

# DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Bestäubungsbiologie von *Anthurium* und *Spathiphyllum*  
(Araceae) im Südwesten Costa Ricas“

verfasst von / submitted by

Isabelle Steiner BA

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2016 / Vienna, 2016

Studienkennzahl lt. Studienblatt /  
degree programme code as it appears on  
the student record sheet:

A 190 445 333

Studienrichtung lt. Studienblatt /  
degree programme as it appears on  
the student record sheet:

Lehramtsstudium  
UF Biologie und Umweltkunde  
und UF Deutsch

Betreut von / Supervisor:

Prof. Dr. Jürg Schönenberger





Abbildung 1: *Anthurium hoffmannii* ♂ mit *Trigona fulviventris* (oben) und *Euglossa gorgonensis* (unten)

Vom **Duft** so sehr berauscht  
wird **Pollen** ausgetauscht.  
Das alles ohne Intention?  
Dahinter steckt **Evolution**.



## Danksagung

Es ist der Verdienst vieler Menschen meines Umfeldes, dass diese wissenschaftliche Arbeit erfolgreich zu Stande gekommen ist.

Ich bedanke mich bei den Stationskoordinatoren Werner Huber und Anton Weissenhofer für Information und Vermittlung – ihr wart für mich eine inspirierende und hilfreiche erste Anlaufstelle. Ein großes Dankeschön gilt meinem Diplomarbeitsbetreuer Jürg Schönenberger, durch dessen Zustimmung und Einsatz alles überhaupt erst (auch offiziell) möglich geworden ist. Weiters bedanke ich mich bei allen Familienmitgliedern und Freunden, die sowohl meine Motivation betreffende, finanzielle als auch praktische Unterstützung geleistet haben. Niemals vergessen werde ich die wundervolle, erlebnisreiche, lehrreiche und fordernde Zeit in der Tropenstation La Gamba, in der mich nicht nur die eindrucksvollen Naturerlebnisse, sondern auch jedes einzelne mir entgegengebrachte Lächeln und jede (vor allem spanische) Kommunikation besonders freuten. Ich möchte mich auch bei allen Helferleins am Department für Botanik und Biodiversitätsforschung am Rennweg bedanken, besonders bezüglich der Bienen-Bestimmung und der Rasterelektronenmikroskopie. Abschließend bleibt mir noch einer Person zu danken, Florian Etl, der die ganze Zeit über hinter allem stand und durch dessen große Hilfe, sinnvolle Tipps und nötige Verrücktheit alles genau diese Ausformungen annehmen konnte - pura vida.



# Inhalt

<b>1</b>	<b>Einleitung.....</b>	<b>1</b>
1.1	Forschungsziele.....	2
1.2	Hintergrund und Forschungsstand .....	2
1.3	Arbeitshypothesen.....	5
<b>2</b>	<b>Material und Methoden .....</b>	<b>7</b>
2.1	Forschungsstandort .....	7
2.2	Pflanzenmaterial .....	7
2.3	Untersuchungsmethoden .....	9
<b>3</b>	<b>Ergebnisse.....</b>	<b>17</b>
3.1	Morphologische Aspekte .....	17
3.2	Antheseverlauf.....	28
3.3	Infloreszenzbesucher .....	34
3.4	Anlockexperimente.....	47
3.5	Ausschlussexperiment .....	49
<b>4</b>	<b>Diskussion.....</b>	<b>50</b>
4.1	Morphologische Aspekte .....	50
4.2	Blühphänologie .....	51
4.3	Antheseverlauf.....	51
4.4	Infloreszenzdüfte .....	52
4.5	Infloreszenzbesucher und -bestäuber .....	54
4.6	Zwei umstrittene <i>Anthurium</i> -Arten .....	59
4.7	Relevanz und Ausblick.....	59
4.8	Resümee .....	60

<b>5</b>	<b>Quellen .....</b>	<b>61</b>
<b>6</b>	<b>Anhang .....</b>	<b>66</b>
	Zusammenfassung .....	66
	Abstract.....	67
	Resumen .....	68
	Datenerhebungsblatt.....	69
	Methoden-Problematiken .....	70





# 1 Einleitung

Wo auch immer man hinblickt im Tieflandregenwald der Golfo Dulce Region im Südwesten Costa Ricas findet man Vertreter der Pflanzenfamilie der Araceae in großer Zahl (Huber et al. 2008). Genauer muss man hinsehen, wenn es darum geht, blühende Individuen ausfindig zu machen. Doch durch ihre oft helle, länglich zwischen den großen, kräftig grünen Blättern hervorstehende Infloreszenz finden nicht nur Insekten, die als häufigste Bestäuber der Araceae identifiziert werden können (Gibernau 2011), zu den Blüten und ihrem Duft.

Die Araceae (Aronstabgewächse) mit 125 Gattungen und momentan 3525 beschriebenen Arten (Boyce & Croat 2016) zählen zu den Monokotyledonen (Einkeimblättrige) und die meisten Arten dieser Familie kommen in den Tropen der Neuen Welt vor (Mayo et al. 1997). Ihr natürliches Verbreitungsgebiet geht aber über Amerika hinaus, Araceae sind ebenfalls in Südostasien und dem Malaiischen Archipel beheimatet. Vertreter dieser Familie sind hoch divers in ihren Lebensformen, der Blattmorphologie und Infloreszenzmerkmalen. So gibt es aquatische und terrestrische Formen sowie Epiphyten und Hemiepiphyten. Die ganzrandigen Laubblätter können einfach oder in komplexen Formen ausgebildet sein. Besonders charakteristisch für diese Pflanzenfamilie sind die spezialisierten Blütenstände. Sie bestehen aus einem Spadix (Kolben), der viele einzelne Blüten trägt, und einer Spatha (Hochblatt), die den Spadix vor allem vor der Blüte schützend umhüllt und je nach Art speziell abgewandelt sein kann ([www.aroid.org/genera/](http://www.aroid.org/genera/), Mayo et al. 1997).

Angesichts der großen Zahl an Spezies, und trotz deren häufiger Verwendung als Zimmerpflanzen auch in Europa, ist über die Bestäubungsbiologie der Araceae erstaunlich wenig bekannt (Gibernau 2011). Das gilt auch für die in diesem Forschungsprojekt zu untersuchenden und sich in Morphologie und Ökologie ähnelnden Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum*. Die bestäubungsbiologische Einnischung von *Anthurium hoffmannii* Schott, *Anthurium lancifolium* Schott, *Anthurium ochranthum* Koch und *Anthurium pluricostatum* Croat & Baker sowie *Spathiphyllum phrynifolium* Schott und *Spathiphyllum silvicola* Baker ist das zentrale Thema dieser Arbeit. Die beiden genannten Gattungen gehören systematisch zu unterschiedlichen übergeordneten Taxa, *Anthurium* zur Unterfamilie der Pothoideae und *Spathiphyllum* zu den Monsteroideae (Grayum 1990, Cusimano et al. 2011, Henriquez et al. 2014).

## 1.1 Forschungsziele

Um die bestäubungsbiologische Einnischung von den genannten Vertretern der beiden Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum* zu erfassen, wurden folgende zu untersuchende Forschungsfragen entwickelt:

- (A) Wie unterscheiden sich die untersuchten Arten in Laubblatt- und Infloreszenzmorphologie?
- (B) Wann und wodurch werden Blütenbesucher angelockt?
- (C) Von wem und wie werden die untersuchten Arten bestäubt?
- (D) *Anthurium ochranthum* stellt unserer Ansicht nach zumindest in der Region Golfo Dulce zwei Arten dar, die jedoch von Grayum synonymisiert worden sind (Hammel et al. 2003), namentlich *A. ochranthum* und *A. pluricostatum*. Der Aufklärung dieses Problems wurde besondere Aufmerksamkeit zu Teil. Die daraus entstandene Forschungsfrage lautet: Wodurch unterscheidet sich die Blütenökologie von *Anthurium ochranthum* und *Anthurium pluricostatum*?

## 1.2 Hintergrund und Forschungsstand

Die Araceae-Forschung von Wiener Botanikern hat lange Tradition. Schon Mitte des 19. Jahrhunderts konnten viele Arten dieser Familie von Heinrich Wilhelm Schott beschrieben werden (Schott & Oberer 1857).

Doch auch außerhalb Wiens hat sich im Laufe der Zeit eine Vielzahl internationaler ForscherInnen mit den Araceae beschäftigt ([www.aroid.org](http://www.aroid.org)). Ein besonders umfangreiches, aber im Gegensatz zu Schotts lateinischer Literatur, aktuelleres und in englischer Sprache verfügbares Werk zur Pflanzenfamilie der Araceae ist von Mayo, Bogner und Boyce verfasst worden (Mayo et al. 1997).

Ein engagierter Blütenökologe, der sich ebenfalls mit Araceae auseinandersetzte, war der deutsche Stefan Vogel, der 1963 Duftdrüsen im Zusammenhang mit dem Bestäubungsvorgang hervorhob und erstmals das Parfümsammeln der männlichen Prachtbienen beschrieb (Vogel 1963a, 1963b).

Ein weiterer Wissenschaftler, der in Bezug auf die Araceae-Forschung genannt werden muss, ist der US-amerikanische Thomas B. Croat, der viele Arten dieser Familie beschrieben hat. Unter anderem widmete er seine Forschung der Gattung *Anthurium* (Croat 1980, 1983, 1986).

Grayum (1992) und später Wiener ForscherInnen (Weber et al. 1999) untersuchten Pollen, also männliche Gametophyten, von verschiedenen Araceae-Gattungen und -Arten. Pollen von *Spathiphyllum* und *Anthurium* lässt sich demnach einem gemeinsamen Typ zuordnen. Den Pollenproben aus diesen beiden Gattungen sind Acetolyse-resistente, strukturierte Ektexine gemein (Weber et al. 1999). Trotz aktueller Forschung auf diesem Gebiet (Ulrich 2015) gibt es im von der Universität Wien geführten, sehr umfangreichen Online-Verzeichnis für Pollen noch keine Einträge der im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten ([www.paldata.org/](http://www.paldata.org/)).

