faktoren Entfernung und Fertilität ist sinnvoll und bedeutet einen großen Vorteil von EFG 2Δ. Durch die Einbeziehung der Faktoren Entfernung und Fertilität wird *a priori* eine Wahrscheinlichkeit berechnet, die zusammen mit den Genotypstrukturen zu einer plausiblen Bestimmung des Pollenelters führt. Durch die hohe Effizienz des Verfahrens konnte mit EFG 2Δ für 56 % der 3864 Samen ein Pollenelter bestimmt werden und es ist daher sowohl gegenüber dem eindeutigen Ausschlußverfahren und als auch gegenüber CERVUS eine weitaus bessere Repräsentation der Population bzw. der Nachkommen gegeben. Es steht außer Frage, daß EFG ein grobes Modell darstellt, welches sicherlich in vielen Punkten noch verbesserungsfähig ist. Dennoch sind die von EFG gelieferten Pollentransportweiten plausibel und vertrauenswürdig. Nicht geklärt ist, inwieweit durch die *a priori* getroffenen Annahmen die Pollentransportweiten mit EFG unterschätzt werden. Vorteilhaft ist jedenfalls, daß im Vergleich zum eindeutigen Ausschlußverfahren und zu CERVUS zumindest keine Überschätzung der Pollentransportweiten zu erwarten ist.

Schlußfolgerungen

Entscheidend für die repräsentative Bestimmung von Polleneltern und damit von Pollentransportweiten ist die ausreichende Effizienz der Verfahren bei der Bestimmung von Polleneltern. Ausreichende Effizienz wird nur mit dem Verfahren EFG 2Δ erreicht. Bezüglich der Plausibilität bei der Bestimmung der Polleneltern kann CERVUS nicht überzeugen. Im Vergleich zu dem eindeutigen Ausschlußverfahren und zu EFG 2Δ werden über CERVUS durchweg größere durchschnittliche Pollentransportweiten hergeleitet. Die von CERVUS bestimmten Polleneltern weisen häufig eine Kombination aus einer geringen Fertilität und einer großen Entfernung zum Samenelter auf.

Sind Informationen über die Fertilität des Pollenelters und/oder über die Entfernung zum Samenelter vorhanden, sollte das Verfahren EFG eingesetzt werden. Liegen nur Informationen über Genotypen vor, sollten die wenigen, aber dafür verlässlichen Informationen des eindeutigen Ausschlußverfahrens zu verwendet werden, da die Ergebnisse der Pollenelterbestimmung über CERVUS fraglich sind.

5.6.2 Ausmaß und Faktoren des Genflusses

Da das Verfahren EFG 2 Δ am geeignetsten für die Herleitung von Pollentransportweiten erscheint, werden nur die über dieses Verfahren ermittelten Transportweiten diskutiert (Kap. 5.6.1).

Nach EFG 2 Δ sind von den 3387 Nachkommen 1018 (30,1 %) aus Selbstbefruchtung und 2369 (69,9 %) aus Fremdbefruchtung entstanden (Tab. 4.16 bzw. Tab. 4.17). Für 2163 der insgesamt 3387 bzw. für 1145 der 2369 fremdbefruchteten Nachkommen konnte über EFG 2 Δ ein Pollenelter bestimmt und über diesen eine Pollentransportweite hergeleitet werden. Die maximale Pollentransportweite beläuft sich auf 1666,4 m, die durchschnittliche Transportweite auf 79,8 m (inkl. Selbstbefruchtung) bzw. 148,2 m nach Fremdbefruchtung (Tab. 4.28 und Tab. 4.29). Knapp 70% der Samen sind demnach durch Pollen befruchtet worden, welche durchschnittlich über eine Entfernung von 148,2 m transportiert wurden. Durch diese hohen mittleren Pollentransportweiten ist erklärbar, warum in Kapitel 4.7.3 keine signifikante Abhängigkeit zwischen der Selbstbefruchtungsrate und dem Abstand des Samenelters zu den nächsten Paarungspartnern festgestellt wurde.

Welche Faktoren bzw. Mechanismen dazu führen, daß Pollen zwischen Populationsmitgliedern transportiert und erfolgreich werden, ist in Kapitel 5.5.3 geschildert worden. Daß ein effektiver Pollentransport nicht nur zwischen direkt benachbarten Winterlinden stattfindet, zeigen die gemessenen Pollentransportweiten. Auch findet ein effektiver Pollentransport über den nächststehenden Paarungspartner hinweg zu weiter entfernt stehenden Paarungspartnern relativ häufig statt. Dies zeigt sich u. a. darin, daß für das eindeutige Ausschlußverfahren eine signifikante Abhängigkeit der Transportweite der Pollen von der Dichte der Population für den Abstand des Samenelters zu den nächsten zehn Paarungspartnern am größten ist. Diese Abhängigkeit ist bei Betrachtung des nächsten Paarungspartners bzw. der nächsten fünf Paarungspartner nicht so stark ausgeprägt (Tab. 4.31, S. 149 (ohne Feldlinden)). Die Weite des Pollentransports wird möglicherweise neben der Populationsdichte auch von anderen Faktoren beeinflusst. Generell sind viele der in Kapitel 5.5.3 aufgezählten Faktoren und Mechanismen auch zur Klärung großer Pollentransportweiten geeignet. Warum die Pollentransportweiten teilweise größer sind als die Abstände der Polleneltern zu ihrem nächsten Nachbar, soll hier nur noch ergänzt bzw. vertieft werden:

Bei der **Konditionierung** von Insekten auf eine Nahrungsquelle (Kap. 2.8.3.7) ist in der Endphase der Blühperiode eine drastische Reduktion des Nahrungsangebotes zu vermuten. Das Nahrungsangebot der einzelnen Winterlinden könnte aufgrund unterschiedlicher Kronengröße, Nektarproduktion, Besucherfrequenz etc. unterschiedlich schnell erschöpft sein. Winterlinden ohne attraktives Nahrungsangebot werden in dieser Phase von den Insekten nicht mehr angefliegen, obwohl sie sich in direkter Nachbarschaft des betreffenden Baumes befinden. Dazu fügt sich nahtlos die Beobachtung an, daß generell bei Futterflügen entfernt gelegene, große Nahrungsquellen direkt angefliegen, kleinere Nahrungsquellen hingegen überflogen werden (HEINRICH 1975).

Die **Direktionalität** der Insekten auf ihren Futterflügen kann auch dazu führen, daß nicht die nächststehenden Winterlinden angefliegen werden, sondern die Linden, die sich als erste in der Orientierungsrichtung der Insekten befinden. Bienen orientieren sich optisch an der Sonne oder an Landmarken, Hummeln und Motten fliegen gegen die Windrichtung (Kap. 2.8.5.3). Diese Direktionalität erhöht generell die Pollentransportweite, da diese Insekten die Pollen nur in eine Richtung und nicht hin und her transportieren.

Die große Attraktivität der Tracht einer Lindenpopulation lockt viele flugaktive Insekten auch aus großer Entfernung an. SEELEY (1997) konnte Sammelbienen in einer Entfernung von 14 km vom Stock nachweisen und er vermutet noch größere Flugweiten. Große Entfernungen werden nicht ohne zwischenzeitliche Energieaufnahme überbrückt. Vereinzelt Linden, die sich zwischen der eigentlichen Population und dem Stock befinden, dürften einen sog. **Stepping-stone** darstellen und regelmäßig auf Hin- und Rückflug angefliegen werden. Da zum Zeitpunkt der Lindenblüte keine anderen nennenswerten Nahrungsquellen existieren, dürfte dieser Effekt nicht zu unterschätzen sein. Dies könnte auch die Fremdbefruchtung bei den in der Feldmark stehenden Winterlinden erklären.

CHASE et al. (1996) stellten bei ihren Untersuchungen bei Motten ein nicht nach rein ökonomischen Gesichtspunkten geprägtes **Nahrungssucheverhalten** fest (Kap. 2.8.6). Sollten die die Linde besuchenden Mottenarten ein ähnliches Verhalten zeigen, wären durch sie größere Pollentransportweiten vorstellbar.

Eine Klumpung verwandter Individuen durch eine geringe Verbreitung der Samen oder sogar eine Klonbildung durch Wurzelbrut ist bei der Linde anzunehmen bzw. auch im Bestand Schwiegershausen festgestellt worden (Kap. 4.2). Ein kleinräumiger Pollentransport auf den nächsten Paarungspartner hieße eine Bestäubung verwandter Winterlinden. Durch die bei der Winterlinde effizienten **Sterilitätsmechanismen** (s. Kap. 5.5.3.3) wird gegen diese Pollen

selektiert. In diesem Fall würden Pollen von weiter entfernten, nicht verwandten, Individuen erfolgreicher sein.

Als bedeutendster Faktor für große Pollentransportweiten ist das sog. **Carry-over** von Pollen anzusehen (Kap. 2.8.5.4). Gerade bei einer Pollenübertragung im Stock sozial lebender Insekten (Bienen, Hummeln) sind enorme Pollentransportweiten denkbar. Durch Wind wird Pollen nur in geringem Umfang und nur kleinräumig verfrachtet; Anemophilie als Ursache für große Pollentransportweiten ist nicht sehr wahrscheinlich.

Schlußfolgerungen

Der Genfluß der Winterlinde durch Pollen muß im Beobachtungsjahr 1995 als sehr effektiv beurteilt werden. Die Bestäubungsökologie der Winterlinde ist, zumindest bezüglich des Pollentransports, sehr gut an das verstreute Vorkommen als Mischbaumart angepaßt. Die Pollentransportweiten sind u. a. von der Populationsdichte abhängig. Je zersreuter die Population, je größer sind die nachgewiesenen Pollentransportweiten. Die Abhängigkeit der Pollentransportweite von der Populationsdichte ist nur auf geringem Niveau signifikant. Die Weite des Pollentransports wird auch von anderen Faktoren beeinflußt werden. Von mehreren möglichen Faktoren kann sicherlich das Carry-over von Pollen herausgehoben werden.

5.7 Reproduktion

Über die Bestäubungsversuche kann asexuelle Reproduktion in Form von Apomixie bei der Winterlinde ausgeschlossen werden (Kap. 4.4). Asexuelle Reproduktion über Stockausschlag und Wurzelbrut ist bei der Linde hingegen ausgeprägt und Populationen können auch ohne sexuelle Fortpflanzung über Jahrhunderte fortbestehen (Kap. 2.3).

Bleiben die Samenanlagen unbefruchtet, werden kleine, hohle Samen gebildet (Parthenokarpie). Wird in frühen Phasen der Embryonalentwicklung Inzuchtdepression wirksam, werden Samen gebildet, die keinen oder nur einen verkümmerten Embryo enthalten. Äußerlich sind diese Samen nur schwer von normal entwickelten Samen zu unterscheiden

5.7.1 Reproduktionserfolg

Viele Untersuchungen sprechen von einem geringen Reproduktionserfolg der Winterlinde. Die Reproduktion der Winterlinde ist geprägt von einem vorzeitigen Abwurf des Samenanatzes, hohen Hohlkornanteilen und geringen Keimprozenten. Dabei schwankt der Reproduktionserfolg von Individuum zu Individuum und von Jahr zu Jahr erheblich (s. Kap. 2.10 und

4.9). Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Bestäubungs- und Keimungsversuche sowie die Untersuchung zahlreicher Nachkommenschaften bestätigen im Großen und Ganzen die Beobachtungen anderer Autoren. Dabei waren die Hohlkornanteile in den Nachkommenschaften der einzelnen Winterlinden individuell sehr unterschiedlich. Der Anteil an Hohlkörnern variierte von 3 % bis zum Neunfachen der Anzahl vitaler Samen (Tab. 4.26, S. 138).

Im Zuge der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Bestäubungsversuche entwickelten sich unter natürlichen Bedingungen (freie Abblüte) ca. 3,4 % der untersuchten Blüten zu vitalen Samen. Da mittels künstlicher Bestäubung bei der Winterlinde jedoch Werte von 4,9 % und 6,6 % an einem Ast ermitteln wurden, kann bei der Winterlinde zumindest für einen Blütenstand bzw. für einen Ast ein Samenansatz von 3,4 % nicht als physiologische Obergrenze der Fruchtbildung angesehen werden (Kap. 4.4). Dabei ist zu erwähnen, daß diese 3,4 %ige Samenbildung optisch den Eindruck eines üppigen Samenansatzes machte. KLEIN (1992) berechnete, daß durch die hohe Produktion an Samen selbst bei 80 %igem Hohlkornanteil sexuelle Reproduktion der Winterlinden gesichert sei. Offensichtlich produziert die Winterlinde weit mehr Blüten, als lebensfähige Samen aus ihnen entstehen.

Für massenblühende, entomophile Baumarten scheint der Umfang der Samenbildung in diesen Bereichen zu liegen. Einen fast identischen Wert ermittelten TANGMITCHAROEN und OWENS (1997) bei Teak, wo es bei 3,5 % der Blüten zu einer Samenbildung kam.

5.7.2 Ursachen des Reproduktionserfolgs

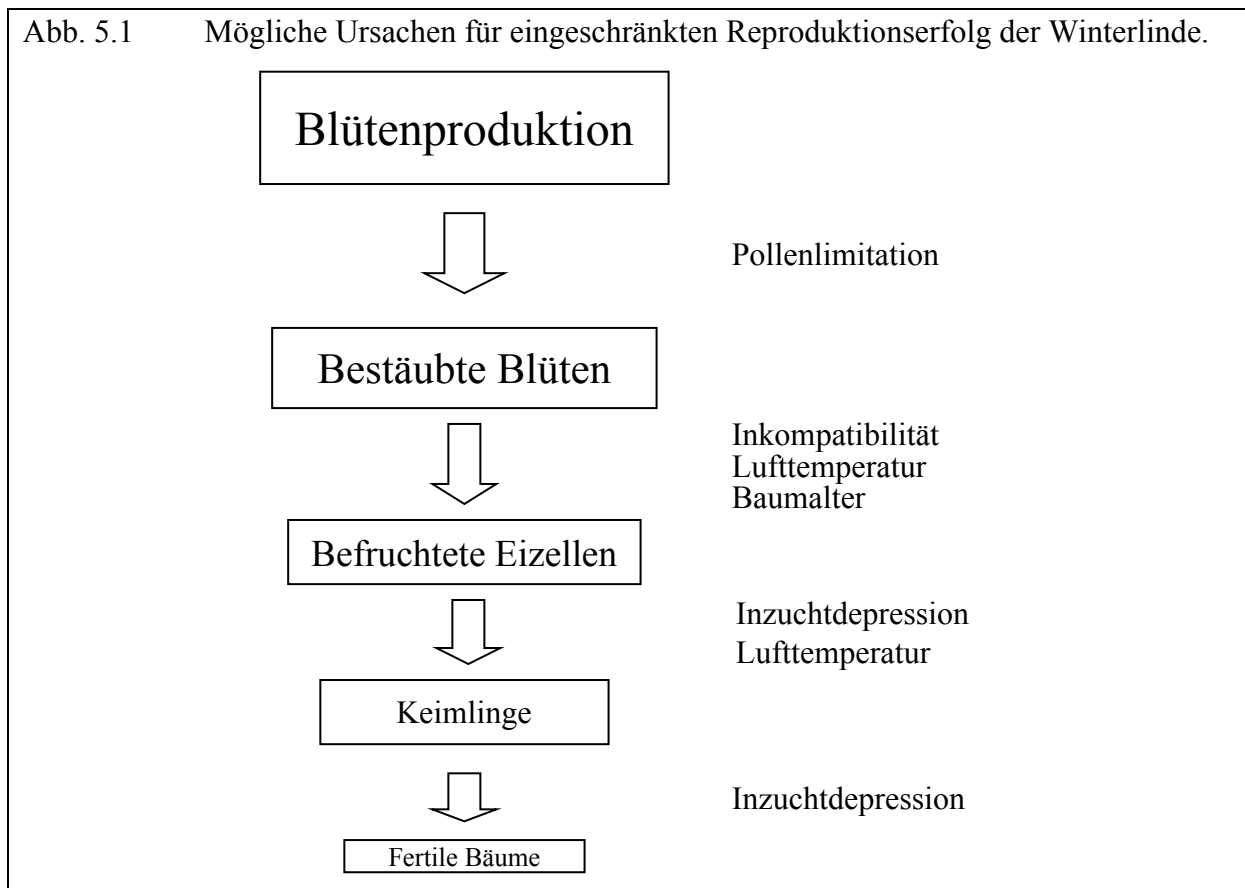
Es stellt sich die Frage, warum der reichlichen Tracht der Linde ein geringer Reproduktionserfolg in Form vitaler Nachkommen gegenübersteht und warum der Reproduktionserfolg individuell und jährlich großer Variation unterliegt.

Für effektiven Genfluß ist die Winterlinde auf den Transport von Pollen durch Insekten angewiesen. Intensiver Insektenbesuch kann nur durch eine ausreichende **Attraktivität der Lindentracht** gewährleistet werden. Als typischer Generalist ist die Linde auf keine Insektengruppe spezialisiert und verfügt über ein breites Spektrum an effektiven Attraktionen. Eine weitgehende Synchronie der Blüte aller Populationsmitglieder und der späte Zeitpunkt der Blüte bedingen große interspezifische Konkurrenzkraft der Winterlinde. Nach CORBET et al. (1979) wird das üppige Nahrungsangebot der Linde in dieser Phase von keiner anderen Pflanze (auch nicht von Kulturpflanzen) erreicht und Insekten werden auch zu Futterflügen über mehrere Kilometer motiviert (s. Kap. 2.8). Die Produktion vieler Blüten sichert also eine konkurrenzlose Attraktivität für Insekten, welche für den Genfluß durch Pollen benötigt werden.

Die große Attraktivität drückt sich in großer Blütenkonstanz der Insekten aus. Wie wichtig eine Blütenkonstanz für den Genfluß ist, wurde in Kapitel 5.5.3.1 geschildert.

Daß der hohen Blütenproduktion nur eine relativ geringe Produktion lebensfähiger Nachkommen gegenübersteht, kann viele Ursachen haben, welche im Stand der Forschung und im Ergebnisteil zusammengetragen worden sind. In dem folgenden Schaudiagramm ist dargestellt, wie bestimmte Faktoren in verschiedenen ontogenetischen Stadien den Reproduktionserfolg der Winterlinden einschränken können.

Abb. 5.1 Mögliche Ursachen für eingeschränkten Reproduktionserfolg der Winterlinde.



Daß die Winterlinde gerade bei ungünstigen Witterungsverhältnissen unter **Pollenlimitation** leidet, haben PIGOTT und HUNTLEY (1981) nachgewiesen (s. Kap. 2.10). Die Anzahl bestäubter Narben war bei kühler und nasser Witterung weit geringer als bei sonnigem Wetter. Durch kühle und nasse Witterung wird die Flugaktivität der Insekten drastisch gesenkt. Auch ist denkbar, daß es aufgrund ungünstiger Witterungsbedingungen, durch Fragmentierung der Landschaft, Einsatz von Herbiziden usw. zu einer Verarmung des Insektenspektrums und zur Reduktion der Populationsgrößen von Insekten kommt (Kap. 2.8.3.6). Selbst wenn während der Blühphase optimale Witterungsbedingungen herrschen, kann durch die geringe Abundanz der Insekten nur eine eingeschränkte Bestäubung erfolgen. Geringe Insektenabundanz könnte eine Ursache dafür gewesen sein, daß bei dem warmen und trockenem Wetter während der

Bestäubungsversuche anscheinend das Maximum an Bestäubung nicht erreicht worden ist: Der im Mittel mit Abstand höchste Samenansatz wurde nach künstlicher Bestäubung festgestellt (Kap. 4.4). Da nur drei Winterlinden mit ähnlichen Umweltbedingungen Gegenstand der Bestäubungsversuche waren, sind aber auch andere Ursachen denkbar. Daß der Pollentransport über Insekten oder Wind bei vielen Pflanzen einen minimierenden Faktor darstellt, kann zahlreichen Arbeiten entnommen werden (s. Kap. 2.9). Neben dem Einfluß auf Insekten kann regnerisches Wetter auch Auswaschung und vorzeitige Keimung der Pollens bewirken. Eine Auswaschung und Verdünnung des Nektars durch Niederschlag mit der Folge einer geringeren Attraktivität der Blüten ist ebenfalls möglich (Kap. 2.8.3.6).

Ein wichtiger Faktor für eine Pollenlimitation stellt sicherlich auch die Effizienz der Bestäuber dar. Für viele Blütenpflanzen konnte ein Pollentransport von maximal einem Prozent des produzierten Pollens beobachtet werden. Der weitaus größte Teil des produzierten Pollens geht beim Transport durch Insekten verloren (Kap. 2.8.3.7). Als Generalist ist die Linde auf keine Insektengruppe spezialisiert und der Verlust an Pollen dürfte bei ihr noch höher einzuschätzen sein. Eine angemessene Blüten- bzw. Pollenproduktion muß diese unvermeidbaren Verluste ausgleichen. Eine Spezialisierung auf eine Insektengruppe wäre für eine entomophile Baumart mit dem Verbreitungsgebiet der Winterlinde nicht denkbar: Der Ausfall der auf die Linde spezialisierten Insektengruppe durch unsichere klimatische Verhältnisse, die fragmentierte Kulturlandschaft usw. käme einem kompletten Ausfall des Genflusses gleich.

Die bei der Winterlinde wirksamen Mechanismen der **Inkompatibilität** und **Inzuchtdepression** wurden in Kapitel 5.5.3.3.1 und 5.5.3.3.2 diskutiert. Da Selbstbestäubung aufgrund der Blühökologie nicht vermieden werden kann, führt einsetzende Inkompatibilität bzw. Inzuchtdepression zwangsläufig zu einer Reduktion des Samenansatzes.

Die **Lufttemperatur** während des Pollenschlauchwachstums und der Samenreife hat nach den Untersuchungen von PIGOTT und HUNTLEY (1981) einen maßgeblichen Einfluß auf den Reproduktionserfolg der Winterlinde (Kap. 2.10). Die Keimung des Pollens auf der Narbe erfordert Temperaturen von mindestens 15 °C; nennenswertes Pollenschlauchwachstum ist bei der Winterlinde erst ab Temperaturen von 19 °C zu verzeichnen und steigert sich bei höheren Temperaturen deutlich. Für die Reifung der Embryonen zu vitalen Samen bedarf es im August und September Lufttemperaturen von mehr als 20 °C über mehrere Stunden täglich. Die durchschnittliche Tageshöchsttemperatur ist während der Blühperiode der Winterlinde mit 18 °C in den Monaten Juli und August im Nordwesten Englands um 2 °C niedriger als im

Süden Englands. Während die Winterlinden in Südengland in der Regel über einen nennenswerten Fruchtansatz verfügen, konnte dies im Norden Englands während eines Zeitraums von 25 Jahren nur in drei überdurchschnittlich warmen Jahren beobachtet werden. Aufgrund des langsamen Pollenschlauchwachstums sind die Pollen nicht bis zu den Samenanlagen durchgedrungen und konnten die Eizellen nicht befruchten. In Schweden und Finnland herrschen während der Winterlindenblüte ausreichend hohe Temperaturen für die erfolgreiche Befruchtung der Eizellen, ein klimatisch bedingter starker Temperaturabfall im August führt aber zu einem Abbruch der Samenentwicklung und es werden keine vollentwickelten Samen ausgebildet (PIGOTT 1981, Kap. 2.10). Die im Norden Englands bestehende Winterlindenvorkommen sind nach PIGOTT (1991) Reliktvorkommen, die sich während der Wärmezeit vor 5000 Jahren etabliert haben und heutzutage überwiegend asexuell über Stock- und Stammausschlag reproduzieren. Vor 5000 Jahren lag die Durchschnittstemperatur im Norden Englands mit 20 °C um zwei Grad höher als heute. EISENHUT (1957) sieht den Rückzug der Winterlinde in südlichere Regionen ebenfalls in der Abkühlung des Klimas nach der Wärmezeit begründet. Dabei wird das Verbreitungsgebiet nicht durch kalte Wintertemperaturen eingeschränkt; denn die Winterlinde gilt als frosthart. Entscheidend ist nach EISENHUT (1957) mangelnde Sommerwärme. Ein Vergleich des Reproduktionserfolgs der Winterlindenpopulation Schwiegershausen mit den Temperaturen der Sommer 1995 bis 1998 bestätigen die Untersuchungen von PIGOTT und HUNTLEY (1981) eindrucksvoll (Kap. 4.9.1). Der mit Abstand höchste Fruchtansatz wurde im außergewöhnlich warmen Sommer des Jahres 1995 beobachtet. Die mittlere Tagesdurchschnittstemperatur erreichte während der Blühperiode in diesem Jahr 20,7 °C (Tab. 4.33, S. 152) und die mittlere Tageshöchsttemperatur im Zeitraum der Samenreife 20,9 °C (Tab. 4.34, S. 153). Kein oder nur spärlicher Fruchtansatz war hingegen in den Jahren 1996 und 1998 zu verzeichnen. In diesen Jahren wurden in den Blühperioden mittlere Tagesdurchschnittstemperaturen von 16,9 °C bzw. 17,5 °C und während der Samenreife mittlere Tageshöchsttemperaturen von 19,1 °C bzw. 19,6 °C gemessen. Bedingungen für mäßigen und im Vergleich zum Jahr 1995 deutlich geringeren Reproduktionserfolg herrschten im Jahr 1997. Während der Blüte der Winterlinden lag die mittlere Tagesdurchschnittstemperatur bei moderaten 17,9 °C, während die Samenreife unter einer ausgesprochen hohen mittleren Tageshöchsttemperatur von 23,4 °C erfolgte. In den Jahren 1995 bis 1998 hat mit Sicherheit die Temperatur während der Blühperiode entscheidenden Einfluß auf den Reproduktionserfolg der Winterlinden der Population Schwiegershausen gehabt. Ob im Jahr 1995 höhere Temperaturen im Zeitraum der Samenreife zu einem noch größeren Reproduktionserfolg geführt hätten, kann nicht ausgeschlossen werden. Da nach PIGOTT (1981) bzw. PIGOTT und HUNTLEY

(1981) die Samen für eine volle Entwicklung Temperaturen von ca. 20 °C über mehrere Stunden des Tages benötigen, ist die Reproduktion vermutlich nicht durch zu niedrige Temperaturen im August/September eingeschränkt worden. Demgegenüber erfolgt während der Blühperiode bei mittleren Tagesdurchschnittstemperaturen unter 18 °C nur unvollständige Befruchtung der Eizellen. Ansonsten wäre im Jahre 1997 ein weit höherer Fruchtansatz zu erwarten gewesen. Die Temperatur während der Samenreife wird 1997 mehr als ausreichend gewesen sein und ist nicht als limitierender Faktor einzuschätzen. Der weitgehende Ausfall der sexuellen Reproduktion der Jahre 1996 und 1998 dürfte auf zu kühle Witterung während der Blühperiode und während der Samenreife zurückzuführen sein.

EISENHUT (1957) sowie PIGOTT und HUNTLEY (1981) beobachteten bei der Winterlinde im hohen **Alter des Baumes** zunehmende Sterilität der Eizellen. Bei sehr alten Winterlinden (ca. 250 Jahre) ist weitgehende Sterilität der Eizellen ebenfalls als Ursache für einen geringen Fruchtansatz in Betracht zu ziehen. Auch wäre **Ressourcenlimitation** denkbar. KLEIN (1992) zieht als Ursache des von ihm beobachteten geringen Samenansatzes der Winterlinde die unzureichende Versorgung mit Wasser und Nährstoffen in Erwägung. Eine Ressourcenlimitation ist in Ausnahmefällen nicht auszuschließen, kann aber den Ausfall der Reproduktion in den feuchten und kühlen Sommern Englands (s. o.) bzw. die hohe Trockenresistenz und die Verbreitung der Winterlinde bis in die kontinentalen Klimate Zentralrusslands nicht erklären.

Die Ursachen für jährlich schwankenden Reproduktionserfolg der Winterlinde kann über genannte Faktoren plausibel erklärt werden. Daß zwischen den Populationsmitgliedern größere Unterschiede bezüglich der Hohlkornanteile existieren, ist auf die unterschiedliche Zusammensetzung der individuellen Pollenwolken (Kap. 4.3), das unterschiedliche Alter (Sterilität der Eizellen), die unterschiedliche Exposition und auf die soziale Stellung der Winterlinden zurückzuführen. Nicht alle Beobachtungen lassen sich aber durch diese Faktoren erklären:

Die in einer Gruppe direkt nebeneinander stehenden und ungefähr 70 Jahre alten Winterlinden Nr. 8, 10 und 11 haben Hohlkornanteile von dem Fünffachem vitaler Samen, 39 % und 186 %. Die Feldlinden F1, F2 und F3 haben alle ein Alter von ca. 200 Jahren. Der Hohlkornanteil beträgt bei den Winterlinden F1 und F2 jeweils 16 %, bei der Winterlinde F3 das 7,7-fache vitaler Samen (Tab. 4.20, S. 126). Zwar sind Alter, Entfernungen zu den nächsten Paarungspartnern und Umweltbedingungen vergleichbar, doch zeigen sich sehr große Unterschiede bei den Hohlkornanteilen und Samengewichten (Kap. 4.7.4). Physiologische und bestäubungsökologische Ursachen kommen daher nicht allein als Gründe in Betracht und der Hohlkornanteil bzw. das Samengewicht standen auch nicht mit der Selbstbefruchtungsrate,

der Kronengröße des Samenelters, dem Abstand des Samenelters zu den nächsten Paarungspartnern und den durchschnittlichen Kronengrößen der nächsten Paarungspartner in Zusammenhang (Tab. 4.26). Als Erklärung bleiben individuell unterschiedlich wirksame Inkompatibilitätsmechanismen oder frühe Inzuchtdepression. Nach HAUSER und LOESCHKE (1995), KREBS und HANCOCK (1990), VAN TEUREN et al. (1993) und WOLFE (1993) ist die Effektivität von Sterilitätsmechanismen abhängig vom Inzuchtniveau der Eltern. Wenn die Eltern schon einen hohen Fixierungskoeffizienten aufweisen und unter Inzuchtdepression leiden, sind Sterilitätsmechanismen in der Phase der Reproduktion stärker ausgeprägt. Dabei wird unter den Nachkommen inzuchtdepressiver Pflanzen überproportional stark gegen selbstbefruchtete Embryonen selektiert (s. Kap. 2.9.2). Die Winterlinde Nr. 8 hat mit dem Fünffachen dessen vitaler Samen einen sehr hohen Hohlkornanteil und eine nach dem Ausschlußverfahren ermittelte (und damit maximal mögliche) Selbstbefruchtungsrate von nur 5 %. Die Vermutung liegt nahe, daß Winterlinde Nr. 8 unter Inzuchtdepression leidet. Die Inzuchtdepressivität der Winterlinde Nr. 8 bewirkt generell hohe Sterilität (hoher Hohlkornanteil), welche besonders nach Selbstbestäubung zum Tragen kommt (nur 5 % Selbstbefruchtung).

Damit hängt der Reproduktionserfolg und die Selbstbefruchtungsrate einer Winterlinde auf individueller Ebene von der Inzuchtdepressivität von Samen- und Pollenelter und von der effektiven Pollenwolke ab. Ist große Konkurrenz durch Fremdpollen gegeben, wird tendenziell stärker gegen Eigenpollen selektiert. Diese Selektion ist um so stärker, je höher die Inzuchtdepressivität der Eltern ausgeprägt ist. Individuelle Selbstfertilität wurde auch bei *Cassia fasciculata* (*Caesalpinaceae*) (MARTIN und LEE 1993), bei *Blandifordia grandiflora* (*Liliaceae*) (RAMSEY et al. 1993), *Eucalyptus regnans* (ELDRIDGE und GRIFFIN 1983), bei *Shorea* (MURAWSKI et al. 1994) und bei Teak (*Tectona grandis*) (FINKELDEY 1999) beobachtet.