Die wohl umfangreichste, oft herangezogene Literatur zur Pflanzenbestimmung in Costa Rica trägt den Titel „Manual de Plantas de Costa Rica“ und ist 2003 erschienen (Hammel et al. 2003). Auch zur Bestimmung von Araceae wird sie verwendet, obwohl sich deren Systematik wie die vieler anderer Pflanzenfamilien ebenfalls in ständigem Wandel befindet, sodass mittlerweile fast jährlich aktuelle Art- und Gattungslisten erscheinen (Boyce & Croat 2016). Zur Bestimmung von Araceae-Arten sind (neben vielen weiteren) folgende Merkmale von Bedeutung:

- Wuchsformen (terrestrisch oder epiphytisch z.B.)
- Farben der Infloreszenzen und Laubblätter
- Formen der Infloreszenzen und Laubblätter
- Größen der Infloreszenzen und Laubblätter

Seit einigen Jahren laufen in der von der Universität Wien organisierten „Tropenstation La Gamba, Costa Rica“ und dem dort angrenzenden Tieflandregenwald intensive Forschungen auf dem Gebiet der Araceae-Bestäubungsbiologie. Diese werden hauptsächlich von Florian Etl und Anton Weber durchgeführt, an deren Erkenntnisse und Arbeitsmethoden diese Diplomarbeit anschließt. Die beiden konnten in den Jahren zuvor bereits bei zwei *Spathiphyllum*-Arten (*S. wendlandii*, *S. silvicola*) und einer *Anthurium*-Art (*A. ochranthum*) die Bestäubung durch unterschiedliche Arten der Euglossini (Prachtbienen) beobachten.

Eine Auseinandersetzung mit der Thematik der Araceae-Bestäubung führt über mehrere Wege zu Bienen (Chouteau et al. 2008) und wiederum zu Euglossini (Gibernau 2011, Williams & Dressler 1976). Diese kommen nur in Mittelamerika, in den Neotropen vor, wo sie für die Bestäubung vieler Pflanzenarten verantwortlich sind. Der englische Name *orchid bee* und der spanische *abejas de orquídeas* rühren daher, dass Prachtbienen die ausschließlichen Bestäuber von über 700 Orchideenarten in den Neotropen sind (Gruber et al. 2008).

Bei einem Experiment, das 2007 im „Parque Nacional de Piedras Blancas“, einem dem Forschungsstandort dieser Arbeit angrenzenden Gebiet, durchgeführt wurde, konnten mit Hilfe von vier verschiedenen Duftstoffen (Methylsalicylsäure, Cineol, Eugenol, Vanillin) Männchen von 23 verschiedenen Prachtbienenarten der Gattungen *Euglossa*, *Eulaema* und *Exaerete* angelockt werden (Gruber et al. 2008). Insgesamt gibt es fünf Gattungen, neben den drei genannten noch *Eufriesea* und *Aglae* (Roubik & Hanson 2004). All diese Bienen sammeln bestimmte Duftstoffe von Blüten verschiedener Pflanzenfamilien, aber auch von anderen Quellen wie etwa Pilzen, Pflanzenwunden oder verrottendem Pflanzenmaterial. In Costa Rica sind 66 Euglossini-Arten bekannt, davon 40 *Euglossa* und 8 *Eulaema* (Gruber et al. 2008).

Euglossini sammeln Duftstoffe von Oberflächen, indem sie mit den Vorderbeinen darüberstreichen. Die so aufgenommenen Substanzen werden im Flug über die Mittelbeine und dort befindliche spezielle Haarfelder in die vergrößerten Tibialorgane an den Hinterbeinen verfrachtet. Diesen Vorgang nennt man „Höseln“ (Vogel 1966 und Eltz et al. 1999).

Es wird davon ausgegangen, dass je nach Euglossini-Art andere Düfte gesammelt werden und die von ihnen besuchten Pflanzenarten unterschiedlich duften (Williams & Dodson 1972). Deswegen liegt der Schluss einer Einnischung der Blütendüfte an Euglossini nahe. Annäherungen zur Theorie einer reproduktiven Isolation aufgrund von Blütendüften bei Euglossini-bestäubten *Anthurium*-Arten wurden von Schwerdtfeger et al. (2002) vorgenommen. Vor wenigen Jahren konnten Hentrich et al. (2010) in Französisch-Guayana reproduktive Isolation durch Blütendüfte innerhalb von Euglossini bestäubten *Anthurium*- und *Spathiphyllum*-Arten nachweisen. Für welche Araceae-Arten welche Euglossini als Bestäuber fungieren ist bislang jedoch noch relativ unerforscht.

Zur Bestimmung der Euglossini eignet sich der Prachtbienenführer „Abejas de orquídeas de la América tropical“ aus dem Jahr 2004 (Roubik & Hanson 2004). Vor allem folgende Merkmale werden dabei herangezogen:

- Körpergröße (zirka 10 bis 30mm)
- Farbe (metallisch grün, blau, bronzen oder nicht metallisch schwarz, gelb, rötlich)
- Zungenlänge
- Gesichtszeichnung (Ivory Eyebands und Clypeus)
- Tufts an Velvet Area der Mitteltibia (1 bis 3 in verschiedener Größe, Form und Stellung)
- Mundwerkzeuge (2 oder 3 Zähne)

Der Bestäubung von *Anthurium* durch Euglossini steht Cantharophilie (Käferbestäubung) gegenüber. Franz konnte erstmals Bestäubung durch Curculionidae (Rüsselkäfer) bei verschiedenen *Anthurium*-Arten feststellen (Franz 2007). Euglossini schätzt er nach Roubik (1989) nicht als konstante und ausschließlich für *Anthurium* fungierende Bestäuber ein.

### 1.3 Arbeitshypothesen

(A) Wie unterscheiden sich die untersuchten Arten in Laubblatt- und Infloreszenzmorphologie? Die Blütenstände haben typisch für Araceae Spadix und Spatha (siehe Pflanzenmaterial). Die Einzelblüten sind klein, radiärsymmetrisch, zwittrig und stehen dicht nebeneinander am Spadix. Am Anfang des Blühvorgangs, in der weiblichen Phase, werden die Narben feucht und rezeptiv sein, während im späteren Antheseverlauf, in der männlichen Phase, Pollen auftritt und die Narben nicht mehr rezeptiv sind, denn die untersuchten Arten sind proterogyn (Mayo 1997). Farben, Formen und Größen entsprechen den in der Literatur erwähnten Angaben (Hammel et al. 2003). Wahrscheinlich ist Pollenkitt vorhanden, der ein Klebenbleiben von Pollen an den Haaren von Insekten ermöglicht (Willmer 2011).

(B) Wann und wodurch werden Blütenbesucher angelockt?

Es wird erwartet, dass Individuen gleicher Arten zeitgleich oder zumindest zeitüberschneidend blühen, um eine geschlechtliche Fortpflanzung zu ermöglichen. Morgens ist die Aktivität der Bienen am höchsten, zu dieser Zeit duften auch die Infloreszenzen am stärksten (Willmer 2011). Die Fernanlockung von Insekten erfolgt olfaktorisch über Blütendüfte. Die Nahanlockung kann visuell durch die Form und Farbe des Spadix erfolgen. Wie bei den prachtbienenbestäubten Orchideen wird keine Nektarproduktion erwartet (Vogel 1966).

Die verschiedenen Pflanzenarten könnten durch unterschiedliche Duftproduktionszeiten auch reproduktiv getrennt sein. Bei Arten mit ähnlichem Duft wird eine zeitliche Verschiebung des Duftausstoßes erwartet. So könnten andere Bienenarten, die zwar den gleichen Duft sammeln jedoch eine verschobene Aktivitätszeit haben von einer anderen *Anthurium*-Art angelockt werden.

(C) Von wem und wie werden die untersuchten Arten bestäubt?

Aufgrund der Beobachtungen der letzten Jahre vor Ort und bereits existierender Literatur (Williams & Dressler 1976, Hentrich et al. 2011) wurde angenommen, dass sympatrisch und syntop gleichzeitig blühende Araceae-Arten jeweils von unterschiedlichen Euglossini-Arten bestäubt werden. Männliche Prachtbienen werden durch bestimmte Duftstoffe angelockt, die sie mit ihren speziell dafür modifizierten Vorderfüßen sammeln und in dafür ausgerichteten Tibialorganen speichern (Hentrich et al. 2010 und Eltz et al. 2007). Zum Duftsammeln streichen sie mit ihren bürstenartig behaarten Vorderbeinen über den Spadix (Eltz 2007). Dabei kann sich in ihren Härchen Pollen anlagern und später auf feuchte Narben übertragen werden.

Anderen Autoren zufolge sind kleine Coleoptera (Käfer), genauer Curculionidae (Rüsselkäfer), hingegen effektive Bestäuber *Anthuriums*, indem sie unterschiedliche Teile ihres Lebenszyklus in oder auf Spadices verbringen (Franz 2007).

(D) Wodurch unterscheidet sich die Blütenökologie von *Anthurium ochranthum* und *Anthurium pluricostatum*?

Im Vorfeld war davon ausgegangen worden, dass es sich um lediglich eine Art, nämlich *A. ochranthum*, handelt, da in der gängigen Bestimmungsliteratur nicht unterschieden wird (Hammel et al. 2003). Vor Ort konnten für die menschliche Wahrnehmung unterschiedliche Duftnoten und ungleiche Zeiten vermehrten Duftausstoßes vorgefunden werden. Unterschiedliche Infloreszenzbesucher gaben zusätzlich Grund zur Annahme, dass es sich womöglich um zwei Arten handelt.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Forschungsstandort

Garten und Umland der Tropenstation La Gamba der Universität Wien (N 8°42.61', W 83°12.97') stellen das Gebiet zur Datenerhebung dieser Forschung dar. Die Station befindet sich in der Region Golfo Dulce im Südwesten Costa Ricas, in der Provinz Golfito, nahe der Grenze zu Panama ([www.lagamba.at](http://www.lagamba.at)).