5.7.3 Individueller Genfluß über Pollen

Eine große Krone fördert Geitonogamie und damit Selbstbefruchtung. Ein individueller Erfolg einer Winterlinde in Form der Befruchtung anderer Winterlinden, ist dagegen unabhängig von der Kronengröße (Kap. 4.9.2). Dieses spricht abermals für eine überwiegende (Fremd-) Bestäubung der Winterlinde durch Insekten, da nach Windbestäubung eine Korrelation zwischen Kronengröße (= Fertilität) und individuellem Reproduktionserfolg zu erwarten gewesen wäre. Warum die Kronengröße keinen Einfluß auf den individuellen Reproduktionserfolg bei Befruchtung anderer Populationsmitglieder hat, läßt sich nur vermuten. Entweder fliegen Insekten nach langem Aufenthalt in einer großen Krone mit Pollen voll beladen andere Linden weniger oft an. Denkbar wäre auch, daß das Insekt ab einer bestimmten Anzahl besuchter

Blüten keine weiteren Pollen mehr aufnehmen kann, so daß ab diesem Zeitpunkt ein längerer Aufenthalt nicht mit einer höheren Pollenfracht verbunden ist. Möglich ist zudem, daß der Pollen beim Besuch von Blüten anderer Bäume relativ schnell verloren geht. Im Sinne einer Sicherung des Genflusses und der Erhaltung einer Population ist dieser Umstand sicherlich von Vorteil, da auch kleinere Populationsmitglieder an der Reproduktion beteiligt sind, sehr große Winterlinden aber proportional geringer, als es ihrer Fertilität entspräche. Die Anzahl der effektiven Paarungspartner wird dadurch erhöht. Sehr kleine Winterlinden werden dagegen weniger stark von flugaktiven Insekten frequentiert und ihre Pollen werden nur in geringem Umfang zu Fremdbefruchtung führen. Dies erscheint unter evolutionären Aspekten sinnvoll, da Linden mit kleinen Kronen entweder junge oder konkurrenzschwache Populationsmitglieder repräsentieren dürften. Im letzteren Fall wäre eine Weitergabe minderwertigen Erbguts für die Population von Nachteil.

Schlußfolgerungen

Zur Reproduktionsstrategie gehört die Sicherstellung einer interspezifisch konkurrenzlosen Attraktivität für Insekten. Dies erreicht die Winterlinde durch eine synchrone Massenblüte aller Populationsmitglieder. Aus der relativ großen Anzahl der Blüten entwickelt sich jedoch auch unter günstigen Bedingungen nur ein Bruchteil (3,4 %) zu vitalen Samen. Auch bei massenblühenden Baumarten ist ein gewisser Umfang an Selbstbestäubung nicht zu vermeiden. Gegen die Eigenpollen wird bei der Winterlinde effektiv durch Inkompatibilität bzw. gegen Nachkommen aus Selbstbefruchtung durch Inzuchtdepression selektiert. Voraussetzung einer Selektion gegen Eigenpollen ist Konkurrenz durch Fremdpollen. Ist diese Konkurrenz nicht gegeben, können auch aus Selbstbefruchtung Nachkommen entstehen und ein reproduktives Alter erreichen. Aber selbst in der Reproduktionsphase können noch Sterilitätsmechanismen in Form geringer Reproduktionserfolge zum Tragen kommen.

Unter ungünstigen Witterungsbedingungen kann die Reproduktion komplett ausfallen. Kühle und nasse Witterung kann zum einem über mehrere Faktoren zu Pollenlimitation führen, zum anderen muß für das Pollenschlauchwachstum und für die Samenreife eine gewisse Temperaturgrenze überschritten werden. Während der Blüte der Winterlinde im Juni/Juli sollte die mittlere Tagesdurchschnittstemperatur nicht unter 20 °C fallen. Für die Samenreife im August/September werden Temperaturen von über 20 °C über mehrere Stunden am Tag benötigt. Da die Winterlindenpopulation Schwiegershausen in den Beobachtungsjahren nur im überdurchschnittlich warmen Sommer 1995 einen nennenswerten Samenansatz aufwies, ist zu vermuten, daß der Vorharz die Grenze des,

über sexuelle Reproduktion gesicherten, natürlichen Verbreitungsgebiets der Winterlinde darstellt (vgl. Abb. 2.1, S. 5). Die Aussagen von DENGLER (1992), die Winterlinde zeichne sich durch reichliche Fruktifikation aus, der aber nur geringer Verjüngungserfolg gegenüberstünde, und die Winterlinde reproduziere weitgehend asexuell über Ausschläge am Stammfuß oder über Stockausschlag, ist nur für die Grenzbereiche ihres Verbreitungsgebiets zutreffend. In ihrem Hauptverbreitungsgebiet dürfte einer sexuellen Reproduktion der Winterlinde nichts im Wege stehen.

5.8 Hybridisierung

Von einer spontanen Bildung von Hybriden aus Winter- und Sommerlinde wird relativ häufig berichtet (Kap. 2.11 und 4.10). Darüber, inwieweit die F₁-Hybrid-Generation zu sexueller Fortpflanzung und zur Bildung von F₂-Hybriden fähig ist, gibt es widersprüchliche Aussagen (s. Kap. 2.11). Auf den Luftbildaufnahmen sind Winter- und Hybridlinden in voller Blüte zu sehen. Von deren für die Reproduktion ausreichenden Überschneidung der Blühperioden ist auszugehen. Die Ergebnisse in Tab. 4.36 (S. 156) bestätigen eine Überlappung der Blühperioden und zeigen, daß die beiden Hybriden Nr. 116 und 137 im Stande sind, zumindest bis zum Beobachtungszeitpunkt des reifen Samens vitale Nachkommen zu bilden. Allerdings ist der Samenansatz der Hybriden nur sehr gering und der Hohlkornanteil ist im Vergleich zu Nachkommenschaften der Winterlinde sehr hoch (Kap. 2.11 und Tab. 4.36).

Als Polleneltern sind Hybriden bei der Befruchtung von Winterlinden erfolgreicher. Über das Pollenelterbestimmungsverfahren EFG 2Δ wurde nachgewiesen, daß Hybridpollen Eizellen der Winterlinde befruchtet haben. In dreizehn Fällen sind Pollen der Hybride Nr. 116 bei Winterlinden effektiv geworden, in sieben Fällen Pollen der Hybride 137. Auch im Durchschnitt der 138 Winterlinden des Bestandes Schwiegershausen sind nur 7,5 Pollen erfolgreich auf die Narben der 54 eingehend untersuchten Winterlinden transportiert worden (s. Kap. 4.9.2). Mit einem Beitrag von sieben bzw. dreizehn Pollen haben die beiden Hybriden also durchschnittlich bzw. überdurchschnittlich erfolgreich genetische Information weitergegeben. Der geringe Samenansatz der beiden untersuchten Hybriden ist damit weniger auf mangelnde Bestäubung durch geringe Überschneidung der Blühperioden von Winter- und Hybridlinden zurückzuführen. Die Bildung einer F₂-Hybridgeneration ist vermutlich aufgrund von Sterilität der Eizellen oder Inkompatibilität gegenüber Hybrid- und Winterlindenpollen nicht oder nur selten zu beobachten. Die hohen Hohlkornanteile der Hybriden deuten darauf hin.

Beim Einsatz genetischer Marker zeigt sich, daß die Winter- und die Sommerlinde an mehreren Genorten artspezifische Allele besitzen, die eine klare Diskriminierung beider Arten so-

wie die Identifizierung von Arthybriden (zumindest der F_1 -Generation) ermöglichen (Kap. 4.1.2). Die Existenz einer großen Anzahl artspezifischer Allele deutet ebenfalls auf eine stark eingeschränkte Introgression (im Gegensatz etwa zu Eichen- und Pappelarten) und somit auf eine Präsenz von Inkompatibilitätsmechanismen oder einer Sterilität der Eizellen hin.

Schlußfolgerungen

Kommen Winter- und Sommerlinde sympatrisch vor und überschneiden sich deren Blühtermine, kann es zu spontaner Hybridisierung kommen. Bei einer weitgehenden Überschneidung der Blühphasen von Winterlinde und Hybride ist die Hybride als Pollenelter der Winterlinde erfolgreich, als Samenelter ausgesprochen erfolglos. Sterilität der Eizellen und/oder Inkompatibilitäten sind vermutlich die Ursachen für den geringen Samenansatz der Hybriden. Es wurden nur wenige vital erscheinende Samen gebildet. Die Etablierung einer F_2 -Hybridgeneration über die Hybride als Samenelter ist nicht sehr wahrscheinlich, eine Produktion von F_2 -Nachkommen scheint nur über die Kombination von Hybridpollen und der Winterlinde als Samenelter möglich. Die Introgression der Winter- und Sommerlinde ist also eingeschränkt. Ebenso sprechen die vielen artspezifischen Allele der Winter- und Sommerlinde für eine begrenzte Introgression der beiden Arten.

6 Waldbauliche Konsequenzen

Reproduktionserfolg

Über geringen Fruchtansatz, hohe Hohlkornanteile und geringe Keimfähigkeit der Winterlinde wird oft berichtet (Kap. 2.9). Diese Erscheinungen sind auch in vorliegender Arbeit beobachtet worden (Kap. 2.10 und 4.9). Nach ROHMEDEK (1972) erwiesen sich im Durchschnitt langjähriger Samenprüfungen nur knapp 48 % der Samen der Winterlinde als keimfähig. Eine noch geringere Keimfähigkeit wurde bei zwei zugelassenen hessischen Erntebeständen festgestellt: Im langjährigen Mittel keimten nur 9 % bzw. 22 % der Winterlindensamen (KLEIN 1992). Als Normwert für Handelssaatgut der Winterlinde wird jedoch 80 % Keimfähigkeit der Samen vorausgesetzt (ROHMEDEK 1972). Saatguternte und Anzucht von Winterlindenpflanzgut sind also oft von nur bescheidenem Erfolg gekrönt.

Ein größerer Erfolg ließe sich durch Beachtung einiger Punkte erzielen: Generell wird ein für die Einleitung von Naturverjüngung oder für die Beerntung befriedigender Samenansatz bei der Winterlinde nur in warmen Sommern gegeben sein. Zum einen ist in warmen Sommern die Gefahr der Pollenlimitation geringer und zum anderen werden die für das Pollenschlauchwachstum und für die Samenreife benötigten Temperaturen erreicht (Kap. 5.7.2).

Es sollte vermieden werden, Winterlinden mit sehr großen und mit sehr kleinen Kronen zu beernten. Unter den Nachkommen dieser Linden sind besonders hohe Selbstbefruchtungsanteile nachgewiesen worden (Kap. 4.7.3). Diese führen zu verminderter Viabilität durch einsetzende Sterilitätsmechanismen (Kap. 5.5.3.3). Dabei ist das Ausmaß der Selbstbefruchtung in den Nachkommen großer Winterlinden von deren Entfernung zu anderen Winterlinden unabhängig. Die Nachkommen großer, im engen Paarungskontakt mit anderen Winterlinden stehender, Winterlinden zeigten ähnlich hohe Selbstbefruchtungsraten wie die Nachkommen der isoliert in der Feldmark wachsenden Winterlinden (Kap. 4.7.3). Selbst in den Nachkommenschaften der sehr großen Winterlinden war ein Fremdbefruchtungsanteil von mindestens 11 % festzustellen. Von Naturverjüngung dieser Linden kann nicht abgeraten werden, da unter natürlichen Bedingungen der Selektionsdruck verstärkt gegen inzuchtdepressive Individuen wirksam wird. Dagegen wird die Samenernte bei solchen Sameneltern ausdrücklich nicht empfohlen, da nur geringe Ausbeute zu erwarten ist und man davon auszugehen hat, daß der schwache Selektionsdruck bei der Anzucht in der Baumschule nicht effektiv genug Auslese gegen inzuchtdepressive Nachkommen induziert. Dies hätte zur Folge, daß genetisch minderwertiges Pflanzgut in Verkehr gebracht würde. Bei Begründung von Winterlindenbestän-

den mit solchem Pflanzgut ist, abhängig von den bestehenden Konkurrenzverhältnissen (je nach Umwelt, Pflanzverband und Bestandespflege), entweder mit starken Ausfällen zu rechnen und/oder mit einer Etablierung inzuchtdepressiver Individuen.

Eine Begründung von Winterlindenbeständen sollte aufgrund der effektiven Inzuchtdepressionsmechanismen generell mit großen Pflanzanzahlen erfolgen. Da in der Regel die lohnendsten, also größten Bäume für die Saatguternte ausgewählt werden, sind die festgestellten Hohlkornanteile und geringen Keimprozentage des gehandelten Saatguts nicht verwunderlich. Es wäre unrealistisch, die Empfehlung zu geben, nur mittelgroße Bäume zu beernten; es sollte aber zumindest darauf geachtet werden, möglichst viele Winterlinden zu beernten. Auch sollten die zur Ernte zugelassenen Populationen ausreichend groß sein und viele Paarungspartner zur Verfügung stehen.

Eine räumliche Trennung der Populationsmitglieder von 200 und mehr Metern dürfte keine maßgebliche Einschränkung des Paarungskontakts darstellen; der Genfluß der Winterlinde war zumindest im Beobachtungsjahr 1995 sehr effektiv (Kap. 5.6.2). Auch wenn im Falle der Population Schwiegershausen Isolation durch die Entfernung der Winterlinden zum nächsten Paarungspartner nicht festgestellt werden konnte, werden ab einem gewissen Abstand auch flugaktive Insekten den Paarungskontakt nicht mehr aufrecht erhalten können. Einzelbäume bzw. kleine Bestände sind von der Beerntung auszunehmen. Bei kleinen Reliktvorkommen ist zudem von Verwandtschaftsstrukturen und Inzuchtdepression der Eltern auszugehen, welche wiederum eine geringe Samenproduktion nach sich ziehen. Da ein hohes Alter zur Sterilität der Eizellen führt, sind auch von der Beerntung älterer Winterlinden (ca. älter 250 Jahre) überwiegend hohle Samen zu erwarten.

Eine Förderung der Insektenfauna durch erhöhte Biodiversität (z. B. Feldrand) und der gezielte Einsatz von Bienenvölkern während der Blühperiode der Winterlinde können der Pollenlimitation entgegenwirken bzw. durch einen hohen Anteil an Fremdpollen Selektion gegen Eigenpollen erhöhen.

Hybridisierung

Die vorzüglichen waldbaulichen Eigenschaften der Linden und deren hoher ökologischer Nutzen fanden in den vergangenen Jahren immer mehr Berücksichtigung und führten zu einem verstärkten Anbau dieser Gattung. Der gestiegene Bedarf an Saatgut konnte dafür aus den heimischen Saatgutbeständen nicht gedeckt werden und wurde im großen Umfang aus Osteuropa importiert (LENTFER 1979, NAMVAR und SPETHMANN 1986). Mit den in den letzten Jahren angelegten und sich in Planung befindlichen Samenplantagen soll in Zukunft ausrei-

chend Vermehrungsgut zur Verfügung stehen. Natürlich stellt sich diesbezüglich die Frage, welches Material bislang bei der Begründung der Bestände und der Samenplantagen Verwendung fand und in Zukunft verwendet wird. Sommer- und Winterlinde unterscheiden sich erheblich u. a. aufgrund ihrer Standortansprüche, ihrer Frost- und Trockenresistenz, ihres Wachstumsverhaltens, ihrer Holzeigenschaften sowie Austriebs- und Blühtermine voneinander und decken deshalb im Waldbau verschiedene Einsatzbereiche ab (EISENHUT 1957, NAMVAR und SPETHMANN 1986, SDW 1991). Die Hybride liegt bezüglich ihrer morphologischen Merkmale zwischen denen der Sommer- und der Winterlinde. Bei Begründung eines Bestandes sollten diese unterschiedlichen Eigenschaften der drei Lindenarten berücksichtigt und einwandfrei identifiziertes Pflanzgut verwendet werden. Besonders bei der Anlage einer Samenplantage ist zum Erhalt des gewünschten Saatgutes auf Artreinheit zu achten⁵. Die etwas durchlässige Introgressionsbarriere hat wegen überlappender Blühtermine in gewissem Umfang Paarungskontakt zwischen Winter- und Sommerlinde zur Folge. Da Winter- und Sommerlinde die gleiche Bestäubungsökologie besitzen und Inkompatibilitätsmechanismen nicht sehr ausgeprägt sind, können sich vitale Hybriden bilden. Eine Reproduktion zwischen den Arten sollte in Samenplantagen jedoch unbedingt vermieden werden. Zudem zeigen die Hybriden trotz ausgiebiger Blüte einen Samenansatz mit stark erhöhtem Hohlkornanteil (Kap. 5.8). Die geringe Fertilität der Hybride senkt somit die Viabilität der Gesamtpopulation. Eine spontane Bildung von Hybriden der F₁-Generation ist relativ häufig zu beobachten und unterstreicht die notwendige räumliche Trennung der Arten. Da der Genfluß bei der Winterlinde sehr effektiv ist und Pollentransportweiten von mehr als 1000 m keine Seltenheit sind (Kap. 4.8.4), sollte der Abstand entsprechend gewählt werden, um Hybridisierung zu vermei-

⁵ Im Rahmen dieser Arbeit wurde eine Elektrophoresemethodik entwickelt, die eine gesicherte Artunterscheidung über Isoenzymenmarker ermöglicht (Kap. 4.1.2 und Kap. 5.8). Diese Methodik wurde bereits von mehreren Bundesländern für den Nachweis der Artreinheit der für Samenplantagen ausgewählten Plusbäume erfolgreich eingesetzt.

den oder eine Samenplantage vor arteigener Pollenkontamination zu schützen. Ein Abstand von 2 km schließt zwar grundsätzlich Paarungskontakt nicht aus, ist vermutlich ausreichend. Der von ROHMEDER (1972) für Samenplantagen empfohlene Abstand von 300 m wird bei den effektiven Pollenvektoren der Winterlinde Pollenkontamination kaum verhindern können.

7 Zusammenfassung

Die Winterlinde (*Tilia cordata* Mill.) tritt in Waldbaumpopulationen ganz überwiegend als Mischbaumart auf. Das Vorkommen in geringer Dichte läßt einen eingeschränkten Paarungskontakt innerhalb der Lindenpopulation erwarten. Zudem wird die Übertragung des Pollens durch andere Baumarten abgeschirmt, die während der Blühperiode der Linde im Laub stehen. Es stellt sich die Frage, wie effizient die entomogame Linde durch tierische Pollenvektoren über größere Entfernungen bestäubt wird, und ob mit abnehmender Populationsdichte der Anteil der Selbstbefruchtung steigt. Bei den meisten Pflanzen ist eine Abnahme der Viabilität selbstbefruchteter Nachkommen durch einsetzende Sterilitätsmechanismen zu beobachten und auch bei der Winterlinde zu vermuten. In den Randgebieten ihres Verbreitungsgebietes ist der sexuelle Reproduktionserfolg der Winterlinde von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich und in der Regel bescheiden. Ob eine Pollenlimitation, unzureichende Pollenverbreitung und damit verbundener unzureichender Genfluß, Sterilitätsmechanismen oder andere Ursachen für die hohen Hohlkornanteile und geringen Keimprozentage verantwortlich gemacht werden können, sollte neben weiteren Aspekten des Reproduktionssystems anhand von Bestäubungsversuchen, Keimungsversuchen und einer genetischen Inventur des Altbestandes und zahlreicher Nachkommen verschiedener ontogenetischer Stadien geklärt werden.

Als Untersuchungsobjekt diente eine 138 Winterlinden und drei Hybriden umfassende, weitläufig isolierte Lindenpopulation bei Schwiegershausen, einem Dorf im westlichem Vorharz. Dabei waren die Linden sehr heterogen in einem ca. 40 ha großen, überwiegend aus Buchen bestehenden, Bestand verteilt: Teile der Lindenpopulation erreichten die Dichte eines Reinbestandes, andere, in der Feldmark stehende Linden waren über mehrere hundert Meter von anderen Populationsmitgliedern getrennt. Zwischen diesen beiden Extremen waren alle Abstufungen von Populationsdichten vorzufinden, so daß dieser Bestand optimale Voraussetzungen für die Behandlung oben genannter Fragestellungen bot.

Der Versuchsbestand in Schwiegershausen wurde während der Blühperiode der Linde mit einem zweisitzigen Ultraleichtflugzeug überflogen und aus einer Höhe von ca. 1800 m fotografiert. Über ein digitalisiertes Luftbild wurde eine Entfernungsmatrix der 141 Linden des Versuchsbestandes generiert. Bei der Zwitterigkeit der Lindenblüten war es zudem über die digitale Karte möglich, die in der Blüte stehende Kronenoberfläche in m² zu berechnen und die damit korrelierte Blühintensität bzw. männliche Fertilität der einzelnen Linden zu schät-

zen. Dabei zeigten die Auswertungen der Luftbildaufnahmen und Beobachtungen vor Ort eine weitgehend einheitliche Blühperiode aller Linden. Daher konnten grundsätzlich alle 141 Linden des Versuchsbestandes als potentielle Paarungspartner gelten.

In umfangreichen Laborarbeiten gelang für die hexaploide Winterlinde die Identifikation von zwölf Isoenzym-Genloci. Die Vererbungsanalysen zeigten, dass die Winterlinde trotz Polyploidie den Vererbungsmodus diploider Organismen aufweist (Allopolyploidie). Der Einsatz einer ausreichenden Anzahl variabler Genmarker war Voraussetzung für fast alle weiteren Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit.

Die Identifizierung der drei Hybriden (*Tilia x vulgaris*) gelang nach der genetischen Inventur des Altbestandes: Es zeigte sich, daß Sommer- und Winterlinde über artspezifische Allele verfügen, die eine Unterscheidung der beiden Arten und die Identifizierung der Hybride ermöglichen. Gerade die Identifizierung der Hybride, aber auch die Unterscheidung der beiden reinen Arten in unbelaubtem Zustand, ist nur anhand morphologischer Merkmale oft schwierig.

Neben der Identifizierung von Genorten war für die Bestimmung von Pollentransportweiten die Identifizierung von Polleneltern notwendig. Nur wenn zu dem Nachkommen eines bekannten Samenelterns ein bestimmter Pollenelter zugeordnet werden kann, ist es möglich, die Entfernung des vorausgegangenen Pollentransportes zu determinieren. Neben des Einsatzes bekannter Verfahren des eindeutigen Ausschlusses und CERVUS wurde im Rahmen dieses Projektes das Pollenelterbestimmungsverfahren EFG 2A entwickelt, welches die Entfernung, Fertilität und Wahrscheinlichkeit für einen Gametenbeitrag der potentiellen Pollenelter berücksichtigt.

Über die Bestimmung von Polleneltern können zudem auch die Anteile von Selbstbefruchtung in den Nachkommen geschätzt werden. Die verschiedenen Verfahren wurden dabei eingehend bezüglich ihrer Effizienz und Plausibilität bei der Bestimmung von Polleneltern (bzw. Pollentransportweiten) und Selbstbefruchtungsanteilen verglichen.

Die Auswertung der Bestäubungsversuche sowie die individuell sehr unterschiedlichen effektiven Pollenwolken zeigten, daß Windbestäubung im Reproduktionssystem der Winterlinde nur eine untergeordnete Rolle spielt. Dadurch wurden Angaben in der Literatur bestätigt. Windbestäubung ist zwar generell möglich, quantitativ aber zu vernachlässigen und die Transportweiten müssen hierbei als gering eingeschätzt werden. Für die bestäubungseffektive

Verbreitung von Pollen über größere Entfernungen sind bei der Linde Insekten zahlreicher Gattungen und Arten verantwortlich. Zu einer apomiktischen Reproduktion ist die Winterlinde nicht fähig.

Die genetischen Unterschiede zwischen den individuellen effektiven Pollenwolken der Winterlinden sind groß. Im Mittel haben die Pollenwolken der Samenertern 44,9 % ihrer Allele nicht gemeinsam (maximal aber 94,7 %). Die sehr unterschiedliche genetische Variation innerhalb der einzelnen Pollenwolken sowie ihre sehr unterschiedliche genetische Differenzierungen bestätigen dies. Die genetische Variation (gemessen durch δ_T) innerhalb einer Pollenwolke ist dann groß, wenn sie überwiegend mit Fremdbefruchtung im Zusammenhang steht. Hat überwiegend Selbstbefruchtung stattgefunden, kann die Variation innerhalb einer Pollenwolke dann besonders groß sein, wenn der Samenerter einen hohen Heterozygotiegrad aufweist. Eine enge Korrelation besteht zwischen der genetischen Differenzierung D_j der Pollenwolke und der Selbstbefruchtungsrate des betreffenden Samenertern, die Differenzierung einer Pollenwolke steigt mit der Selbstbefruchtungsrate des Samenertern an.

Die Selbstbefruchtungsrate sind individuell von Baum zu Baum sehr unterschiedlich und nehmen Werte von 0 % bis 89 % an. Nach dem Pollenerbestimmungsverfahren EFG 2 Δ liegt die Selbstbefruchtungsrate im Durchschnitt der Gesamtpopulation bei 30,1 %. Zumindest für den im diesem Projekt verwendeten Datensatz konnten im Vergleich mit dem Ausschlußverfahren und dem Verfahren MLTR von RITLAND (1994) über das Verfahren EFG 2 Δ die plausibelsten Werte ermittelt werden. Interessant war eine weitere Unterteilung der Gesamtpopulation in Bäume innerhalb des Bestandes und in vier isoliert in der Feldmark stehende Bäume. Für die im Bestand stehenden Linden wurde nach Verfahren EFG 2 Δ eine Selbstbefruchtungsrate von 25,1 % ermittelt, für die in der Feldmark stehenden Linden dagegen 64,8 %.

Zwischen einer erhöhten Selbstbefruchtungsrate und dem Abstand des Samenertern zu den nächsten Paarungspartnern wurde eine signifikante Korrelation nur bei den isoliert in der Feldmark stehenden Winterlinden gefunden. Weder die vier größten Winterlinden des Bestandes noch die vier in der Feldmark stehenden zeigten eine signifikante Korrelation ihrer Selbstbefruchtungsrate mit ihrem Abstand zu den nächsten Paarungspartnern, so daß von einem Einfluß einer räumlichen Isolation eigentlich nicht gesprochen werden kann. Innerhalb der eigentlichen Winterlindenpopulation zeigte sich definitiv keine Abhängigkeit von der Po-

pulationsdichte, obwohl einige Winterlinden vereinzelt und durch andere Baumarten getrennt bis zu 106 m vom nächsten Paarungspartner entfernt standen. Für die Insekten stellt die Überbrückung solcher Entfernungen offenbar keinerlei Hindernis dar, welches eine Präferenz für Selbstpaarung verursacht hätte. Die Winterlinde ist aufgrund optischer und olfaktorischer Reize sowie aufgrund des großen Nahrungsangebotes einer Baumkrone für Insekten ausreichend attraktiv, so daß diese auch weitaus größere Entfernungen zurücklegen. Es war nachzuweisen, daß die Attraktivität mit zunehmender Größe der blühenden Krone steigt. Die Selbstbefruchtungsrates ist signifikant mit der Kronengröße des Samenelters korreliert; die Insekten fliegen bevorzugt große Kronen an und halten sich lange in diesen auf, was in einem erhöhten Anteil von Selbstbefruchtung resultiert. Ebenso war ein hoher Anteil an Selbstbefruchtung in den Nachkommen sehr kleiner Winterlinden festzustellen; die kleinen Kronen sind für flugaktive Insekten offenbar nicht ausreichend attraktiv, sobald sie sich nicht in direkter Nachbarschaft mit anderen Winterlinden befinden.

Dank der großen Anzahl variabler Genloci konnten mit dem Verfahren EFG für 56 % der 3864 untersuchten Nachkommen der Pollenelter und damit eine Pollentransportweite ermittelt werden. Im Vergleich zu dem Programm CERVUS und dem eindeutigen Ausschlußverfahren lieferte das Verfahren EFG 2 Δ die geeignetsten Resultate bei der Bestimmung von Pollentransportweiten.

Bei vorsichtiger Schätzung liegt die durchschnittliche Pollentransportweite in der Gesamtpopulation Schwiegershausen bei 79 m. Betrachtet man nur die aus Fremdbefruchtung entstandenen Nachkommen, beläuft sich die durchschnittliche Transportweite auf knapp 150 m. Maximal wurden effektive Pollen über mindestens 1666 m zwischen den Populationsmitgliedern transportiert. Trotzdem bei den ermittelten Pollentransportweiten ein sog. Carry-over von Pollen involviert ist und diese daher nicht mit den Flugweiten der Insekten gleichzusetzen sind, ist der Pollentransport durch Insekten, selbst über größere Entfernungen, sehr effektiv. Auch wenn ein hoher Prozentsatz an Selbstbefruchtung zu verzeichnen ist, wird der überwiegende Teil des effektiven Pollens der Winterlinde über beträchtliche Entfernungen transportiert. Die Bestäubungsbiologie der Winterlinde ist also gut an ein zerstreutes Vorkommen im Mischbestand angepaßt.

Diese Angepaßtheit besteht auch hinsichtlich anderer Aspekte der Reproduktionsbiologie. Über Bestäubungs- und Keimungsversuche wurden bei der Winterlinde, zumindest bis zur Phase einer 4-jährigen Jungpflanze, Selbststerilität in Form von Selbstinkompatibilität und Inzuchtdepression nachgewiesen werden. Die Winterlinde kann demnach einen aufgrund ihrer

Blühbiologie hohen Anteil an Selbstbefruchtung durch Selbststerilitätsmechanismen abpuffern und so einem Anstieg der Homozygotie entgegenwirken. Während Inkompatibilitätsmechanismen Bestäubung der Eizellen mit Eigenpollen erschweren, setzt Inzuchtdepression durch die verminderte Viabilität aus Selbstbefruchtung entstandener Nachkommen Selektion gegen diese in Gang.

In dem Beobachtungsjahr 1995 entwickelten sich bei drei eingehender untersuchten Winterlinden 3,4 % der Blüten zu vitalen Samen. Aufgrund der absolut hohen Anzahl von Blüten einer Lindenkrone ist aber davon auszugehen, daß damit sexuelle Reproduktion gesichert ist. Die große Anzahl der Blüten der gesamten, weitgehend synchron blühenden, Population bewirkt offenbar konkurrenzlose Attraktivität und die Konditionierung der Insekten auf die Tracht der Winterlinde. Der relativ geringe Samenansatz kann als Teil einer im Laufe der Evolution entwickelten Strategie für die Sicherung des Genflusses gesehen werden.

In den Jahren 1996 – 1998 wurde in der Population Schwiegershausen hingegen kein oder nur ein spärlicher Samenansatz beobachtet. Beim Vergleich der Klimadaten dieser Jahre zeigte sich, daß ungünstige Witterungsverhältnisse entscheidenden Einfluß auf den Reproduktionserfolg der Winterlinde haben. Kühles und nasses Wetter reduziert die Abundanz und die Flugaktivität der Insekten und kann zu Pollenlimitation führen.

Wichtig scheint auch eine ausreichend hohe Lufttemperatur während der Blühperiode der Winterlinde zu sein. Erst ab einer Tagesdurchschnittstemperatur von 20 °C ist das Pollenschlauchwachstum ausreichend schnell, damit Pollen durch den Griffel zu den Samenanlagen gelangen und Eizellen befruchten können. Die Bildung vitaler Samen könnte auch wegen niedriger Temperaturen im August und September negativ beeinflußt worden sein; niedrige Temperaturen lassen nur unvollständige Samenreife zu.

Nicht nur zwischen den Jahren, sondern auch zwischen den einzelnen Populationsmitgliedern war der Reproduktionserfolg sehr unterschiedlich. Im Jahr 1995 variierte der Anteil an Hohlkörnern unter den Samen der Winterlinden von 0 % bis zum 90 % der keimfähigen Samen. Eine signifikante Korrelation des Hohlkornanteils mit der Bestandesdichte bzw. der Selbstbefruchtungsrate war nicht festzustellen. Auch konnten variierende Hohlkornanteile nicht immer durch unterschiedliche effektive Pollenwolken, die kleinstandörtlichen Verhältnisse oder die mit der im Alter der Winterlinde abnehmenden Fertilität der Eizellen erklärt werden. Als Ursache kommen auch individuell unterschiedliche Grade von Inzuchtdepression in der Eltern- generation in Betracht.

Im Randgebiet ihres natürlichen Verbreitungsgebietes ist bei der Winterlinde nur in überdurchschnittlich warmen Sommern mit einer, für Beerntung bzw. Einleitung einer Naturverjüngung, ausreichenden Samenproduktion zu erwarten. Die Winterlinde ist selbstfertil, besitzt aber bei Konkurrenz durch Fremdpollen über wirksame Sterilitätsmechanismen. Diese Konkurrenz durch Fremdpollen ist bei sehr großen, sehr kleinen und isoliert stehenden Winterlinden nicht gegeben. Daher ist bei diesen Bäumen von einer Beerntung von Samen und anschließender Anzucht von Pflanzen in der Baumschule abzuraten, da dieses eine Etablierung inzuchtdepressiver Nachkommen zur Folge hätte. Bei der Anlage von Samenplantagen sollte auf die gesicherte Artidentität der Plusbäume sowie auf einen mindestens 2 Kilometer umfassenden Abstand zu anderen Linden geachtet werden, da spontane Hybridisierung der Arten nicht selten und effektiver Pollentransport durch Insekten über weite Entfernungen möglich ist.