Die feucht bis nassen immergrünen Tieflandregenwälder dieser Region sind die letzten noch existierenden an der Pazifikküste Zentralamerikas. Hier kommt es zu einem hohen Jahresniederschlag von etwa 6000mm im Mittel. Dezember bis März sind die trockensten Monate. Die Tropenstation ist auf zirka 120m über dem Meeresspiegel in einem Tal gelegen, welches von einem bis zu 300m hohen Hügelkamm umgeben ist. Durch die hügeligen Landschaftsverhältnisse kommt es zu Mikrohabitaten und Nischen. Die Vegetation ist als primärer und sekundärer Tieflandregenwald charakterisiert. Fauna und Flora sind hoch divers und sehr dynamisch (Huber et al. 2009).

### 2.2 Pflanzenmaterial

Bei den untersuchten Vertretern der beiden Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum* handelt es sich um hermaphrodite, zumeist terrestrische, manchmal aber auch epiphytische, krautige, mehrjährige Unterwuchspflanzen des Regenwaldes. Sie gedeihen in typisch feuchtem und heißen Klima besonders gut. Die Pflanzen haben einfache, ganzrandige, lang gestielte Laubblätter, die sich durch eine große Blattspreite auszeichnen, sodass genügend Licht auf die Unterwuchspflanze zur Betreibung von Fotosynthese auftreffen kann. Ihre terminalen Infloreszenzen überragen die restlichen Pflanzenteile in der Regel. Eine Infloreszenz besteht aus Spadix und Spatha, wobei die Spatha aufrecht oder zurückgeklappt sein kann, jedoch in Anthese den Spadix nie umhüllt (Abb. 2). Außerdem zeichnen sie sich durch Proterogynie aus. Die kleinen Einzelblüten sind perigonat (Hammel et al. 2003, S. 59, Ray 1987). Die Infloreszenzen werden wie eine große Einzelblüte wahrgenommen, sodass wir in diesem Fall auch von einer Blume oder einem Pseudanthium sprechen können (Chouteau et al. 2006, Willmer 2011, S. 29).

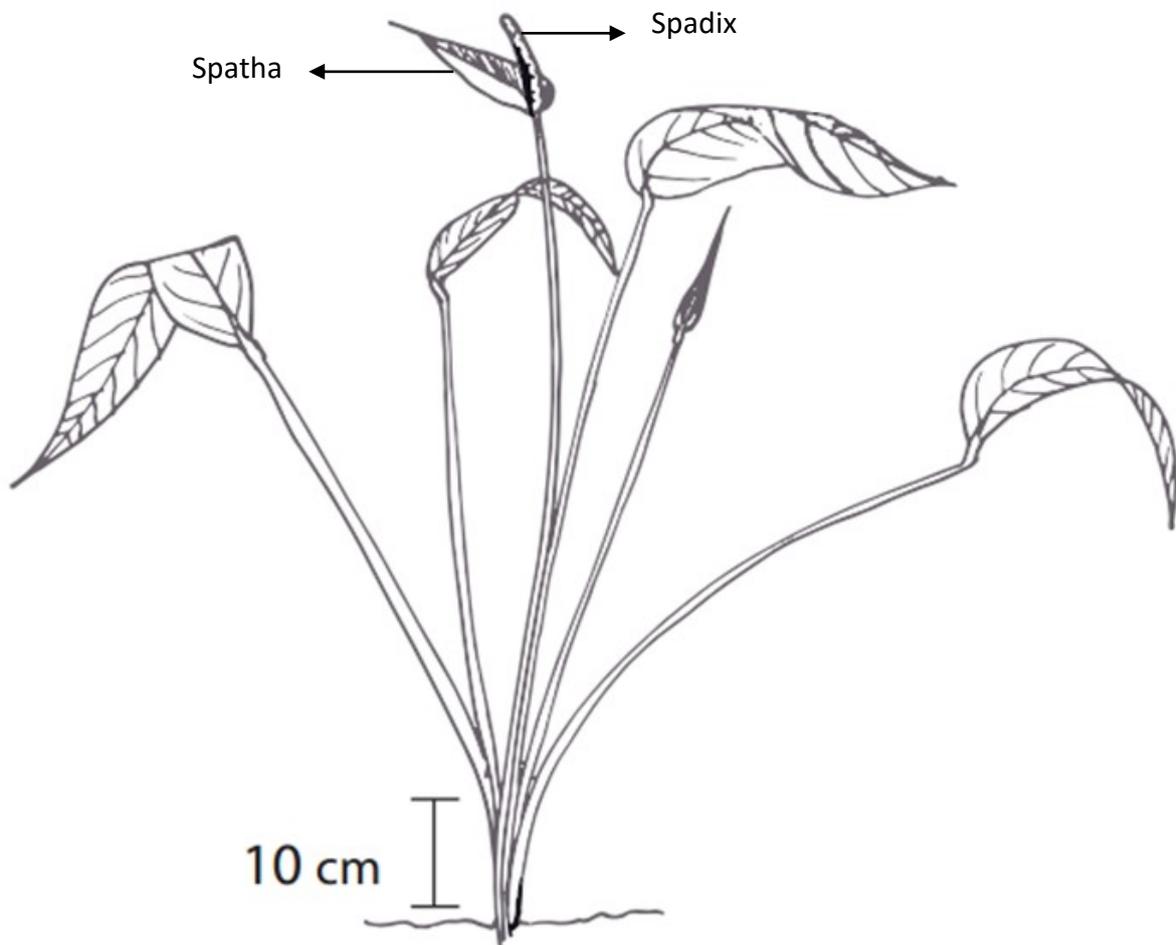


Abbildung 2: Habitus der untersuchten Pflanzen am Beispiel von *Spathiphyllum silvicola*

## Anthurium

Der Name dieser Gattung stammt aus dem Griechischen von *anthos* ‚Blüte‘, *oura* ‚Schwanz‘ und dem diminutiv gebrauchten Suffix *-ion*, was übersetzt so viel wie ‚Blütenschwänzchen‘ heißt und sich höchstwahrscheinlich auf den Spadix, der mit vielen Einzelblüten besetzt ist, bezieht (Mayo et al. 1997, S. 109). Die innerhalb der Araceae – mit 950 anerkannten und 2000 geschätzten Arten (Boyce & Croat 2016) – artenreichste Gattung *Anthurium* erstreckt sich in den Neotropen von Nordmexico über Mittelamerika bis in die Wälder des Amazonas-Gebietes, wobei dort die Individuendichte geringer ist (Boyce & Croat 2016). Die Artendiversität, die in Costa Rica mit um die 65 bisher verzeichneten Arten zu beginnen scheint, vergrößert sich in Richtung Panama hin. Panama gilt – mit mehr als doppelt so vielen Arten als in Costa Rica vorzufinden

sind – als das an dieser Gattung artenreichste Land (Croat 1986, Hammel et al. 2003, S. 63). *Anthurium* kommt sowohl epiphytisch als auch terrestrisch in Tieflandregenwäldern und höher gelegenen Nebewäldern vor (Mayo et al. 1997, S. 103-109, Croat 1980).

### **Spathiphyllum**

Die griechischen Wörter *spathe*, also ‚Spatha‘, und *phyllon*, zu Deutsch ‚Blatt‘, liegen dieser Bezeichnung zu Grunde (Mayo et al. 1997, S. 110). Schon bei der Namensfindung ist demnach auf die Besonderheit des Spatha-Blattes und damit den anderen Teil der Infloreszenz als bei *Anthurium* eingegangen worden. Diese Gattung besteht aus wesentlich weniger Arten als *Anthurium*, nämlich 49 anerkannten und 63 geschätzten Arten, wovon drei Arten in Asien beheimatet sind, die restlichen in den Neotropen (Boyce & Croat 2016, Engler & Krause 1920). *Spathiphyllum* kommt üblicherweise terrestrisch in Regenwäldern vor (Mayo et al. 1997, S. 110).

## **2.3 Untersuchungsmethoden**

### **Pflanzenbeobachtung**

Intensive und kontinuierliche Beobachtungen über einen mehrere Wochen langen Zeitraum waren nötig, um das Bestäubungssystem der zu untersuchenden Arten korrekt beschreiben und eventuelle Zufälle aufgrund mangelnder Replikate ausschließen zu können. Für die vorliegende Untersuchung wurden ausschließlich Individuen mit Infloreszenzen herangezogen.

Am Anfang jeder einzelnen Beobachtung stand das Feststellen der Anthesephase. Hierfür wurde vor allem überprüft, ob Narben oder Antheren ersichtlich sind und ob die Narben feucht sind oder Pollen vorhanden ist. Auch die Duftintensität gibt Auskunft über das Stadium des Blühvorganges, in dem sich die Blüten am Blütenstand befinden.