8 Summary

In forests, small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) occurs primarily as a minor mixed species. The sporadic occurrence in low density leads one to expect restricted mating-contact within small-leaved linden populations. Furthermore the transfer of pollen is hindered by other tree species, which are in full foliage during the flowering period of the small-leaved linden. The question is how efficient the entomogamic linden is pollinated by insects over larger distances and if the proportion of selfing increases with decreasing population density. In most plants a loss of viability through sterility-mechanisms is observed in selfed progeny and is assumed in small-leaved linden as well. Along the edges of the natural distribution range the reproductive-success of the small-leaved linden differs from year to year and usually is quite modest. Additional aspects of the reproduction system such pollination experiments, germination experiments and the genetic inventory of the old stand and numerous single-tree progenies in order to clarify whether a pollen-limitation, insufficient pollen distribution and hence insufficient gene-flow, sterility-mechanisms or other reasons may be held responsible for the high proportions of empty seeds and the low germination rates.

A long-ranged isolated small-leaved linden population near Schwiegershausen (a village west of the Harz mountains), composed of 138 small-leaved lindens and three hybrids, served as a study object. The small-leaved linden were distributed irregularly over a 40 ha stand consisting predominantly of beech: parts of the linden population almost reached the density of a pure stand, while other linden standing in the fields outside the stand were separated by more than several hundreds of meters from the rest of the members of the small-leaved linden population. Between these extremes, all gradations of population densities occurred, so that this stand provided optimal requirements for investigating the above-mentioned problems.

During the flowering period aerial photographs were taken of the study stand in Schwiegershausen from an altitude of 1800 m. On the basis of digitalized aerial photographs a distance matrix of the 141 lindens was generated. Since the monoecious linden has perfect flowers it was furthermore possible, on the basis of the aerial photographs, to calculate the surface of the flowering crowns in squaremeters and to estimate the correlated flowering intensity and the male fertility, respectively. The evaluation of the aerial photographs and on the ground observations in the study site showed a widely uniform flowering period of all lindens. Thus, theoretically all 141 lindens of the study stand could be considered as potential mating partners.

In extensive laboratory work the identification of twelve isozyme-gene loci was attained for the hexaploid *Tilia cordata*. The inheritance analyses showed that in spite of its polyploidy *Tilia cordata* featured the inheritance modus of diploid organisms (allopolyploidy). The use of a sufficient number of variable gene markers was required for almost all further investigations within the scope of this work.

The identification of the three hybrids (*Tilia x vulgaris*) succeeded after the genetic inventory of the old stand. Broad-leaved and small-leaved lindens possess species-specific alleles, which permit a differentiation of both species and the identification of the hybrids. The identification of the hybrids but also the differentiation of both pure species is often difficult on morphological traits alone.

In addition to the identification of gene loci it was necessary to identify the pollen parents in order to determine the pollen transport-distances. Only if it is possible to assign a pollen parent to the progeny of a specific, known, seed parent is it possible to assess the distance of the previous pollen transport. Various methods were employed to determine the pollen-parent relationship such as the known procedures "unique exclusion" and "CERVUS". In addition a further method called "EFG 2Δ" was developed, which takes the distance, fertility and the likelihood for a contribution of gametes into account.

Furthermore it is possible, via the pollen parents-determination, to estimate the proportion of selfings in the progenies. The different applications were compared in terms of efficiency and plausibility in the determination of pollen parents (pollen-transport-distances respectively) and the proportion of selfings.

The analysis of the pollination tests and the highly variable effective pollen clouds showed that wind pollination plays only a minor role; thus confirming what other references have found. Wind pollination is possible but quantitatively negligible and pollen transport distances are estimated to be very short. Numerous species of insects are responsible for an effective distribution of pollen over large distances in the small-leaved linden. Small-leaved lindens are not able to reproduce by apomixes.

Genetic differences are large between individual pollen clouds of small-leaved linden. The pollen clouds of the seed parents have on the average 44.9 % non-common alleles (with a maximum of 94.7 %). The high genetic variation within the individual pollen clouds as well

as the varying degree of their genetic differentiations substantiate this. The genetic variation (measured by δ_T) within a pollen cloud is very high if it is predominantly associated with cross-fertilization. If self-fertilization took place variation within a pollen cloud can be particularly high if the seed parents have a high degree of heterozygosity. Narrow correlation exists between the genetic differentiation D_j of the pollen cloud and the selfing rate of the concerned seed parents, the differentiation of a pollen cloud increases with the selfing rate.

Selfing-rates are very variable from tree to tree and reach values from 0 % to 89 %. According to the pollen parent determination application „EFG 2 Δ “ the selfing-rate averages 30,1 % of the total population. For the dataset applied in this study the most plausible values were acquired with „EFG 2 Δ “ in comparison to the application „MLTR“ by RITLAND (1994). Interesting was an additional separation of the total population from trees within the stand and the four trees standing isolated in the field. The selfing rate calculated with the application „EFG 2 Δ “ for the trees within the stand was 25.1 %, in contrast to 64.8 % for the lindens standing in the field.

A significant correlation between an increased selfing rate and the distance of the seed parents to their nearest mating parents could only be found for isolated small-leaved lindens in the field. Neither the four largest lindens in the stand nor the four solitary lindens in the field showed a significant correlation of their selfing rate to their distance from the next mating parents, so that one cannot speak of spatial isolation. Within the small-leaved linden population no dependence of selfing rate and population density was shown, although some small-leaved linden stood insular-like and separated by other tree species up to 106 m away from the nearest mating partner. Apparently there is no barrier for insects to bridge over such distances, which expectedly might have caused a preference for selfing. Due to optical and olfactory attractants as well as due to the abundant food supply in the crown, the small-leaved linden is sufficiently attractive to insects. It was shown that insects preferentially fly to large crowns and stay on them for a long time, this results in an increased proportion of selfing. Likewise a high proportion of selfing in the progeny of linden trees with very small crowns was assessed; apparently small crowns are not sufficiently attractive for flight-active insects, when they are not located in direct neighbourhood with other small-leaved linden.

Due to the high number of variable gene loci and with the application „EFG 2 Δ “ it was possible to assign a pollen parent for 56 % of the 3864 investigated progeny and thus a pollen

transport distance. In comparison to the program „CERVUS“ and the „unique exclusion“ application the application „EFG 2Δ“ provides the most suitable results for the determination of pollen transport distances.

A cautious estimate of the average pollen transport distance is around 79 m. If one considers only cross-fertilization, the average transport distance increases to nearly 150 m. The maximum effective pollen transport between members of the population was found to be at least over 1666 m. Nevertheless, a so called „carry-over“ of pollen is involved and these distances cannot be equated to the flight distance of insects. The pollen transport through insects is very effective even over larger distances. Even if a high percentage of selfing is registered the predominant part of effective pollen is transported over considerable distances. The pollination biology of the small-leaved linden is well adapted to a scattered occurrence in a mixed stand.

This adaptedness exists in terms of other aspects of the reproduction biology as well. On the basis of pollination- and germination-tests self-sterility in form of self-incompatibility and inbreeding depression was shown for up to the age of four years. Thus the small-leaved linden is able to buffer a flowering biology induced high proportion of selfing and counteract an increase of homozygosity through self-sterility mechanisms. While incompatibility mechanisms make pollination with the plants own pollen difficult, inbreeding depression induces selection against selfed progeny through diminished viability.

In 1995, 3.4 % of the blossom of three investigated small-leaved lindens developed into vital seeds. Due to the high number of blossoms in a linden crown one can assume that sexual reproduction is assured. The numerous blossoms of the flowering population apparently affect an unrivalled attractiveness and conditioning of the insects to the small-leaved linden. The relatively low seed set can be considered as a part of an evolutionary developed strategy for the maintenance of gene flow.

In contrast to 1995 in the years 1996 - 1998 no or only sparse seed set was observed. A comparison of the climatic data for these years showed that adverse weather conditions have a crucial influence on reproductive success of the small-leaved linden. Cool and wet weather reduce the abundance and the flying activity of the insects and can lead to pollen limitation.

A sufficient high temperature during the flowering period of the small-leaved linden seems to be important. Not until an average daily temperature of 20 °C is reached does the pollen tube grow fast enough for the pollen to fertilize the ovules. The development of vital seeds is also

influenced negatively by low temperatures in August and September; low temperatures can lead to incomplete seed maturation.

Not only between the years but also between the individual members of the population the reproductive success was very different. In 1995 the proportion of empty seeds varied between 0 % and 90 % of the vital seeds. A significant correlation between the proportion of empty seeds and the population density was not assessable. Also varying proportions of empty seeds could not be explained by different effective pollen clouds, different microsites or by reduced fertility of ovules with age of the small-leaved linden. As a possible cause different grades of inbreeding depression in the adult trees must also be considered.

Near the limits of her natural range, sufficient seed production for seed collection or the establishment of a natural regeneration can be expected only in above-average warm summers. Small-leaved linden is self-fertile but possesses efficient sterility mechanisms in competition with foreign-pollen. This competition with foreign-pollen is not given for isolated small-leaved linden. Thus, for such isolated trees seed collection for forest nurseries is not advised, because this would result in the establishment of inbred-depressive progeny. For the establishment of seed orchards one must be sure of the species identity and assure that the trees are at least 2 km from other linden trees since spontane hybridisation with other linden species can occur and the effective pollen transport by insects is possible over long distances.

9 Literaturverzeichnis

- ADAMS, W.T. 1992. Gene dispersal within forest tree populations. *New Forests* 6: 217-240
- ADAMS, W.T., GRIFFIN, A.R. and MORAN, G.F. 1992. Using paternity analysis to measure effective pollen dispersal in plant populations. *Am. Nat.* 140: 762-780
- ANDERSON, G.J. 1976. The pollination biology of *Tilia*. *Amer. J. Bot.* 63: 1203-1212
- ANDERSSON, S. 1988. Size dependent pollination efficiency in *Anchus officinale* (*Boraginaceae*): causes and consequences. *Oecologia* 76: 125-130
- ANDREW, R. 1971. Exine pattern in the pollen of British species of *Tilia*. *New. Phytol.* 70: 683-686
- ANONYMUS 1979. Zur forstlichen Bedeutung der Linden. *Allgemeine Forstzeitschrift* 34: 833-835
- ARROYO, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal-pollinated tropical angiosperms: A stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25: 543-548
- ASHTON, P.S. 1984. Biosystematics of tropical woody plants: a problem of rare species: In: GRANT, W.F. (ed.). *Plant Systematics*. Academic Press, New York
- BARRETT, S.C.H. and HELENURM, K. 1987. The reproductive biology of forest herbs. I. Breeding systems and pollination. *Can. J. Bot.* 65: 2036-2046
- BARRETT, S.C.H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. In: DOUST, J.L. and DOUST, L.L. *Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies*. New York, Oxford: Oxford University Press
- BARTELS, H 1983. *Bedecktsamer - Material zur Vorlesung Dendrologie*. Forstbotanisches Institut der Universität Göttingen.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92
- BAWA, K.S., PERRY, D.R. and BEACH, J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer. J. Bot.* 72: 331-345

- BELL, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 224: 223-265
- BEUTLER, R. 1930. Biologisch-chemische Untersuchungen am Nektar der Immenblumen. *Z. vergl. Physiol.* 12: 72-176
- BOINSKA, U. and CHMIELEWSKA, A. 1977. Charakterystyka biometryczna *Tilia cordata* MILL. i *T. platyphyllos* SCOP. oraz ich mieszańców w rezerwacie Ostrów k. Pszczolczyna w woj. bydgoskim. *Fragm. Florist. Geob.* 23: 45-56
- BOSHIER, D.H., CHASE, M.R. and BAWA, K.S. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (*Boraginaceae*). A neotropical tree. 3. Gene flow, neighborhood, and population substructure. *Amer. J. Bot.* 82: 484-490
- BOTHA, M.L. and WHITEHEAD, C.S. 1992. The effect of polyamines in ethylene synthesis during normal and pollination-induced senescence of *Petunia hybrida* L. flowers. *Planta* 188: 478-483
- BRITAIN, W.H. 1935. Studies in bee activity during bloom. *J. Econ. Entomol.* 28: 553-559
- BROTSCHOL, J.V, ROBERDS, J.H. and NAMKOONG, G. 1986. Allozyme variation among North Carolina populations of *Liriodendron tulipifera* L. *Silvae Genetica* 35: 131-138
- BROYLES, S.B. and WYATT, R. 1995. A reexamination of the pollen-donation hypothesis in an experimental population of *Asclepias exaltata*. *Evolution* 49: 89-99
- BURD, M. 1994. A probabilistic analysis of pollinator behavior and seed production in *Lobelia deckenii*. *Ecology* 75: 1635-1646
- CALZONI, G.L. and SPERANZA, A. 1998. Insect controlled pollination in Japanese plum (*Prunus salicina* LINDL.). *Scientia Horticulturae* 72: 227-237
- CASILDA, A., MUNOZ, F. and GOMEZ, P. 1994. Pollination of Japanese plum. *Vida Apicola* No. 65: 30-37
- CHAKRABORTY, R., MEAGHER, T.R. and SMOUSE, P.E. 1988. Parentage analysis with genetic markers in natural populations. I. The expected proportion of offspring with unambiguous paternity. *Genetics* 118: 527-536
- CHARLESWORTH, D. and CHARLESWORTH, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 237-268

- CHARLESWORTH, B., MORGAN, M.T. and CHARLESWORTH, D. 1991. Multilocus models of inbreeding depression with synergetic selection and partial self-fertilization. *Genet. Res., Camb.* 57: 177-194
- CHARNOV, E.L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 76: 2480-2484
- CHASE, M.R., MOLLER, C., KESSELI, R. and BAWA, K.S. 1996. Distant gene flow in tropical trees. *Nature* Vol. 383: 398-399
- CHOI, S.Y. 1987. Foraging activity of honeybees during the flowering of basswood (*Tilia kiusiana*). *Korean Journal of Apiculture* 2 (2): 21-29
- CHUNG, Y.H. and KIM, K.J. 1984. Flowering process and pollination mechanism of genus *Tilia*. *Korean Journal of Botany* 27 (3): 107-127
- COLLEVATTI, R.G., AMARAL, M.E.C. and LOPES, F.S. 1998. Role of pollinators in seed set and a test of pollen limitation hypothesis in the tropical weed *Triumfetta semitriloba* (*Tiliaceae*). *Revista de Biologia Tropical* 1997, publ. 1998 45: 1401-1407
- CORBET, S.A., UNWIN, D.M. and PRYS-JONES, O. E. 1979. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecological Entomology* 4: 9-22
- CRAWLEY, M.J. 1997. Sex. In: CRAWLEY, M.J. (ed.) *Plant Ecology*. 2nd ed.: 156-213. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- CRESSWELL, J.E. and ROBERTSON, A.W. 1994. Discrimination by pollen-collecting bumblebees among differentially rewarding flowers of an alpine wild flower, *Campanula rotundifolia* (*Campanulaceae*). *Oikos* 59: 304-308
- CRUDEN 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46
- CZUBACKI, W. 1996. Niektóre szczegoly biologii kwitnienia i nektarowania lip (*Tilia platyphyllos* SCOP. i *Tilia cordata* MILL.). *Pszczelnicze-Zeszyty-Naukowe* 40: 15-26
- DARWIN, C 1862. *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilized by Insects*. Murray, London