Nach Öffnung der Spatha werden folgende Anthesephasen unterschieden (Croat 1980, Hentrich et al. 2010): präflorale Phase, weibliche Phase, vormännliche Phase, männliche Phase, postflorale Phase und Fruchtphase. Falls es zu keiner Befruchtung gekommen ist, verwelkt die Infloreszenz und fällt ab. Diese möglichen Stadien, woran man sie erkennen kann und welche Relevanz sie für den tatsächlichen Reproduktionsvorgang haben zeigt folgende Tabelle:

**Tabelle 1: Infloreszenzphasen**

	<b>Merkmale</b>	<b>Relevanz</b>
<b>Infloreszenzbildung</b>	Geschlossene Spatha	-
<b>Präflorale Phase</b>	Geöffnete Spatha, keine feuchten Narben, keine Antheren, kein Duft	-
<b>Weibliche Phase</b>	Geöffnete Spatha, feuchte Narben, keine Antheren, meist geringer bis starker Duft	Narben sind rezeptiv (empfindlich für Pollen)
<b>Vormännliche Phase</b>	Geöffnete Spatha, verblühte Narben als dunkle Punkte erkennbar, keine Antheren, kein oder nur geringer Duft	wirkt der Selbstbestäubung entgegen
<b>Männliche Phase</b>	Geöffnete Spatha, verblühte Narben als dunkle Punkte erkennbar, Antheren mit frischem Pollen, meist starker Duft	Pollen ist zur Aufnahme und Übertragung bereit
<b>Postflorale Phase</b>	Geöffnete Spatha, verblühte dunkle Narben und Antheren, kein oder zumindest kein frischer Pollen, kein oder nur geringer Duft, evtl. Farbwechsel des Spadix hin zu dunkleren Nuancen	eventuelle Pollenreste können aufgenommen und übertragen werden
<b>Fruchtphase</b>	Geöffnete Spatha, Beerenfrüchte entstehen aus befruchteten Einzelblüten, Verdickung des mittlerweile meist grünen Spadix	Fruchtverbreitung
<b>Verwelken</b>	Infloreszenz verwelkt und fällt ab	-

Insgesamt wurden 68 Infloreszenzen (8 *A. hoffmannii*, 5 *A. lancifolium*, 4 *A. ochranthum*, 18 *A. pluricostatum*, 11 *S. phryniifolium*, 22 *S. silvicola*) an 59 Individuen (4 *A. hoffmannii*, 5 *A. lancifolium*, 3 *A. ochranthum*, 15 *A. pluricostatum*, 11 *S. phryniifolium*, 21 *S. silvicola*) untersucht. Sämtliche untersuchte Individuen und Infloreszenzen erhielten eine Kennzeichnung und wurden anhand der GPS-Koordinaten erfasst, die das Wiederauffinden für spätere Untersuchungen und eine Metasprache über verschiedene Individuen gleicher Art an ähnlichen Standorten möglich machen. Die Aufnahme der GPS-Daten erfolgte mit Hilfe eines GPS-Gerätes vom Typ etrex 30 (Garmin, Austria).

Ergebnisse entstammen mehr als 600 Beobachtungseinheiten (91 *A. hoffmannii*, 90 *A. lancifolium*, 26 *A. ochranthum*, 115 *A. pluricostatum*, 107 *S. phryniifolium*, 181 *S. silvicola*), die über 545 Stunden Beobachtungszeit (95h 13min *A. hoffmannii*, 22h 27min *A. lancifolium*, 37h 49min *A. ochranthum*, 141h 46min *A. pluricostatum*, 149h 3min *S. phryniifolium*, 99h 38min *S. silvicola*) lieferten. Die kürzeste Beobachtungseinheit betrug eine Minute, die längste 8 Stunden. Im Laufe der Beobachtungseinheiten (wie zum Beispiel die Beobachtung eines Pflanzenindividuums über 4 Stunden) konnten 11800 Einzelbeobachtungen (wie etwa die Beobachtung eines einzelnen Infloreszenzbesuchers) getätigt werden. Eine Einzelbeobachtung dauerte im Mittel 8:17min  $\pm$  1:14min. Mehr als ein Viertel dieser Einzelbeobachtungen dauerte länger als eine Stunde.

## **Direkte Beobachtung**

Taglich wurden die zu untersuchenden Pflanzenindividuen aufgesucht und auf folgende Aspekte hin untersucht: Individuen-Groe, Infloreszenz-Groe, Groe und Farbe von Spatha und Spadix, Vorhandensein von Antheren, Pollen, Narben, Feuchtigkeit auf den Narben, Nektar, Duftintensitat, Duftqualitat, Besucher-Taxa und deren Anzahl sowie deren Verhalten, wobei besonders auf Narben- oder Pollenkontakt geachtet wurde und sonstige Auffalligkeiten (siehe Anhang: Datenerhebungsblatt).

Das wohl wichtigste Untersuchungsmerkmal ist das Infloreszenzstadium, das sich wie zuvor schon erwahnt aus mehreren einzelnen Parametern ableiten lasst. Lag eine weibliche oder mannliche Phase vor, die sich vor allem durch ihre Duftintensitat auszeichnete, so wurde eine Beobachtung uber einen mehrere Stunden andauernden Zeitraum durchgefuhrt. Ob, wie stark und wonach eine Infloreszenz duftete, wurde bei jedem Besuch und bei langeren Besuchen in regelmaigen Zeitabstanden (etwa alle 30min) durch Riechwahrnehmung uberpruft. Auerdem wurden die Infloreszenzen in ihren unterschiedlichen Stadien fotografiert und gezeichnet. Eine Auswahl dieser der Dokumentation dienenden Fotografien und Zeichnungen ist in vorliegendem Dokument zu sehen. Samtliche angefuhrte Abbildungen sind speziell im Rahmen dieser Arbeit entstanden.

Bei langeren Beobachtungen lag besonderes Augenmerk auf den Besuchern und deren Verhalten. Um herauszufinden, ob sie als Bestauber in Frage kommen, muss erkannt werden, ob sie Pollen mit sich tragen und die weiblichen rezeptiven Narben damit beruhren. Nur so kann eine erfolgreiche Bestaubung und in spaterer Folge auch die Befruchtung stattfinden – vorausgesetzt das Insekt tragt den artrichtigen Pollen.

All diese einzelnen Aspekte wurden in der Auswertung mit dem Faktor der Zeit in Zusammenhang gebracht, namlich der Tageszeit und einem sich uber mehrere Tage hinweg vollziehenden Antheseverlauf. Die Besuchsdauer einzelner Individuen wurde in Intervallen von 30 Sekunden festgehalten.

Weiters wurden Herbarbelege gesammelt. Laubblatter von allen untersuchten Arten wurden geerntet und im Trockenschrank der Forschungsstation getrocknet. Das so beschleunigte Trocknungsverfahren konnte verhindern, dass sich Schimmelpilze oder andere Organismen auf oder in den Laubblattern ausbreiteten. Zuruck in sterreich wurden die gesammelten Laubblatter montiert und etikettiert.

### **Videobeobachtung**

Mittels Videobeobachtung konnten Infloreszenzen über einige Stunden andauernde Zeitspannen hinweg auf ihre Besucher hin analysiert werden. Das Videomaterial wurde in möglichst hoher Auflösung erstellt.

Täglich wurden mehrere Video-Kameras aufgestellt, sodass insgesamt 397h und 28 min (66h 24min *A. hoffmannii*, 12h 20min *A. lancifolium*, 36h 46min *A. ochranthum*, 136h 33min *A. pluricostatum*, 112h 5min *S. phryniifolium*, 33h 20min *S. silvicola*) aufgenommen werden konnten. Verwendete Camcorders waren HDR-CX190, HDR-CX333, HDR-CX730, HDR-CX900, FDR-AX333f (alle Sony, Weybridge, Großbritannien). Das erstellte Videomaterial konnte mit Hilfe des Video-Schnittprogramms MAGIX Video deluxe 2016 auf relevante Sequenzen untersucht werden und diese ausgeschnitten und gespeichert werden. So können nur die relevanten Video-Teile für spätere Zwecke aufbewahrt werden.

### **Insektenpräparation**

Die mittels Casher gefangenen Insekten wurden in Röhrchen übergeführt und möglichst zeitnah eingefroren. Befanden wir uns weit entfernt von der Tiefkühltruhe oder um die Pflanze ohne Unterbrechung weiter zu beobachten, wurden die Insekten mittels Essigether (Ethylacetat) betäubt und erst nach einigen Minuten oder Stunden eingefroren. So sollte sichergestellt werden, dass sich vor allem stachellose Bienen nicht putzten und somit vom Pollen befreien, der später im Elektronenmikroskop genauer untersucht wurde. Nach dem Einfrieren wurden kleine Käfer auf genadelte Papierstückchen geklebt und größere Insekten mit Nadeln zweier unterschiedlicher Stärken gepinnt. Die Beschriftung beinhaltet den Namen der Pflanze, deren Phase, das Datum, in den meisten Fällen die Uhrzeit und falls schon bekannt das Taxon, bestenfalls die Art, des Insekts.

### **Rasterelektronenmikroskopie**

Von jeder untersuchten Art wurden Pollenproben in kleinen Papierbriefchen abgenommen. Der Pollen konnte so unter Laborbedingungen trocknen, um später in einem Rasterelektronenmikroskop (REM) JSM-6390 (JEOL, Peabody, USA) untersucht und fotografiert zu werden. Von jeder

ursprünglich entnommenen Probe wurde eine Teilmenge direkt mit doppelseitigem Klebeband auf ein Aluminiumtischchen geklebt. Die anderen Teilproben wurden, nach erneutem Aufquellen in einer Quellschlösung und anschließendem Einlegen in Aceton, in einem Kritisch-Punkt-Trockner Autosamdri-815 (Tousimis, Rockville, USA) vorbehandelt. Diese Vorbereitung dient dazu Strukturen naturgetreu, möglichst ohne durch das Trocknen an der Luft entstehende Deformationen, erfassen zu können. Alle Proben wurden in einem Sputter-Gerät SCD 050 (BALTEC Maschinenbau AG, Pfäffikon, Schweiz) besputtert, also mit einer dünnen, leitfähigen Goldschicht bedampft. So konnte der Pollen möglichst gut im REM fotografiert und untersucht werden.

Um herauszufinden, ob bestimmte Insektenarten als Bestäuber in Frage kommen, wurden auch diese im REM genauer betrachtet und auf Pollen der untersuchten Pflanzenarten kontrolliert. Vor allem Insekten, die bei einer Infloreszenz in der weiblichen Phase, also mit rezeptiven Narben, gefangen worden sind, geben Auskunft über mögliche Bestäubung. Nur durch die starke Vergrößerung des REM wird sichtbar, ob und wo sich Pollen welcher Art auf einem Insekt befindet. Erst durch diesen Arbeitsschritt können korrekte, vertrauenswürdige Aussagen über mögliche Bestäuber-Taxa gemacht werden.

Blütenstände von *A. hoffmannii*, *A. ochranthum* und *S. phryniifolium* wurden nach Einlegen in eine Alkoholreihe (je ein bis zwei Stunden in 70%, 85% und 95%) in Aceton übergeführt. Nach einer Nacht in Aceton wurden die Proben im Kritisch-Punkt-Trockner weiterbehandelt, bevor sie im REM untersucht wurden.

### **Duftproben**

Das für die Probennahme des Duftes angefertigte Gerät (Abb. 3A) enthielt eine Membranpumpe (Garden Denver, Deutschland), die immer mit etwa 200ml/min Saugstrom betätigt wurde. Die Probenröhrchen bestanden aus Glas und wiesen einen 2mm großen Durchmesser auf. Sie waren jeweils mit 1,5mg Aktivkohle Carbotrap B und porösem Kunstharz Tenax (beide Supelco, Deutschland) gefüllt.

Das Verfahren zur Probenahme vollzog sich folgendermaßen: Zuerst musste die mögliche Saugleistung abhängig vom Akku-Zustand des Duftabsaug-Geräts getestet werden. Reichte diese aus, dann konnte ein an allen vier Seiten mit einem handelsüblichen LötKolben zugeschweißtes

Polyethylen-Säckchen (Toppits, Minden, Deutschland) an einer Breitseite aufgeschnitten werden, sodass es über den Spadix, von dem der Duft ausging, übergestülpt werden konnte. Sobald das Säckchen unten verschnürt war, wurde die Stoppuhr gestartet. Die Dauer der Anreicherungsphase wurde bei jeder Duftprobe aufgenommen. Nun wurden die Röhrchen für die Probenahme auf den Schlauch gesteckt. Hierbei musste darauf geachtet werden, dass das Röhrchen, das später zur Auswertung diente, steril blieb. Nach zum Beispiel 2min Anreicherung des Duftes im Säckchen, wurden 2min lang Luft und die darin enthaltenen Moleküle eingesaugt. Nach genau dieser Zeitspanne wurde das Probenröhrchen unverzüglich in ein kleines Schraubfläschchen gegeben, wieder ohne jeglichen Körper- oder Pflanzenkontakt. Eine zweite Messung diente als Kontrolle. Außerdem wurde eine weitere Kontrollmessung der Umgebungsluft auf die gleiche Art – Luft wurde in einem Säckchen eingeschlossen, angereichert und abgesaugt – durchgeführt. So angefertigte Duftproben können später mittels Gaschromatografie auf ihre einzelnen Bestandteile untersucht werden.

### **Anlockversuche**

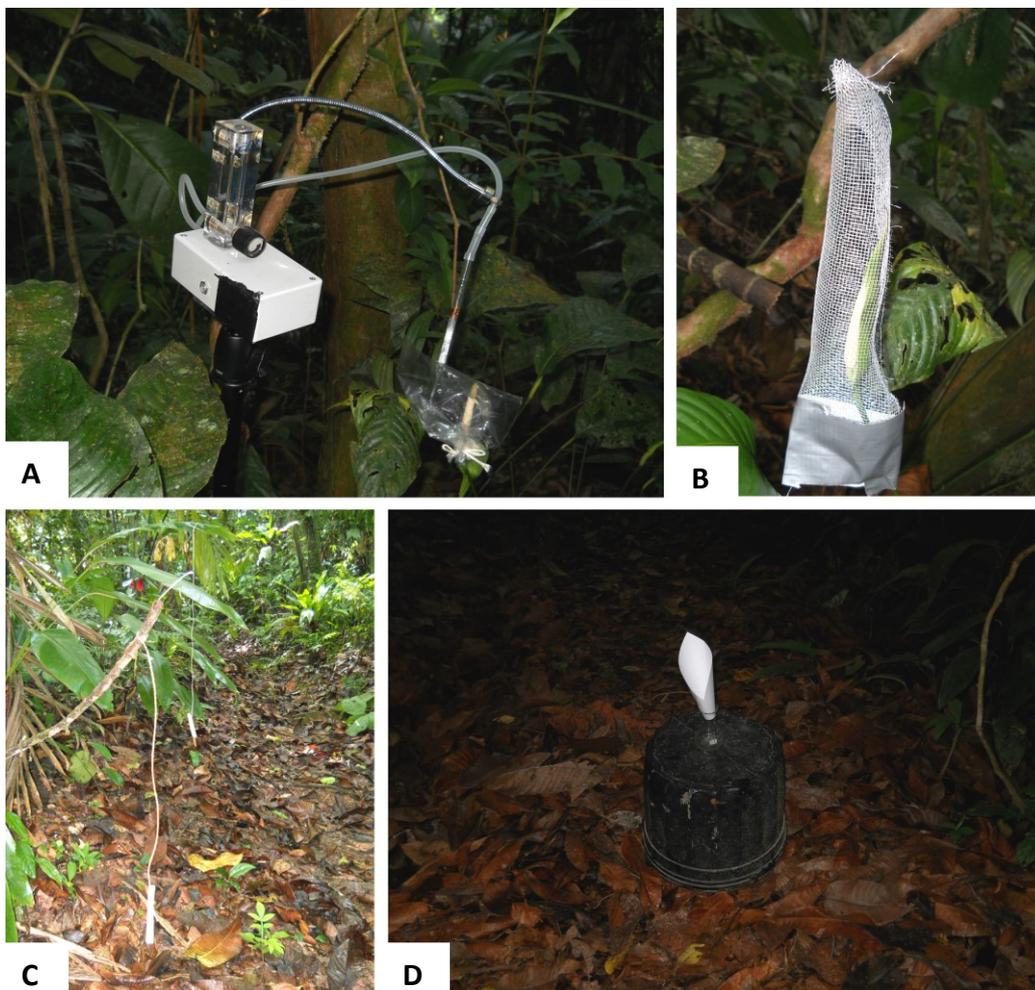
Es wurden Anlockversuche mit drei verschiedenen Duftproben durchgeführt. Zuerst wurde ein Eluat vom Duft von *S. silvicola* hergestellt. Hierfür wurde an zwei aufeinanderfolgenden Tagen jeweils 3h Duft eingesaugt. In einem aufgesteckten Röhrchen, das mit Aktivkohle und Kunstharz gefüllt war, konnten sich Moleküle sammeln, die später mit 1ml Aceton ausgewaschen wurden. Außerdem wurden die beiden Substanzen Dihydro- $\beta$ -ionon und Geranylaceton in Reinform und als Gemisch zu unterschiedlichen Tageszeiten zur Anlockung eingesetzt. Diese beiden Stoffe waren zuvor von F. Etl in der Araceae-Gattung *Alocasia*, die im Untersuchungsgebiet Prachtbienen angelockt hatte, als Dufthauptbestandteile ausgemacht worden. Von den sechs für diese Arbeit untersuchten Arten gab es zum Untersuchungszeitpunkt noch keine Information über Duftbestandteile.

Insgesamt wurden 10 Anlockversuche jeweils in der Früh zwischen 5:30 Uhr und 7:30 Uhr oder am Abend von 17:30 Uhr bis 19:30 Uhr durchgeführt.

Da zu diesen Zeiten unterschiedliche Insekten zu erwarten waren, wurden auch die Duftfallen dementsprechend angepasst. Morgens wurden duftende Papierrollen in Infloreszenzgröße zur Anlockung fliegender Insekten wie Euglossini aufgehängt (Abb. 3C). Abends bestanden die Fal-

len jeweils aus einem Erlenmeyerkolben mit duftendem Trichteraufsatz, der mittels Klebeband befestigt worden war, sodass sich Coleoptera oder andere in Blüten eher krabbelnde Insekten darin sammeln konnten (Abb. 3D). Aufgrund dieses Aufbaues mussten die morgendlichen Fallen die gesamte Versuchszeit über beobachtet, die abendlichen hingegen nur regelmäßig überprüft werden. Dieses Verlassen des Experimentgebiets diente auch dazu, die nächtlichen Besucher nicht durch ständiges Licht (der Taschenlampen) zu stören.

Die Experiment-Standorte wurden möglichst authentisch gewählt, also im zum Stationsgarten vergleichsweise ungestörten Wald und nahe, aber nicht direkt neben untersuchten Individuen.



**Abbildung 3: Methoden. A** Einsaugen des Dufts bei *S. silvicola*, **B** Metallgitter über Infloreszenz von *S. silvicola* für Ausschlussversuch, **C** Morgendliche Duftfalle und **D** Abendliche Duftfalle

### **Ausschlussversuch**

Ein Metallgitter, durch dessen Größe zwar wenige Millimeter große Coleoptera aber keine Euglossini passen, wurde mittels Klebeband über den gesamten Blütenstand, inklusive Spatha angebracht (Abb. 3B). Diese Barriere wurde vor der weiblichen Phase angebracht und über die gesamte weibliche Phase übergestülpt gelassen. So durchgeführte Ausschlussversuche dienten dazu, herauszufinden, ob kleine Insekten, die das Gitter passieren können, als Bestäuber fungieren. Dieser Versuch wurde an einer Infloreszenz von *Spathiphyllum silvicola* durchgeführt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Morphologische Aspekte

#### Artspezifische Besonderheiten zur Wiedererkennung im Feld

*A. hoffmannii* ist die einzige der insgesamt sechs untersuchten Arten, die auch epiphytisch vorgefunden wurde. Die Laubblätter sind typisch für *Anthurium* herzförmig, der Spadix hingegen ist im Unterschied zu den anderen untersuchten Arten dieser Gattung creme-weiß.

*A. lancifolium* ähnelt in seiner Morphologie und seinen Standorten *S. silvicola*. Die Laubblätter sind lanzettförmig-oval und unterscheiden sich von denen von *Spathiphyllum* bei genauerer Betrachtung durch die Nervatur: Ein Blattnerve läuft, typisch für *Anthurium*, dem Blattrand parallel entlang wie ein Rahmen. Die Infloreszenz ist meist relativ lang und dünn und etwas spitzer zulaufend als bei *Spathiphyllum*. Der Spadix selbst ist weiß, oft mit einem deutlicheren Grünstich als bei *S. silvicola*.