- DAWSON, I.K., WAUGH, R., SIMONS, A.J. and POWELL, W. 1997. Simple sequence repeats provide a direct estimate of pollen-mediated gene dispersal in the tropical tree *Gliricidia sepium*. *Molecular Ecology* 6: 179-183
- DE JONG, T.J., WASER, N.M., PRICE, M.V., and RING, R.M. 1992. Plant size, geitonogamy and seed set in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 89: 310-315
- DENGLER, A. 1992. *Waldbau auf ökologischer Grundlage. Bd. 2: Der Wald als Vegetationsform und seine Bedeutung für den Menschen*. 6. Auflage von RÖHRIG, E. und BARTSCH, N. Verlag Paul Parey. Hamburg und Berlin
- DEVLIN, B., ROEDER, K. and ELLSTRAND, N.C. 1988. Fractional paternity assignment: theoretical development and comparison to other methods. *Theoretical and Applied Genetics* 76: 369-380
- DUDASH, M.R. 1990. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (*Gentianaceae*): A comparison in three environments. *Evolution* 44: 1129-1139
- ECKERT, C.D. and BARRETT, S.C.H. 1994. Post-pollination mechanisms and the maintenance of outcrossing in self-compatible, tristylous, *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*). *Heredity* 72: 396-411
- ECKERT, C.D., WINSTON, M.L. and YDENBERG, R.C. 1994. The relationship between population size, amount of brood, and individual foraging behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Oecologia* 97: 248-255
- EISENHUT, G. 1957: *Blühen, Früchten und Keimen in der Gattung Tilia*. Dissertation, Universität München.
- ELDRIDGE, K.G. and GRIFFIN, A.R. 1983. Selfing effects in *Eucalyptus regnans*. *Silvae Genetica* 32: 216-221
- ELLSTRAND, N.C. 1992. Gene flow by pollen-implications for plant conservation genetics. *Oikos* 63: 77-86
- ENGLER, V. 1909: *Monographie der Gattung Tilia*. Dissertation, Universität Breslau.
- ENGLUND, R. 1993. Movement patterns of *Cetonia* beetles (*Scarabaeidae*) among flowering *Viburnum opulus* (*Caprifoliaceae*). *Oecologia* 94: 295-302

- FERRAZZI, P. 1996. *Apis mellifera* L. foraging activity on *Tilia* spp. and pollen content of lime honeys. *Apicoltore Moderno* 87: 169-174
- FINKELDEY, R. 1997. *Grundlagen der Forstgenetik in den Tropen und Suptropen*. Univ. Göttingen. Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung.
- FINKELDEY, R. 1999. *Genetische Untersuchungen zur Reproduktion von Teak (Tectona grandis L.f.) in Thailand*. Habilitationsschrift, Univ. Göttingen.
- FRANKIE, G.W., OPLER, P.A. and BAWA, K.S. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: Implications for outcrossing of neotropical forest tree species. *J. of Ecology* 64: 1049-1057
- FRANKIE, G.W. and HABER, W.A. 1983. Why bees move among mass-flowering neotropical trees. In: JONES, C.E. and LITTLE, R.J. (eds.): *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Scientific and academic editions. New York etc.
- FREE, J.B. and DURRANT, A.J. 1966. The transport of pollen by honeybee from one foraging trip to the next. *J. Hort. Sci.* 41: 87-89
- FREE, J.B. 1970. *Insect Pollination of Crops*. Academic Press. London and New York
- FREE, J.B. and WILLIAMS, I.H. 1972. The transport of pollen on the body hairs of honeybees (*Apis mellifera* L.) and bumblebees (*Bombus spp.* L.). *J. Appl. Ecol.* 9: 609-615
- FROMM, M. 1999. Artbestimmung von Winterlinde, Sommerlinde und der Arthybride. *AFZ/Der Wald* 5: 244-246
- GILL, D.E. 1986. Individual plants as genetic mosaics: ecological organisms versus evolutionary individuals. In: CRAWLEY, M.J. (ed.). *Plant Ecology*: 156-213. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- GILL, D.E. 1989. Fruiting failure, pollinator inefficiency, and speciation in orchids. In: OTTE, D. and ENDLER, J.A. (eds.). *Speciation and its Consequences*: 458-481, Sinauer, Sunderland, Massachusetts
- GILLET, E. 1994. *GSED – Genetic Structures from Electrophoresis Data*. User's Manual. Göttingen. www.uni-forst.gwdg.de/forst/fg/software/htm
- GILLET, E. 1997: Maximum likelihood estimators of the gametic contributions to single-plant progenies. *Biometrics* 53: 504-523.
- GILLET, E. and HATTEMER, H. H. 1989. Genetic analysis of isoenzyme phenotypes using single tree progenies. *Heredity* 63: 135-141.

- GINSBERG, H. 1986. Honey bee orientation behaviour and the influence of flower distribution on foraging movements. *Ecol. Entom.* 11: 173-179
- GIURFA, M. and NÚÑEZ, J.A. 1992. Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia* 89: 113-117
- GODLEY, E.J. and SMITH, D. H. 1981. Breeding systems in New Zealand plants 5. *Pseudowintera colorata* (Winteraceae). *N. Z. J. Bot.* 19: 151-156
- GODT, M.J. and HAMRICK, J.L. 1993. Patterns and levels of pollen-mediated gene flow in *Lathyrus latifolius*. *Evolution* 47: 98-110
- GREGORIUS, H. R. 1974. Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. *Silvae Genetica* 23: 22-27
- GREGORIUS, H. R. 1978. The concept of diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Mathem. Biosciences* 41: 253-271
- GREGORIUS, H. R. 1985. Measurement of genetic differentiation in plant populations. In: *Population Genetics in Forestry. Lecture Notes in Biomathematics* No. 60. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, S. 276-285
- GREGORIUS, H. R. 1987. The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. *Theor. and Appl. Genetics* 76: 947-951
- GRIFFIN, A.R. and COTTERILL, P.P. 1988. Genetic variation in growth of outcrossed, selfed and open-pollinated progenies of *Eucalyptus regnans* and some implications for breeding strategy. *Silvae Genetica* 37: 124-130
- GUI TAN, J. 1993. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *Amer. J. Bot.* 80: 1305-1309
- GUI TAN, J., GUI TAN, P. and SANCHEZ, J.M. 1993. Reproductive biology of two *Prunus* species (Rosaceae) in the Northwest Iberian Peninsula. *Pl. Syst. Evol.* 185: 153-165
- HABER, W.A. and FRANKIE, G.W. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 63: 1740-1750
- HAGERUP, O. 1951. Pollination in the Faroes – in spite of rain and poverty in insects. *Kon. Danske Viden. Selskap Biol. Medd.* 18: 1-18
- HAMRICK, J.L. and MURAWSKI, D.A. 1990. The breeding structure of tropical tree populations. *Pl. Sp. Biol.* 5: 157-165

- HARAGSIM, O. 1976. Nektarodarnost nejrozsiřenejsich druhu lip v CSR. *Vedecke Prace Vyzkumneho Ustavu Vcelarskeho v Dole u Libic.* 7-9: 9-18
- HARDNER, C.M. and POTTS, B.M. 1995. Inbreeding depression and changes in variation after selfing in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus*. *Silvae Genetica* 44: 46-54
- HARDNER, C.M. VAILLANCOURT, R.E. and POTTS, B.M. 1996. Stand density influences outcrossing rate and growth of open-pollinated families of *Eucalyptus globulus*. *Silvae Genetica* 45: 226-228
- HARTUNG, J. 1989. *Statistik - Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik.* 7. Aufl. Oldenbourg Verlag
- HATTEMER, H.H., BERGMANN, F. und ZIEHE, M. 1993. *Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft.* J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main
- HATTEMER, H.H., ZIEHE, M., FINKELDEY, R. and FROMM, M. 2001. Genetic diversity and differentiation of individual effective pollen clouds in trees. im Druck
- HAUSER, T.P. and LOESCHKE, V. 1995. Inbreeding depression in *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae): effects of different levels of inbreeding. *J. Evol. Biol.* 8: 589-600
- HEARD, T.A., VITHANAGE, V. and CHACKO, E.K. 1990. Pollination biology of cashew in the Northern Territory of Australia. *Austr. J. Agric. Res.* 41: 1101-1114
- HEDKTE, C. 1996. Pollen sources of *Apis mellifera* and three *Bombus* species. *Pszczelnicze-Zeszyty-Naukowe* 40 (2): 255-256
- HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 139-170
- HEINRICH, B. 1983. Insect foraging energetics. In: JONES, E.C. and LITTLE, R.J. (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology.* Scientific and Academic Editions, New York
- HESLOP-HARRISON, Y. 1975. Incompatibility and the pollen-stigma interaction. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26: 403-425
- HESLOP-HARRISON, Y. and SHIVANNA, K.R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. *Ann. Bot.* 41: 1233-1258
- HESSE, M. 1979. Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomo- und anemophilen Angiospermen: *Salicaceae*, *Tiliaceae* und *Ericaceae*. *Flora* 168: 540-557

- HESSING, M.B. 1988. Geitonogamous pollination and its consequences in *Geranium caespitosum*. *Amer. J. Bot.* 75: 1324-1333
- HESMER 1933. Die natürliche Bestockung und die Waldentwicklung auf verschiedenartigen märkischen Standorten. *Z. f. Forst- u. Jagdwesen*. Sonderdruck
- HEß, D. 1983. *Die Blüte*. Verlag Eugen Ulmer.
- HOCKER, R. 1979. Die Winterlinde im Kottenforst. *Allgemeine Forstzeitschrift* 31: 842-844
- HODGES, S.A. 1995. The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *Amer. J. Bot.* 82: 197-204
- HOLSINGER, K.E. and THOMSON, J.D. 1994. Pollen discounting in *Erythronium grandiflorum*: Mass-action estimates from pollen transfer dynamics. *Amer. Nat.* Vol. 144: 799-812
- HOPPER, S.D. 1980. Pollination of the rain-forest tree *Syzigium tierneyanum* (Myrtaceae) at Kuranda, Northern Queensland. *Austr. J. Bot.* 28: 223-237
- HOUSE, S.M. 1993. Pollination success in a population of dioecious rain forest trees. *Oecologia* 96: 555-561
- HOUSTON, D.B. and JOEHLIN, K.A. 1989. Are pollination bags needed for controlled pollination programs with yellow poplar? *Silvae Genetica* 38: 137-140
- HURYN, V.M.B. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *Quart. Rev. Biol.* 72: 275-297
- ISHIDA, K. and NAGASAKA, K. 1997. Pollination biology of entomophilous tree species in a deciduous broad-leaved forest in northern Japan. *Annual Report of the Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Product Research Institute* No. 1996: 37-40
- IVEY, C.T. and WYATT, R. 1999. Family outcrossing rates and neighborhood floral density in natural populations of swamp milkweed (*Asclepias incarnata*): potential statistical artefacts. *Theor. Appl. Genet.* 98: 1963-1971
- IWASA, Y., DE JONG, T.J. and KLINKHAMMER, P.G.L. 1995. Why pollinators visit only a fraction of the open flowers on a plant. *J. Evol. Biol.* 8: 439-453
- JANZEN, D. H. 1971. Euglossine bees as long distance pollinators for tropical palms. *Science* 171: 203-205
- JAY, S.C. 1986. Spatial management of honey bees on crops. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 49-65

- JOHNSTON, M.O. 1992. Effects of cross and self-fertilization on progeny fitness in *Lobelia cardinalis* and *L. silphilitica*. *Evolution* 46: 688-702
- KARRON, J.D., TUCKER, R., THUMSER, N. N. and REINARTZ, J.A. 1995. Comparisons of pollinator flight movements and gene dispersal patterns in *Mimulus ringens*. *Heredity* 75: 612-617
- KATO, E. and HIURA, T. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (*Styracaceae*): the effect of light availability, display size, and local floral density. *Amer. J. Bot.* 86: 495-501
- KEIPER, J. 1916. Die Linde im Pfälzerwald und in den übrigen Waldgebieten der Pfalz. *Forstw. Cbl.* 38: 223-369
- KENNINGTON, W.J. and JAMES, S.H. 1997. The effect of small population size on the mating system of a rare clonal mallee, *Eucalyptus argatifolia* (*Myrtaceae*). *Heredity* 78: 252-260
- KEYS, R.N., BUCHMANN, S.L. and SMITH, S.E. 1995. Pollination effectiveness and pollination efficiency of insects foraging *Prosopis velutina* in South-eastern Arizona. *Journal of Applied Ecology* 32: 519-527
- KLEBER, E. 1935. Hat das Zeitgedächtnis der Bienen eine biologische Bedeutung? *Z. vergl. Physiol.* 22: 221-262
- KLEIN, W. 1992. *Untersuchungen des Reproduktionsverhaltens der Winterlinde (Tilia cordata MILL.)*. Diplomarbeit am Forstwissenschaftlichen Fachbereich der Universität Göttingen.
- KLEIN, W. und ROLOFF, A. 1993. Geringere Fruktifikation bei der Winterlinde. *Allgemeine Forstzeitschrift* 18: 943-946
- KLINKHAMMER, P.G.L., DE JONG, T.J. and DE BRUYN, G.J. 1989. Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54: 201-204
- KLINKHAMMER, P.G.L. and DE JONG, T.J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (*Boraginaceae*). *Oikos* 57: 399-405
- KLINKHAMMER, P.G.L. and DE JONG, T.J. 1993. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. *Oikos* 66: 180-184
- KLINKHAMMER, P.G.L., DE JONG, T.J. and METZ, J.A.J. 1994. Why plants can be too attractive – a discussion of measures to estimate male fitness. *Journal of Ecology* 82: 191-194
- KNOLL, F. 1932. Über die Fernverbreitung des Blütenstaubes. *Forsch.-Fortschr.* 8: 301-302

- KNUTH, P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie* (Band II). Leipzig.
- KOHLERMANN, L. 1950. Untersuchungen über die Windverbreitung der Früchte und Samen mitteleuropäischer Waldbäume. *Forstw. Cbl.* 69: 606-624
- KOLTZENBURG, C. 1973. Aufkommen und Verwendung von Buntlaubhölzern in der BRD. Teil I. Einschlag und Außenhandel. *Forstarchiv* 44: 193-199
- KOSS, H. 1982. Verbreitung, ökologische Ansprüche und waldbauliche Verwendung der Winterlinde (*Tilia cordata* MILL.). *Der Forst- und Holzwirt* 37: 381-385
- KRAUSS, S.L. 1994. Restricted gene flow within the morphologically complex species *Persea mollis* (Proteaceae): contrasting evidence from the mating system and pollen dispersal. *Heredity* 73: 142-154
- KREBS, S.L. and HANCOCK, J.F. 1990. Early-acting inbreeding depression and reproductive success in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L. *Theor. Appl. Genet.* 79: 825-832
- KRÜSSMANN, G. 1978. *Handbuch der Laubgehölze III*. Verlag Paul Parey. Berlin, Hamburg
- KUGLER, H. 1970. *Blütenökologie*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, New York
- LALONDE, R.G. and ROITBERG, B.D. 1994. Mating system, life-history, and reproduction in Canada thistle (*Cirsium arvense*: Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 81: 21-28
- LANDE, R. and SCHEMSKE, D.W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39: 24-40
- LANGRIDGE, D.F. and GOODMAN, R.D. 1985. Honeybee pollination of Japanese plums (*Prunus salicina* LINDL. cv. Satsuma) in the Goulburn Valley, Victoria. *Austr. J. Exper. Agricult.* 25: 227-230
- LENTFER, 1979: Die Lindenanzucht aus der Sicht der Forstsaamen- und Baumschulbetriebe. *Allgemeine Forstzeitschrift* 34: 840.
- LINHART, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *Amer. Nat.* 107: 511-523
- LINHART, Y.B., BUSBY, W.H., BEACH, J.H. and FEINSINGER, P. 1987. Forager behavior, pollen dispersal, and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. *Evolution* 41: 679-682