*A. ochranthum* und *A. pluricostatum* ähneln sich besonders stark. Der Spadix beider Arten ist gelb-orange, die Laubblätter herzförmig. Aber ein eindeutiges Merkmal unterscheidet sie, nämlich die Form des Blattstielquerschnitts: Bei *A. ochranthum* ist dieser kreisrund, bei *A. pluricostatum* kantig.

*S. phryniifolium* ist eine Art, die besonders hochwüchsig werden konnte. Sie zeichnet sich abgesehen davon auch durch ihre kegelförmig abstehenden weiblichen Blütenteile aus, sodass der Eindruck eines weißen, dicken Spadix mit vielen, rundum gleichmäßig verteilten Zacken entsteht.

*S. silvicola* hat ebenfalls einen weißen Spadix, der hingegen dünner und durch eingesenktere weibliche Blütenteile, ebenmäßiger erscheint. Diese Pflanzenart wirkt insgesamt zierlicher als die andere untersuchte *Spathiphyllum*-Art.

#### Laubblätter

Ginge man nur nach der Form der einfachen, ganzrandigen Laubblätter, so könnte man eher zwei Taxa zu je drei unterschiedlichen Subtaxa einteilen (Abb. 4). Denn es gibt gattungsüberschreitende Ähnlichkeiten bezüglich der Laubblattform. Die sonst für *Anthurium* so typischen

herzförmig-deltoiden Laubblätter (Abb. 4A, 4C, 4D) sucht man bei *A. lancifolium* (Abb. 4B) vergebens. Diese Art hat *Spathiphyllum*-ähnliche (Abb. 4E, 4F), jedoch in Richtung Blattbasis etwas breiter lanzettförmig-ovale beziehungsweise elliptische Laubblätter.

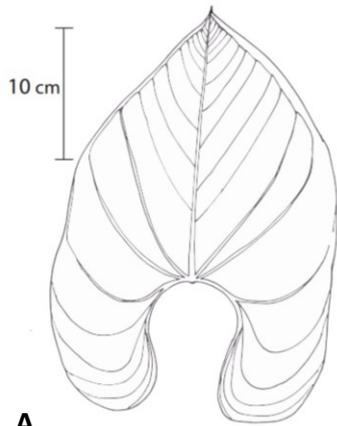
Die Blattstielquerschnitte sind bei allen untersuchten Arten, außer *A. pluricostatum*, eher kreisrund, außer bei *A. pluricostatum*, der mit mehrkantigen, leistung gerippten Stielen hervorsticht.

Da sich eine der Forschungsfragen mit der Unterscheidung von *A. ochranthum* und *A. pluricostatum* befasste, sind diese hinsichtlich der Laubblattgröße und -form noch etwas genauer untersucht worden.

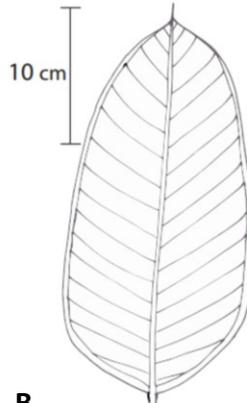
**Tabelle 2: Mittlere Laubblatt-Maße von *Anthurium ochranthum* und *Anthurium pluricostatum* (in cm)**

	<i>Anthurium ochranthum</i>	<i>Anthurium pluricostatum</i>
n = Laubblätter	9	14
<b>Länge</b>	50,2 ± 10,9	37,4 ± 6,2
<b>Breite in Mitte</b>	23,4 ± 4,7	36,6 ± 6,7
<b>Breite an Blattgrund</b>	32,6 ± 4,7	34,0 ± 5,0

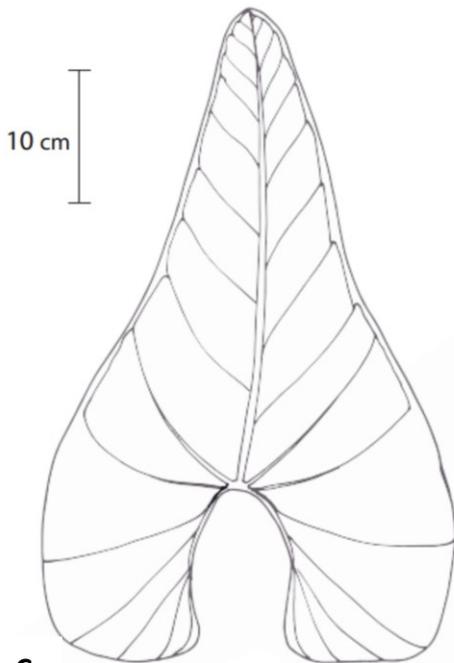
Aus den in obiger Tabelle dargestellten Maßen ergeben sich, abgesehen von den auffällig ungleichen Stielquerschnitten, folgende Unterschiede zwischen den beiden Arten bezüglich ihrer Laubblätter: Ein Laubblatt von *A. ochranthum* ist 34,4% länger und in der Blattmitte 36,0% sowie am Blattgrund 4,3% schmaler als eines von *A. pluricostatum*. Sie mögen folglich eine auf den ersten Blick ähnliche Blattform und -größe aufweisen, unterschieden sich bei genauerer, systematischer Betrachtung jedoch eindeutig voneinander.



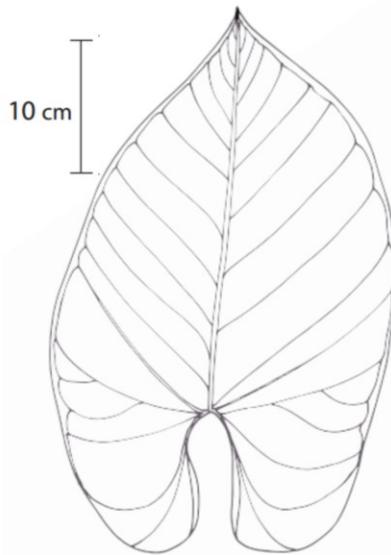
**A**



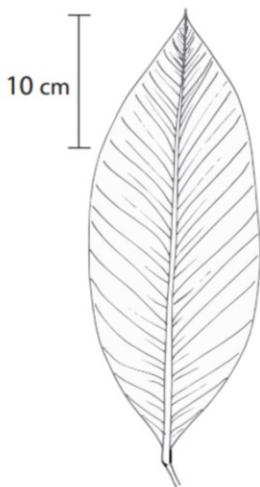
**B**



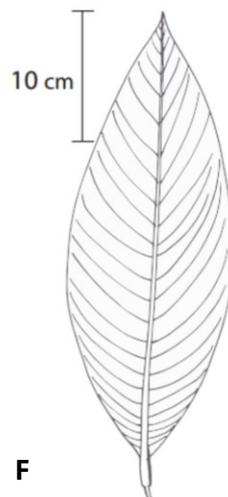
**C**



**D**



**E**



**F**

Abbildung 4: Laubblätter. A *A. hoffmannii*, B *A. lancifolium*, C *A. ochranthum*, D *A. pluricostatum*, E *S. phrynifolium* und F *S. silvicola*

## Infloreszenzen

Alle untersuchten Infloreszenzen (Abb. 6, 8) besitzen einen prinzipiell radiärsymmetrischen, aufrecht als Verlängerung des Blütenstandstiels stehenden, nicht zonierten Spadix, der manchmal leicht geneigt oder sogar ein bisschen gebogen sein kann. Eine Krümmung tritt vor allem bei eher weniger breiten und eher langen Spadices auf. Die an einer Seite entspringende Spatha ist in vielen Fällen, vor allem im späteren Antheseverlauf so weit nach hinten hinuntergeklappt, dass sie die Symmetrie der Blume aus Sicht des Besuchers kaum beeinflusst. Bei den untersuchten *Anthurium*-Arten ist die Spatha in Relation zum Spadix etwa gleich lang oder sogar ein wenig kürzer. Bei den beiden *Spathiphyllum*-Arten ist die Spatha deutlich länger als der Spadix. *S. phrynifolium* ist bezüglich Wuchshöhe und Spatha-Länge als größte Art zu verzeichnen. Artsspezifische Größenangaben sind folgender Tabelle zu entnehmen:

**Tabelle 3: Mittlere Individuen-, Spadix- und Spatha-Größe in ♀ und ♂ Phase (in cm)**

n = Individuen	Phase	<i>Anthurium hoffmannii</i> (n=5)	<i>Anthurium lancifolium</i> (n=3)	<i>Anthurium ochranthum</i> (n=1)	<i>Anthurium pluricostatum</i> (n=9)	<i>Spathiphyllum phrynifolium</i> (n=6)	<i>Spathiphyllum silvicola</i> (n=20)
<b>Individuum</b>	♀ & ♂	57,0 ± 2,4	70,0 ± 14,1	102,0	65,8 ± 10,2	130,8 ± 20,0	75,4 ± 16,7
<b>Spadix</b>	♀	8,5 ± 1,4	10,0 ± 1,0	9,5	12,8 ± 4,1	6,9 ± 2,8	8,1 ± 2,2
	♂	8,6 ± 1,4	14,0 ± 2,1	9,8	14,4 ± 2,8	10,0 ± 2,5	6,2 ± 1,0
<b>Spatha</b>	♀	10,5 ± 2,7	9,8 ± 0,8	8,0	10,7 ± 4,0	22,5 ± 5,2	13,2 ± 3,3
	♂	10,5 ± 2,7	9,3 ± 1,2	8,3	14,5 ± 3,2	27,5 ± 6,5	13,5 ± 1,8

Aus diesen Daten aller Arten ergibt sich von der weiblichen auf die männliche Phase ein mittlerer Zuwachs beim Spadix um rund 13% und bei der Spatha um zirka 10%.

Die Spadices der *Anthurium*-Arten sind zwar ungleich dick, aber allesamt mit einer ziemlich glatten, ebenen Oberfläche versehen (Abb. 5A), vorausgesetzt man sieht über die später im Antheseverlauf austretenden Antheren hinweg. Die lanzettlichen Spathen sind parallelnervig und im Normalfall frisch grün. Das Perigon besteht jeweils aus 4 Tepalen (Abb. 5B).

*A. hoffmannii* (Abb. 6A) hat creme-weiße Spadices gleichmäßiger Dicke mit abgerundeten Spitzen.

Die Spadices von *A. lancifolium* (Abb. 6B) sind im Vergleich dazu weiß mit grünlichem Farbeinschlag, länger und dünner, sowie sich zur Spitze hin verjüngend. Die Spathen sind bei dieser Art eher schmal lanzettlich.

*A. ochranthum* (Abb. 6C) zeichnet sich durch die dicksten Spadices aller im Rahmen dieser Arbeit untersuchten *Anthurium*-Arten aus. Sie sind intensiv gelb, im Laufe der Anthese können dunkelorange Flecken auftreten. Die dem Spadix zugewandte Spatha-Innenseite ist bei dieser Art aufgehellt und fast weißgrün. Die Blattnerven der Spatha erscheinen lila.

*A. pluricostatum* (Abb. 6D) weist ebenfalls gelb-orange Spadices auf, die jedoch deutlich dünner und länger sind als bei *A. ochranthum*. Die Spathen sind eher grüngelb.

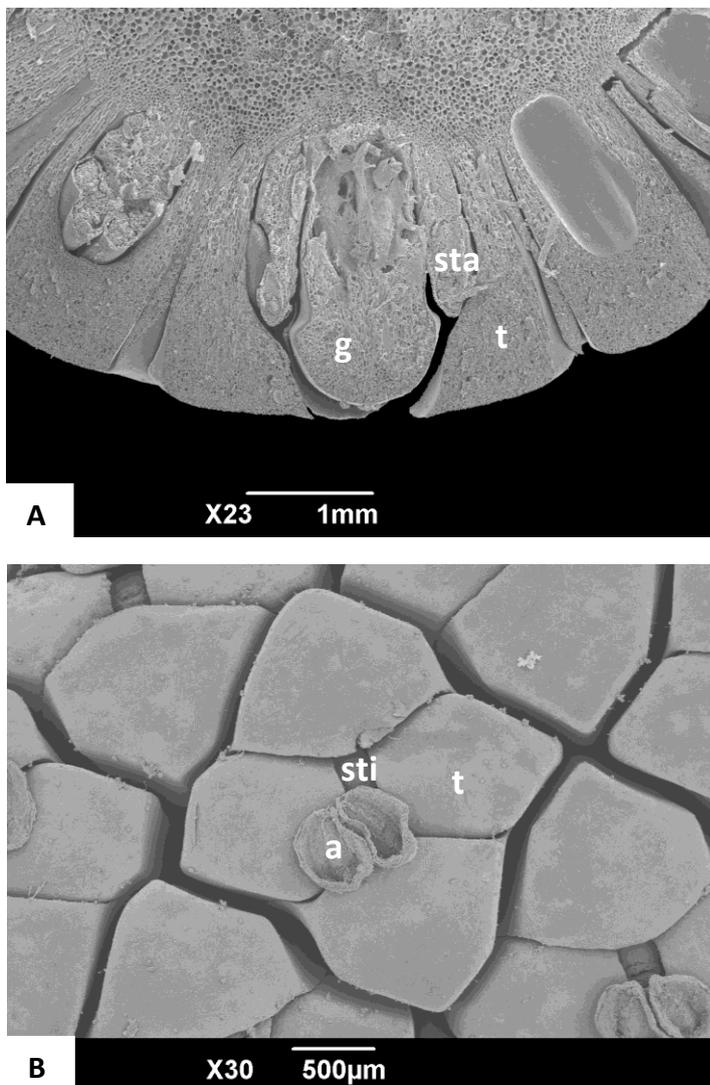


Abbildung 5: Einzelblüte am Spadix. A *A. ochranthum* im Längsschnitt (Spadix-Querschnitt) mit g Gynoecium, sta Stamen, t Tepale und B *A. hoffmannii* von außen am Spadix mit a Anthere des Stamens, sti Stigma des Gynoeci- ums, t Tepale

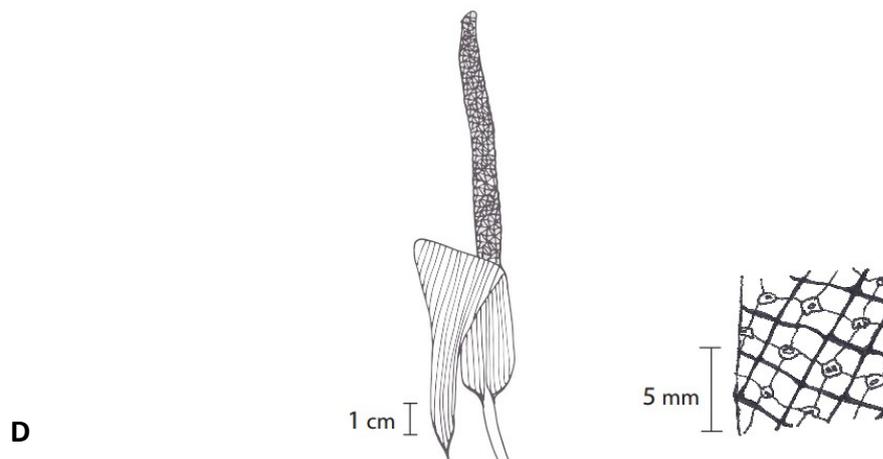
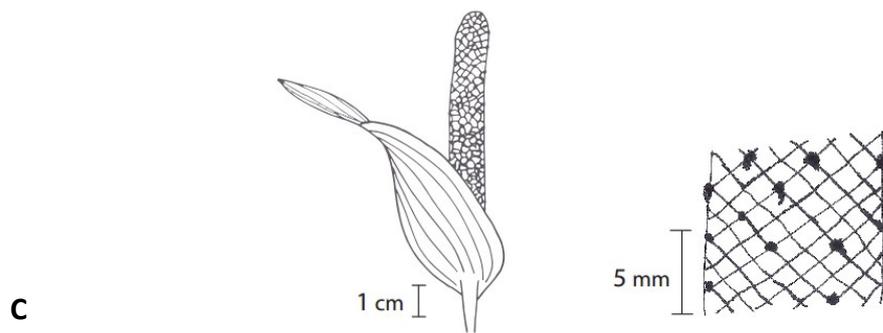
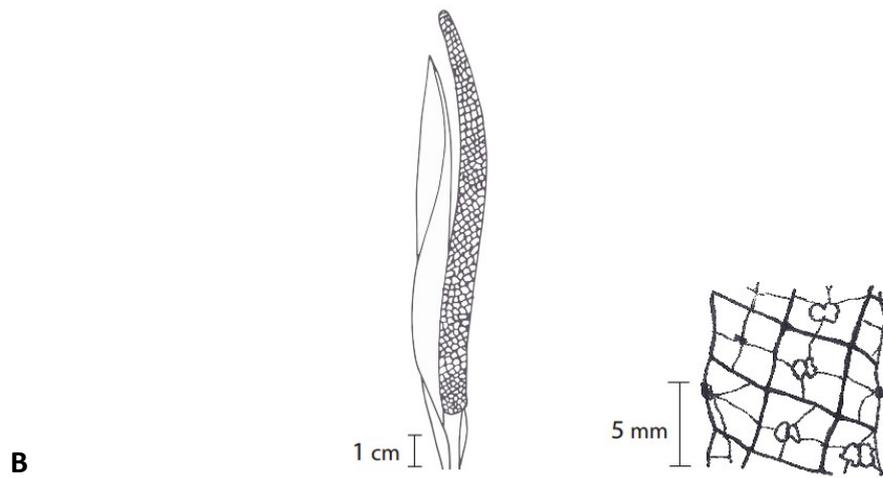
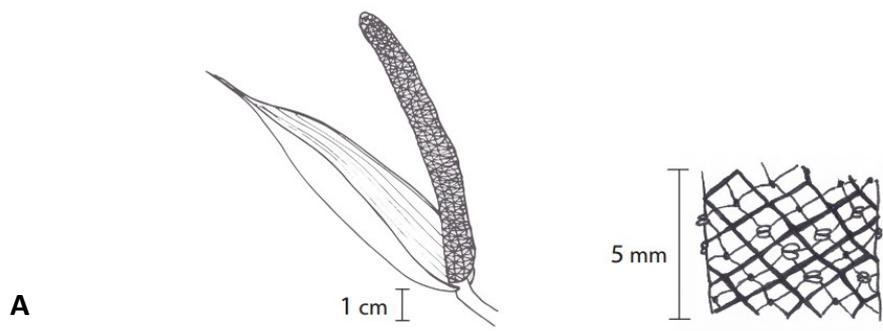


Abbildung 6: ♀ Infloreszenzen (links) und ♂ Teil des Spadix (rechts). A *A. hoffmannii*, B *A. lancifolium*, C *A. ochranthum* und D *A. pluricostatum*

Die beiden untersuchten *Spathiphyllum*-Arten haben Spadices, die reinweiß bis cremefarben sind, sogar ein Grüneinschlag ist nicht selten. Die Spathen sind fiedernervig. Hier bilden 6 Tepale je ein Perigon.

Bei *S. phryniifolium* (Abb. 7A, 7B, 8A) ist das Gynoecium stark konisch hervortretend, sodass sie als einzelne, aus dem Spadix abstehende Zacken erkennbar sind. Deren Narben sind ein wenig eingeschnitten, sodass die drei Narbenlappen erkennbar sind. Ein typischer Spadix ist im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten von breiter, kurzer und stumpfer Form und nicht an der Basis der Spatha, sondern etwas höher entspringend. Die nie nach hinten umgeschlagene Spatha ist beidseitig tiefgrün und breit-lanzettlich.