- LLOYD, D.G. and WEBB, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *N. Z. J. Bot.* 25
- LLOYD, D.G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *Int. J. Plant Sci.* 153: 370-380
- LOVELESS, M.D., HAMRICK, J.D. and FOSTER, R.B. 1998. Population structure and mating system in *Tachigali versicolor*, a monocarpic neotropical tree. *Heredity* 81: 134-143
- MARSHALL, D.L. and ELLSTRAND, N.C. 1988. Effective mate choice in wild radish: Evidence for selective seed abortion and its mechanism. *Am. Nat.* 131: 736-759
- MARSHALL, T.C., SLATE, J., KRUIK, L.E.B. and PEMBERTON, J.M. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7: 639-655
- MARTIN, M.E. and LEE, T.D. 1993. Self-pollination and resource availability affect ovule abortion in *Cassia fasciculata* (Caesalpinaceae). *Oecologia* 94: 503-509
- MAURER, W.D. und TABEL, U. 1995a. Erhaltung forstlicher Genressourcen in Rheinland-Pfalz. *Allgemeine Forstzeitschrift* 2: 102-105.
- MAURER, W.D. und TABEL, U. 1995b. Conservation of genetic resources of *Tilia* tree species in Rheinland-Pfalz Germany. In: Ph. BARADAT, W.T. ADAMS & G. MÜLLER-STARCK (Hsg.). *Population Genetics of Forest Trees*, SPB Academic Publishing: S.421-426
- MAURER, W.D. und TABEL, U. 1995c. A methodical study to improve the isozyme analysis for identification of clones of *Tilia*. *Silvae Genetica* 44: 351-356.
- MEAGHER, T.R. 1986. Analysis of paternity within natural population of *Chamaelirium luteum*. 1. Identification of most-likely parents. *Am. Nat.* 128: 199-215
- MEDAN, D. 1994. Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in southern Spain. *Pl. Syst. Evol.* 193: 173-186
- MEUSEL, H. 1978. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Karten. Band II.* Gustav Fischer Verlag Jena
- MORAN, G.F. and BELL, J.C. 1993. *Eucalyptus*. In TANKSLEY, S.D. and ORTON, T.J. (eds.): *Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part B.* Elsevier, Amsterdam: 423-441.
- MORSE, D. H. 1994. The role of self-pollen in the female reproductive success of common milkweed (*Asclepias syriaca*: Asclepiadaceae). *Am. J. Bot.* 81: 322-330

- MÜLLER [-STARCK], G. 1977. Cross-fertilization in a conifer stand inferred from enzyme gene markers in seeds. *Silvae Genetica* 26, 223-226
- MÜLLER[-STARCK], G. und STARKE, R. 1993. Inheritance of isoenzymes in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Heredity* 84: 291-196
- MURAWSKI, D.A. and HAMRICK, J.L. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174
- MURAWSKI, D.A. and HAMRICK, J.L. 1992. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. *Biotropica* 24: 99-101: 23
- MURAWSKI, D.A., DAYANANDAN, B. and BAWA, K.S. 1994. Outcrossing rates of two endemic *Shorea* species from Sri Lankan tropical rain forests. *Biotropica* 26: 23-29
- NAMVAR, K. und SPETHMANN, W. 1986. Die heimischen Waldbaumarten der Gattung „*Tilia*“ (Linde). *Allgemeine Forstzeitschrift* 41: 42-45
- NASON, J.D. and HAMRICK, J.L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Heredity* 88: 264-276
- NILSSON, L.A., RABAKONANDRIANINA, E. and PETTERSSON, B. 1992. Exact tracking of pollen transfer and mating in plants. *Nature* Vol 360: 666-668
- PACINI, E. and FRANCHI, G.G. 1982. Germination of pollen inside anthers of some non-cleistogamous species. *Caryologia* 35: 205-215
- PETANIDOU, T., DENNIJS, J.C.M. and OOSTERMEIJER, J.G.B. 1995. Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 55-74
- PERCY, D.M. and CRONK, Q.C.B. 1997. Conservation in relation to mating system in *Nesohe-dyotis arboea* (*Rubiaceae*), a rare endemic tree from St. Helena. *Biol. Conserv.* 80: 135-145
- PIGOTT, C.D. 1969. The status of *Tilia cordata* and *T. platyphyllos* on the Derbyshire limestone. *J. Ecology* 57: 491-504
- PIGOTT, C.D. 1981. Nature of seed sterility and natural regeneration of *Tilia cordata* near its northern limit in Finland. *Ann. Bot. Fennici* 18: 255-263
- PIGOTT, C.D. 1991: Biological flora of the British Isles. *Tilia cordata* Miller. *Journal of Ecology* 79: 1147-1207.

- PIGOTT, C.D. and HUNTLEY, J.P. 1978. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. I. Distribution in north-west England. *New Phytol.* 81: 429-441
- PIGOTT, C.D. and HUNTLEY, J.P. 1980. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. II. History in north-west England. *New Phytol.* 84: 145-164
- PIGOTT, C.D. and HUNTLEY, J.P. 1981. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. III. Nature and causes of seed sterility. *New Phytol.* 87: 817-839
- PLEASANTS, J.M. 1991. Evidence of short-distance dispersal of pollinia in *Asclepias syriaca* L. *Funct. Ecol.* 5: 75-82
- PLOWRIGHT, R.C. and GALEN, C. 1985. Landmarks or obstacles: the effects of spatial heterogeneity on bumble bee foraging behaviour. *Oikos* 44: 459-464
- POHL, F. 1929a. Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens I. *Beih. Bot. Cbl.* 46 I: 247-285
- POHL, F. 1929b. Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. *Beih. Bot. Cbl.* 46 I: 286-305
- POHL, F. 1936. Die Pollenerzeugung der Windblütler. *Beih. Bot. Cbl.* 56/A: 365-470
- POCKBERGER, J. 1963. Die Linden. Ein Beitrag zur Bereicherung des mitteleuropäischen Waldbildes. *Cbl. ges. Forstwes.* 80: 99-123
- PROCTOR, H.C. and YEO 1973. *The Pollination of Flowers*. Taplinger, New York
- PUCHNER, H. 1922. Die verzögerte Keimung von Baumsämereien. *Forstw. Cbl.* 66: 445-455
- PYKE, G.H. 1978. Optimal foraging: Movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theor. Popul. Biol.* 13: 72-98
- PYKE, G.H. and WASER, N.M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeaters flowers. *Biotropica* 13: 260-270
- PYKE, G.H. 1982. Foraging in bumblebees: rule of departure from an inflorescence. *Can. J. Zool.* 60: 417-428

- RAMIREZ, N. and SERES, A. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Pl. Syst. Evol.* 190: 129-142
- RAMSEY, M., PRAKASH, N. and CAIRNS, S. 1993. Breeding systems of disjunct populations of christmas bells (*Blandfordia grandiflora* R. BR., *Liliaceae*): Variation in self-fertility and an ovular mechanism regulating self-fertilisation. *Aust. J. Bot.* 41: 35-47
- RATHKE, B. and REAL, L. 1993. Autogamy and inbreeding depression in mountain laurel, *Kalmia latifolia* (*Ericaceae*). *Amer. J. Bot.* 80: 143-146
- REDDY, E.U.B. 1987. Under-pollination: a major constraint of cashewnut production. *Proceedings of the Indian National Science Academy* 53: 249-251
- REMPE, H. 1937. Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubes durch Luftströmungen. *Planta* 27: 93-147
- RICK, C.M. 1966. Some plant-animal relations in the Galápagos Islands. In: BOWMANN, R.I. (ed.). *The Galápagos Islands*. Univ. Calif. Press, Berkeley
- RITLAND, K. and JAIN, S. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent gene loci. *Heredity* 47: 35-52
- RITLAND, K. 1994. *Multilocus Mating System Program (MLTR version 1.1)*. Department of Botany, University of Toronto
- ROBERTSON, A.W. and MCNAIR M.R. 1995. The effects of floral display size on pollinator service to individual flowers of *Myosotis* and *Mimulus*. *Oikos* 72: 106-114
- RÖHRIG, E. 1967. Wachstum junger Laubholzpflanzen bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen. *AFJZ* 138: 224-239
- ROHMEDER, E. 1972. *Das Saatgut in der Forstwirtschaft*. Verlag Paul Parey. Berlin, Hamburg
- ROUTLEDGE, R. D. 1979. Diversity indices: Which ones are admissible? *J. Theor. Biol.* 76: 503-515
- RÜHL, A. 1968. Lindenmischwälder im südlichen Nordwestdeutschland. *AFJZ* 139: 118-130
- SACCHI, C.F. and PRICE, P.W. 1988. Pollination of the Arroyo willow, *Salix lasiolepis*: Role of insects and wind. *Amer. J. Bot.* 75: 1387-1393
- SACHSSE, H und SCHWAER, W. 1991. Holzeigenschaften der Winterlinde (*Tilia cordata* MILL.). *Holz als Roh- und Werkstoff* 49: 423-427.

- SCHELLER, H. 1972: Die Linden in Gärten und Parks des unteren Maingebietes. *Mitteil. Deutsch. Dendrol. Ges.* 65: 7-42
- SCHEMSKE, D.W. 1983. Breeding system and habitat effects on fitness components in three neotropical *Costus* (*Zingiberaceae*). *Evolution* 37: 523-539
- SCHMITT, J. 1980. Pollinator foraging behaviour and gene dispersal in *Senecio* (*Compositae*). *Evolution* 34: 934-943
- SCHWAPPACH 1929. *Ertragstabellen der wichtigeren Holzarten*. Neudamm: Neumann.
- SDW - SCHUTZGEMEINSCHAFT DEUTSCHER WALD 1991. Die Linden. *Unser Wald* 43: 19-22
- SEDGLEY, M. and GRIFFIN, A.R. (1989). *Sexual Reproduction of Tree Crops*. Academic press. London, etc.
- SEELEY, T.D. 1997. *Honigbienen. Im Mikrokosmos des Bienenstockes*. Birkhäuser Verlag. Basel, Boston, Berlin.
- SIEPENKÖTTER, B. 1987. *Markt und Verwendung des Lindenholzes*. Diplomarbeit an der Fachhochschule Hildesheim/Holzminde, Fachbereich Forstwirtschaft in Göttingen.
- SNOW, A 1994. Postpollination selection and male fitness in plants. *Amer. Nat.* Vol. 144, Suppl.: 69-83
- STACY, E.A., HAMRICK, J.L., NASON, J.D., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. and CONDIT, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *Amer. Naturalist* 148: 275-298
- STANTON, M.L., YOUNG, H.J., ELLSTRAND, N.C. and CLEGG, J.M. 1991. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution* 45: 268-280
- STANTON, M.L., ASHMAN, T.L., GALLOWAY, F.G. and YOUNG, H.J. 1992. Estimating male fitness of plants in natural populations. In: WYATT, R. (ed.). *Ecology and Evolution of Plant Reproduction: New Approaches*. Chapman and Hall, New York
- STEINER, W. 1992. Inkompatibilitätssysteme bei Pflanzen und ihre populationsgenetischen Bedeutung. *Göttingen Research Notes in Forest Genetics* 12
- STEPHENSON, A.G. 1982. When does outcrossing occur in mass-flowering plants? *Evolution* 36: 762-767

- STEPHENSON, A.G. and WINSOR, J.A. 1986. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40: 453-458
- STOTT, K.G. 1972. Pollen germination and pollen-tube characteristics in a range of apple cultivars. *J. Hortic. Sci.* 47: 191-198
- STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H., SCHIMPER, A.F.W. 1991. *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, New York
- SUN, M., WONG, K.C. and LEE, J.S.Y. 1998. Reproductive biology and population genetic structure of *Kandelia candel* (*Rhizophoraceae*), a viviparous mangrove species. *Amer. J. Bot.* 85: 1631-1637
- SURLES, S.E., HAMRICK, J.L. and BONGARTEN, B.C. 1990. Mating Systems in open-pollinated families of black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Silvae Genetica* 39: 35-40
- TALAVERA, S., GIBBS, P.E. and HERRERA, J. 1993. Reproductive biology of *Cistus ladanifer* (*Cistaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 186: 123-134
- THOMSON, J.D. and PLOWRIGHT, R.C. 1980. Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecologia* 46: 68-74
- THOMSON, J.D., PRICE, M.V., WASER, N.M. and STRATTON, D.A. 1986. Comparative studies of pollen and fluorescent dye transport by bumblebees visiting *Erythronium grandiflorum*. *Oecologia* 69: 561-566
- TYBIRK, K. 1993. Pollination, breeding system and seed abortion in some African acacias. *Bot. J. Linn. Soc.* 112: 107-137
- USHIMARU, A. and KIKUZAWA, K. 1999. Variation of breeding system, floral rewards, and reproductive success in clonal *Calystegia* species (*Convolvulaceae*). *Amer. J. Bot.* 86: 436-446.
- VAN TEUREN, R., BIJSMAN, R., OUBORG, N.J. and VAN DELDEN, W. 1993. The significance of genetic erosion in the process of extinction. IV. Inbreeding depression and heterosis effects caused by selfing and outcrossing in *Scabiosa columbaria*. *Evolution* 47: 1669-1680
- VOGEL, S. and WESTERKAMP, C. 1991. Pollination: An integrating factor of biocenoses. In: SEITZ, A. and LOESCHKE, V. (eds.). *Species Conservation: A Population-biological Approach*. Birkhäuser Verlag, Basel

- VOGT, W.G. 1986. Influences of weather and time of day on trap catches of bush fly, *Musca vetustissima* WALKER (Diptera: Muscidae). *Bull. Entomol. Res.* 76: 359-366
- VON BERLEPSCH, B. 1979. Die Linde im südlichen Vogelsberg. *Allgemeine Forstzeitschrift* 31: 845-846
- VON DER OHE, W., PECHHACKER, H., VON DER OHE, K., KÄFERBÖCK, K. 1993. Chemismus und Pollenpräsentanz der Lindentracht. *Apidologie* 24: 478-479
- WADDINGTON, K.D. 1981. Factors influencing pollen flow in bumblebee-pollinated *Delphinium virescens*. *Oikos* 37: 153-159
- WASER, N.M. and PRICE, M.V. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. In: JONES, E.C. and LITTLE, R.J. (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Scientific and Academic Editions, New York
- WEBB, C.K. and BAWA, K.S. 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: A comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution* 37: 1258-1270
- WEBER EL GHOBARY, M.O. 1984. Observation of flowering, pollen, nectar and pollen loads due to *Apis mellifera* in some Mediterranean plants. In: *Proceedings of the 5th International Symposium on Pollination. Versailles, France, September 1983*: 245-250. INRA Colloques No. 21, Versailles
- WESTERKAMP, C. 1991. Honeybees are poor pollinators – why? *Pl. Syst. Evol.* 177: 71-75
- WESTRICH, P. 1989. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart
- WHISLER, S.L. and SNOW, A.A. 1992. Potential for the loss of self-incompatibility in pollen-limited populations of mayapple (*Podophyllum peltatum*). *Amer. J. Bot.* 79: 1273-1278
- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47-53
- WIENS, D., CALVIN, C.L., WILSON, C.A., DAVERN, D.F and SEAVEY, S.R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71: 501-509
- WOLFE, L.M. 1993. Inbreeding depression in *Hydrophyllum appendiculatum*: role of maternal effects, crowding, and parental mating history. *Evolution* 47: 374-386
- WOLTERING, E.J., VAN HOUT, M., SOMHORST, D. and HARREN, F. 1993. Roles of pollination and short-chain saturated fatty acids in flower senescence. *Plant Growth Regul.* 12: 1-10

- WRIGHT, S. 1977. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 3 Experimental Results and Evolutionary Deductions*. Univ. of Chicago Press, Chicago
- WYATT, R. 1988. Phylogenetic aspects of the evolution of self-pollination. In: GOTTLIEB, L.D. and JAIN S.K. (eds.). *Plant Evolutionary Biology*: 109-131. Chapman and Hall, London
- YOUNG, Y.L. and STANTON, M.L. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71: 536-547
- ZANDER, E. 1935. *Beiträge zur Herkunftsbestimmung bei Honig*. Teil I, Berlin
- ZIEGLER, H. 1953. Über die Zusammensetzung des Bestäubungstropfens und den Mechanismus seiner Sekretion. *Planta* 52: 587-599
- ZIETSMAN, P.C. 1991. Reproductive biology of *Grewia occidentalis* L. (*Tiliaceae*). *S. Afr. J. Bot.* 57: 348-351

Anhang

Tab. I Genotypen der 141 Linden des Versuchsbestandes Schwiegershausen

		A A P -	A A P -	F D H	M D H -	M D H -	M D H -	M N R	P G I -	P G I -	P G M -	P G M -	P G M -	P G M -	S K D H -
autochton	ge- pflanzt	B	D		B	C	D		B	C	A	B	C	D	B
0		33	22	35	22	11	12	33	23	11	22	22	22	22	33
1		33	22	35	22	11	22	33	33	12	12	22	22	22	14
2		33	22	35	12	11	22	33	33	11	22	22	22	23	14
3		23	22	33	12	11	22	33	33	11	22	22	22	22	34
3b		33	12	33	12	12	12	34	23	12	22	22	22	33	23
3c		12	22	33	22	11	22	33	33	11	22	22	11	23	33
4		33	22	33	12	12	22	33	33	11	22	22	12	33	24
5		23	22	33	22	12	22	33	33	12	22	23	22	22	34
6		23	22	33	12	11	12	33	33	11	12	22	22	22	34
7		23	12	33	12	12	22	33	33	12	22	22	12	22	33
8		33	12	35	22	11	22	34	23	11	22	23	12	23	24
9		23	22	33	22	11	22	33	33	11	22	22	12	23	34
10		23	12	33	22	12	22	33	33	11	22	22	12	33	33
11		23	22	33	12	11	22	33	33	11	22	22	12	23	34
12		33	22	33	22	11	22	34	23	11	22	22	12	23	34
13		33	22	33	22	12	22	33	33	11	22	22	22	23	34
14		23	22	33	12	11	22	33	33	11	22	22	22	22	34
15		23	22	33	11	12	22	33	33	11	22	22	22	23	34
16		23	22	33	22	11	22	33	33	11	22	22	22	23	34
17		33	22	33	22	11	12	34	33	11	22	23	22	23	33
18		23	22	35	12	12	22	33	33	11	22	22	12	22	34
19		33	22	33	22	11	22	33	33	12	12	22	22	23	23
20		23	22	35	12	11	12	33	33	11	22	22	12	23	34
21		23	22	33	22	12	12	33	33	11	22	22	22	23	23
22		23	22	33	12	11	22	33	33	11	22	22	12	22	33
23		23	22	35	22	11	12	33	33	11	22	22	11	22	13
24		23	22	33	22	11	22	33	33	11	22	12	22	22	33
25		33	22	33	12	11	12	33	33	11	22	22	12	22	33
26		23	12	35	22	11	22	33	23	11	22	23	22	23	44
27		33	22	33	22	11	22	34	23	11	22	22	22	23	24
28		33	22	33	22	11	22	34	23	11	22	22	22	23	34
29		24	12	33	12	11	22	33	33	11	22	22	12	33	44
30		12	22	33	22	11	12	34	33	11	22	22	12	23	23
31		23	22	33	22	11	11	33	12	11	22	12	12	23	33
32		33	12	35	12	11	22	33	22	11	22	22	12	33	44

Anhang

		A A P - B	A A P - D	F D H	M D H - B	M D H - C	M D H - D	M N R	P G I - B	P G I - C	P G M - A	P G M - B	P G M - C	P G M - D	S K D H - B
autochton	ge- pflanzt														
33		22	22	35	12	22	22	33	33	11	22	22	12	22	14
34		23	22	35	22	11	22	34	33	12	22	22	12	23	24
36		12	22	33	22	11	22	33	12	11	22	22	12	33	44
37		13	22	33	12	11	22	34	13	11	23	22	22	33	44
38		13	22	33	12	11	22	34	13	11	22	22	22	33	44
	39	33	22	35	12	12	12	33	33	11	22	22	22	23	44
	40	23	22	33	22	11	22	33	12	12	12	22	22	33	24
	41	24	22	33	11	11	22	33	33	11	22	22	12	33	34
	42	33	22	33	12	11	12	33	33	11	22	22	22	33	24
	43	33	12	35	12	11	22	33	23	11	22	22	11	23	44
	44	23	22	35	12	11	12	33	23	11	22	23	12	23	44
	45	23	22	33	12	11	22	33	33	11	22	23	22	23	13
	46	23	22	35	12	11	22	33	12	11	22	23	22	33	23
	47	22	12	35	12	11	22	33	23	11	22	23	11	23	34
	48	22	22	33	12	11	22	33	33	11	22	23	22	33	34
	49	22	22	35	12	11	12	33	22	11	22	22	22	22	24
	50	13	12	35	11	11	22	33	22	11	22	22	12	33	34
	51	23	12	33	22	11	22	34	33	11	22	22	12	23	44
	52	24	22	55	12	11	22	34	33	11	22	22	22	23	24
	54	33	22	35	12	11	22	34	23	11	22	22	22	33	24
	56	33	22	35	22	11	22	33	33	11	22	22	11	23	34
	57	33	22	35	22	11	12	34	33	11	22	23	11	33	33
	58	33	22	33	22	12	22	33	33	11	22	23	22	33	44
	59	23	22	33	12	12	22	33	23	11	22	22	22	33	24
	60	33	22	33	12	12	22	33	23	11	22	22	22	33	24
	61	12	22	33	22	11	22	33	23	11	22	22	12	33	23
	62	33	22	35	12	11	22	33	33	11	22	22	12	33	23
	64	23	22	35	22	11	22	33	23	11	22	22	22	23	34
	65	23	22	35	22	11	22	33	23	11	22	22	22	23	34
	66	23	22	35	12	11	12	33	33	11	22	22	22	33	24
	67	23	22	35	22	11	22	33	23	11	22	22	22	23	24
68		23	22	33	22	11	12	33	33	11	22	22	22	22	44
69		22	22	33	22	11	22	33	23	11	22	22	22	23	24
69a		22	22	33	22	11	12	33	33	11	22	22	11	23	33
70		23	22	35	22	11	22	33	33	11	22	23	22	33	24
71		23	22	33	22	11	22	33	33	11	22	23	11	33	22
72		24	22	33	22	11	22	33	33	11	22	22	12	33	34
74		22	22	33	22	11	22	33	23	11	22	22	22	23	14
	75	22	22	35	22	11	22	33	33	12	22	22	12	22	44
	76	22	22	35	12	11	22	34	33	11	22	23	22	23	34

Anhang

		A A P - B	A A P - D	F D H	M D H - B	M D H - C	M D H - D	M N R	P G I - B	P G I - C	P G M - A	P G M - B	P G M - C	P G M - D	S K D H - B
autochton	ge- pflanzt														
	77	22	22	55	22	11	22	34	33	11	22	22	22	23	14
	78	33	12	33	22	11	12	33	23	11	22	22	12	23	34
	79	23	22	35	12	11	22	34	23	11	22	22	12	23	34
	81	22	22	35	11	11	22	33	23	11	22	23	22	33	34
	82	33	22	35	11	11	22	33	12	11	22	22	12	23	34
	83	12	22	33	22	11	22	33	33	11	22	23	12	23	33
	84	22	22	33	11	11	22	34	33	11	22	23	12	22	23
	85	13	12	33	22	11	22	33	33	11	22	22	22	33	34
	86	13	22	35	22	11	22	33	23	11	22	23	11	23	34
	87	22	22	33	22	11	22	33	33	11	22	23	12	22	33
	88	34	22	35	22	11	22	33	23	11	22	22	12	33	44
	89	23	22	33	11	11	22	33	23	11	22	23	12	22	33
	91	22	22	33	12	11	22	33	33	12	22	23	12	23	23
92		13	22	33	12	12	22	33	33	12	22	22	12	23	13
93		13	22	35	11	12	22	34	33	11	22	22	12	23	24
94		23	22	35	12	11	22	33	23	11	22	22	12	23	44
94a		33	22	35	12	11	22	33	23	11	22	22	12	33	24
95		33	22	35	22	11	22	33	33	11	22	22	22	33	33
96		33	22	33	22	11	22	33	23	11	12	22	22	33	24
97		23	22	35	12	11	22	33	33	11	22	22	22	33	24
98		14	12	33	22	11	11	33	23	11	22	22	12	33	14
98a		34	22	35	22	12	12	34	33	11	22	22	11	33	33
99		24	12	33	12	11	12	33	23	11	22	22	12	23	44
100		13	22	33	22	11	12	33	33	11	22	22	22	23	14
101		23	22	35	22	11	22	34	23	11	22	22	22	33	34
102	Hybride	23	23	33	11	12	12	23			23	22	11	13	36
103		22	22	33	11	11	22	33	23	11	22	22	11	33	34
104		23	22	33	12	11	22	34	33	11	22	22	22	23	24
105		13	22	35	12	11	22	33	33	11	22	22	11	23	44
106		33	22	33	22	11	22	34	23	11	22	22	12	22	44
107		23	12	33	22	12	22	33	23	11	22	23	22	23	44
108		23	12	33	12	11	22	33	23	11	22	22	12	33	44
109		22	22	33	22	11	22	33	33	11	22	22	22	23	14
110		33	22	33	12	11	22	33	33	11	22	22	12	22	23
111		23	22	33	12	11	22	33	23	11	22	22	11	33	23
112		23	22	35	22	11	22	33	33	11	22	22	12	23	44
113		23	22	35	12	12	22	33	23	11	22	22	11	22	24
114		33	22	35	12	22	12	33	33	11	22	22	12	33	13
115		33	22	55	22	12	12	33	33	11	22	23	12	33	11
116	Hybride	13	24	45	12	12	22	23			23	22	12	13	45

Anhang

		A A P - B	A A P - D	F D H	M D H - B	M D H - C	M D H - D	M N R	P G I - B	P G I - C	P G M - A	P G M - B	P G M - C	P G M - D	S K D H - B
autochton	ge- pflanzt														
117		23	22	33	22	11	12	34	33	11	22	12	11	33	44
118		22	22	33	12	11	22	33	33	11	22	22	12	33	12
119		33	22	33	12	12	22	33	33	11	22	22	12	33	34
120		33	22	33	12	12	12	33	33	11	22	22	11	33	13
121		23	12	35	22	11	22	33	23	11	22	22	12	23	14
122		22	22	33	22	11	12	34	33	11	22	22	12	23	11
123		11	22	35	22	11	22	34	23	11	22	22	22	23	24
123b		22	22	35	12	11	12	34	33	11	22	23	12	23	23
124		23	22	33	12	11	12	34	33	11	22	22	22	23	34
125		23	22	33	12	11	22	34	33	11	22	22	22	23	34
126		23	22	35	12	12	12	33	33	12	22	22	22	23	34
127		23	22	33	12	12	22	33	23	11	22	22	12	33	14
128		23	22	33	22	11	22	33	33	11	22	22	12	23	44
129		12	22	35	12	11	22	44	33	12	22	23	12	23	11
130		13	22	35	22	11	22	34	33	11	22	22	12	23	34
131		33	22	33	22	11	22	33	33	11	22	23	22	23	33
132		33	22	33	12	11	12	33	33	11	22	23	11	23	34
133		23	22	33	11	11	22	33	33	11	22	22	12	22	13
134		24	22	35	12	11	22	34	33	12	22	22	22	23	44
135		23	22	55	22	11	22	33	22	11	22	22	12	33	22
136		23	22	35	11	12	22	33	22	11	22	22	12	23	23
137	Hybride	12	24	35	12	12	22	23			22	22	11	34	16
F1		33	12	35	12	11	12	34	33	11	22	12	11	22	33
F2		33	22	33	12	11	22	34	33	11	22	22	22	23	44
F3		23	22	33	22	11	12	33	33	12	22	22	12	23	23
F4		33	22	35	12	11	22	33	33	12	22	22	22	33	33

Tab. II Relative Allelhäufigkeiten und Diversität (v) für die Winterlindenpopulation Schwiegershausen (ohne Hybriden).

Allel	AAP-B	AAP-D	FDH	MDH-B	MDH-C	MDH-D	MNR	PGI-B	PGI-C	PGM-A	PGM-B	PGM-C	PGM-D	SKDH-B
1	0,073	0,069		0,294	0,897	0,130		0,027	0,954	0,019	0,011	0,347		0,088
2	0,382	0,931		0,706	0,103	0,870		0,195	0,046	0,977	0,885	0,653	0,416	0,141
3	0,515		0,782				0,878	0,779		0,004	0,103		0,584	0,336
4	0,031						0,122							0,435
5			0,218											
v	2,396	1,147	1,516	1,710	1,227	1,292	1,273	1,551	1,096	1,047	1,258	1,829	1,945	3,032

Anhang

Tab. III Relative Genotyphäufigkeiten und Diversität (v) für die Winterlindenpopulation Schwiegershausen (ohne Hybriden).

Genotypen	AAP-B	AAP-D	FDH	MDH-B	MDH-C	MDH-D	MNR	PGI-B	PGI-C	PGM-A	PGM-B	PGM-C	PGM-D	SKDH-B
11	0,008			0,076	0,809	0,015			0,908			0,130		0,023
12	0,046	0,137		0,435	0,176	0,229		0,038	0,092	0,038	0,023	0,435		0,008
13	0,076							0,015						0,046
14	0,008													0,076
15														
22	0,145	0,863		0,489	0,015	0,756		0,023		0,954	0,771	0,435	0,176	0,008
23	0,389							0,305		0,008	0,206		0,481	0,092
24	0,038													0,168
25														
33	0,275		0,588				0,763	0,618					0,344	0,130
34	0,015						0,229							0,275
35			0,389											
44							0,008							0,176
45														
55			0,023											
v	3,87819	1,3107	2,00972	2,30504	1,45815	1,60308	1,57426	2,09306	1,19965	1,09648	1,56879	2,52851	2,63084	5,94012

Tab. IV Relative Allelhäufigkeiten und Diversität (v) für die vermutlich autochtonen bzw. gepflanzten Winterlinden der Population Schwiegershausen.

vermutlich autochtone Winterlinden

Allel	AAP-B	AAP-D	FDH	MDH-B	MDH-C	MDH-D	MNR	PGI-B	PGI-C	PGM-A	PGM-B	PGM-C	PGM-D	SKDH-B
1	0,078	0,067		0,261	0,872	0,150		0,022	0,950	0,022	0,017	0,361		0,117
2	0,356	0,933		0,739	0,128	0,850		0,156	0,050	0,972	0,917	0,639	0,444	0,128
3	0,539		0,828				0,867	0,822		0,006	0,067		0,556	0,333
4	0,028						0,133							0,422
5			0,172											
v	2,360	1,142	1,399	1,628	1,287	1,342	1,301	1,427	1,105	1,057	1,183	1,857	1,976	3,132

vermutlich gepflanzte Winterlinden

Allel	AAP-B	AAP-D	FDH	MDH-B	MDH-C	MDH-D	MNR	PGI-B	PGI-C	PGM-A	PGM-B	PGM-C	PGM-D	SKDH-B
1	0,061	0,073		0,366	0,951	0,085		0,037	0,963	0,012		0,317		0,024
2	0,439	0,927		0,634	0,049	0,915		0,280	0,037	0,988	0,817	0,683	0,354	0,171
3	0,463		0,683				0,902	0,683			0,183		0,646	0,341
4	0,037						0,098							0,463
5			0,317											
v	2,424	1,157	1,764	1,866	1,102	1,185	1,214	1,830	1,076	1,025	1,426	1,764	1,842	2,769

Tab. V Relative Genotyphäufigkeiten und Diversität (v) für die vermutlich autochtonen bzw. gepflanzten Winterlinden der Population Schwiegershausen.

vermutlich autochtone Winterlinden

Genotyp	AAP-B	AAP-D	FDH	MDH-B	MDH-C	MDH-D	MNR	PGI-B	PGI-C	PGM-A	PGM-B	PGM-C	PGM-D	SKDH-B
11	0,011			0,044	0,767	0,022			0,900			0,133		0,033
12	0,044	0,133		0,433	0,211	0,256		0,022	0,100	0,044	0,033	0,456		0,011
13	0,078							0,022						0,056
14	0,011													0,100
15														
22	0,100	0,867		0,522	0,022	0,722		0,011		0,944	0,833	0,411	0,200	0,011
23	0,433							0,267		0,011	0,133		0,489	0,078
24	0,033													0,144
25														
33	0,278		0,667				0,744	0,678					0,311	0,144
34	0,011						0,244							0,244
35			0,322											
44							0,011							0,178
45														
55			0,011											
v	3,516	1,301	1,824	2,162	1,580	1,702	1,628	1,881	1,220	1,118	1,402	2,536	2,661	6,511

vermutlich gepflanzte Winterlinden

Genotyp	AAP-B	AAP-D	FDH	MDH-B	MDH-C	MDH-D	MNR	PGI-B	PGI-C	PGM-A	PGM-B	PGM-C	PGM-D	SKDH-B
11				0,146	0,902				0,927			0,122		
12	0,049	0,146		0,439	0,098	0,171		0,073	0,073	0,024		0,390		
13	0,073													0,024
14														0,024
15														
22	0,244	0,854		0,415		0,829		0,049		0,976	0,634	0,488	0,122	
23	0,293							0,390			0,366		0,463	0,122
24	0,049													0,220
25														
33	0,268		0,415				0,805	0,488					0,415	0,098
34	0,024						0,195							0,341
35			0,537											
44														0,171
45														
55			0,049											
v	4,389	1,3331	2,163	2,59014	1,21372	1,39502	1,458	2,513	1,157	1,04997	1,8657	2,46843	2,49037	4,55556