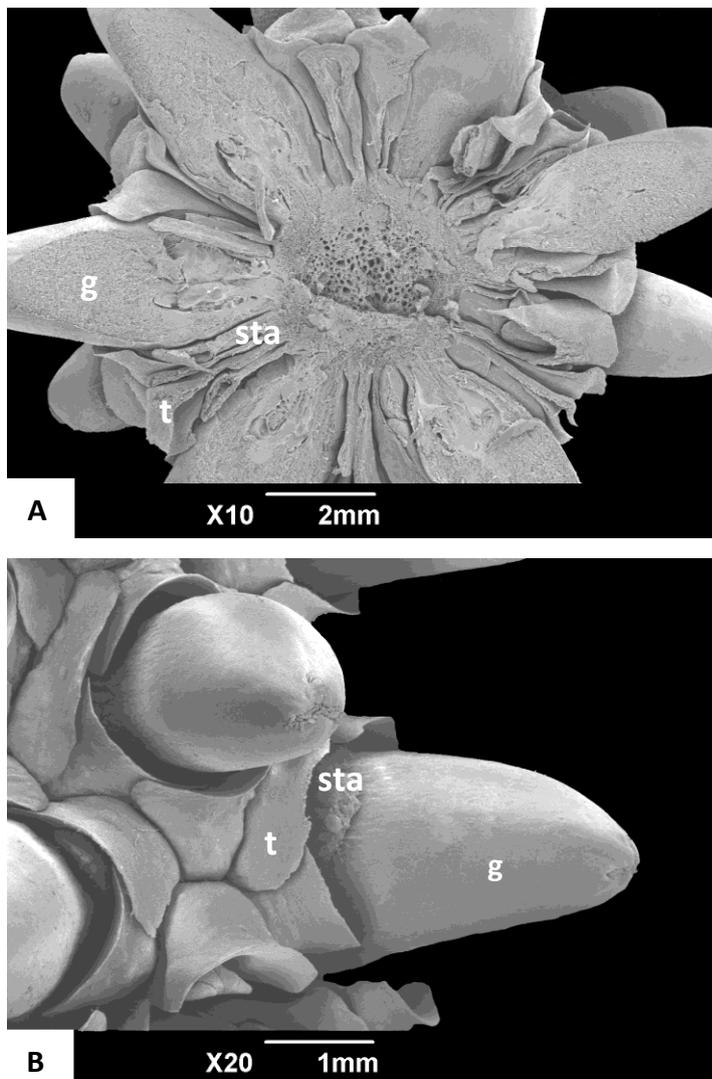


Abbildung 7: Einzelblüten am Spadix von *Spathiphyllum phryniifolium*. A Spadix-Querschnitt und B von außen am Spadix; jeweils mit g Gynoecium, sta Stamen, t Tepale

Bei *S. silvicola* (Abb. 8B) sind die einzelnen Gynoecien aus dem Spadix als kleine, leicht konvexe Aufwölbungen austretend. Die Spadices haben eine schlanke, sich nur wenig verjüngende Form. Die Spathen sind außen hellgrün und innen weißgrün. Sie wölben sich oft nach außen, sodass eine schiffchen-ähnliche Form entsteht, nicht selten sind sie aber auch zurückgeklappt vorzufinden. Die Spathen laufen zu einer langen dünnen Spitze zu.

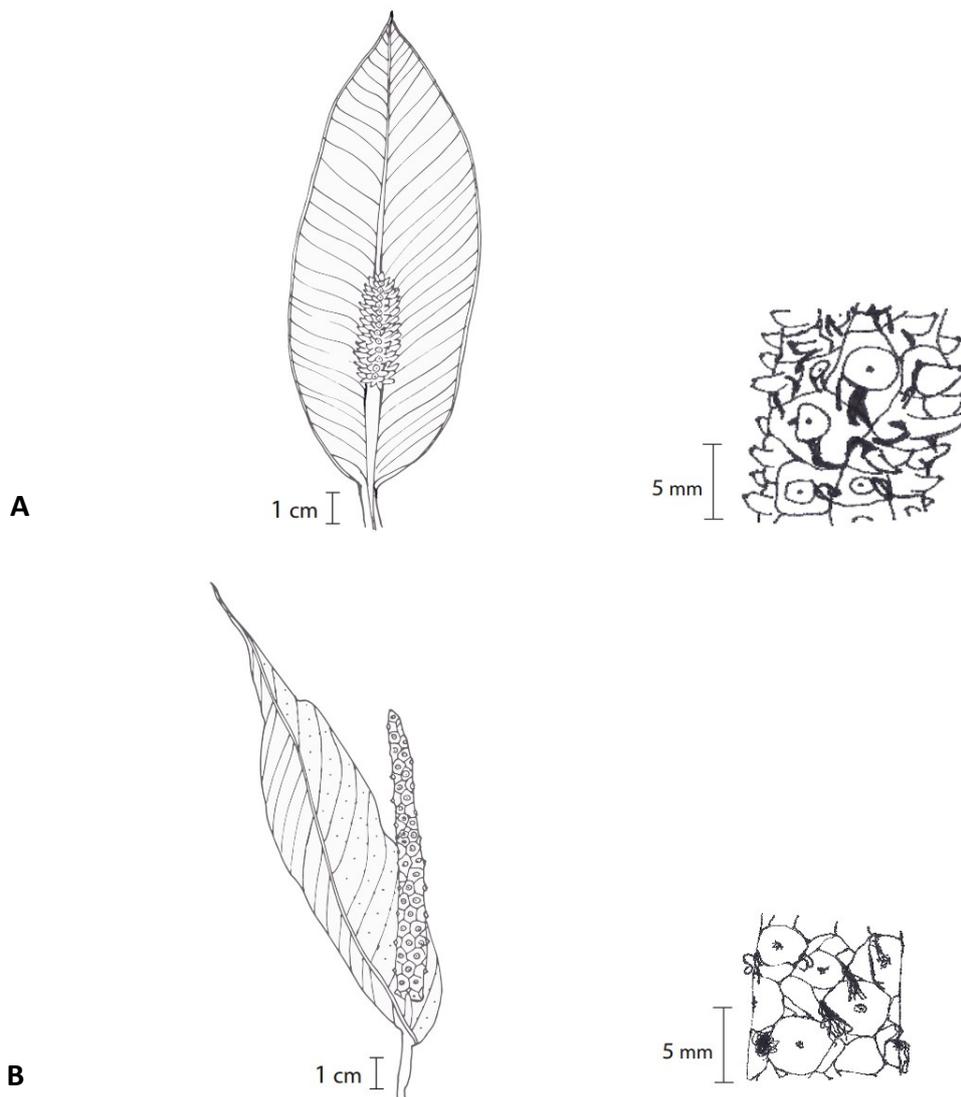


Abbildung 8: ♀ Infloreszenzen (links) und Teil des Spadix ♂ (rechts). A *S. phryniifolium* und B *S. silvicola*

## Pollen

Bei allen sechs untersuchten Arten werden die Pollenkörner einzeln, d. h. als Monaden verbreitet. Die Polarität kann als isopolar beschrieben werden. Pollen von *Anthurium* ist eher klein (20 bis 25  $\mu\text{m}$ ), bei *Spathiphyllum* mittelgroß (30 bis 35  $\mu\text{m}$ ). Es sind keine Tetradenmarken erkennbar.

Tabelle 4: Unterschiede in Pollenmorphologie

	<i>Anthurium hoffmannii</i>	<i>Anthurium lancifolium</i>	<i>Anthurium ochranthum</i>	<i>Anthurium pluricostatum</i>	<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	<i>Spathiphyllum silvicola</i>
<b>Form (KPT)</b>	spheroidal	spheroidal	spheroidal	spheroidal	spheroidal	oblat
<b>Kontur (polar, KPT)</b>	zirkulär	zirkulär	zirkulär	zirkulär	zirkulär	elliptisch
<b>Kontur (äquat., KPT)</b>	zirkulär	zirkulär	zirkulär	zirkulär	zirkulär	zirkulär
<b>Form (trocken)</b>	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	oblat	oblat
<b>Kontur (polar, trocken)</b>	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	elliptisch	elliptisch
<b>Kontur (äquatorial, tr.)</b>	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	elliptisch	elliptisch
<b>Einfaltung (trocken)</b>	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig	unregelmäßig
<b>Größe in <math>\mu\text{m}</math></b>	zirka 25	zirka 25	zirka 25	zirka 20	zirka 30 - 35	zirka 25 - 30
<b>Apertur</b>	porat (1-2)	porat (1-2)	porat (1-3)	porat (1-3)	inaperturat	inaperturat
<b>Ornamentation</b>	foveolat	retikulär, mikroechinat	foveolat	retikulär	plikat	plikat
<b>Kristalle</b>	keine	keine	keine	kubisch	keine	keine

Besonders folgende Oberflächenmerkmale sind hervorzuheben: Aus einer Foveola, also der Öffnung der äußersten Pollenummantelung, stehen bei *A. ochranthum* (Abb. 10A) viele einzelne Strukturen ab, während diese bei *A. pluricostatum* (Abb. 10B) in geringerer Dichte auftreten. Die *Spathiphyllum*-Arten (Abb. 10D, 11B) zeichnen sich durch ihre Ektexine mit zahlreichen Längsrippen aus, die an ihren Enden zu zwei Scheiben zusammenlaufen. Diese Scheiben sind jedoch nicht deren Pole, sondern befinden sich am Äquator. *S. phrynifolium* (Abb. 9E) unterscheidet sich von *S. silvicola* (Abb. 9F) durch eine spheroidale Form im kritisch-Punktgetrockneten Zustand.

Gewöhnlich getrocknet fallen sämtliche Pollenkörner in sich zusammen, wobei die von *Anthurium* unregelmäßig von mehreren Seiten her einklappen und sich die von *Spathiphyllum* eher flach zusammenziehen (Abb. 11B).

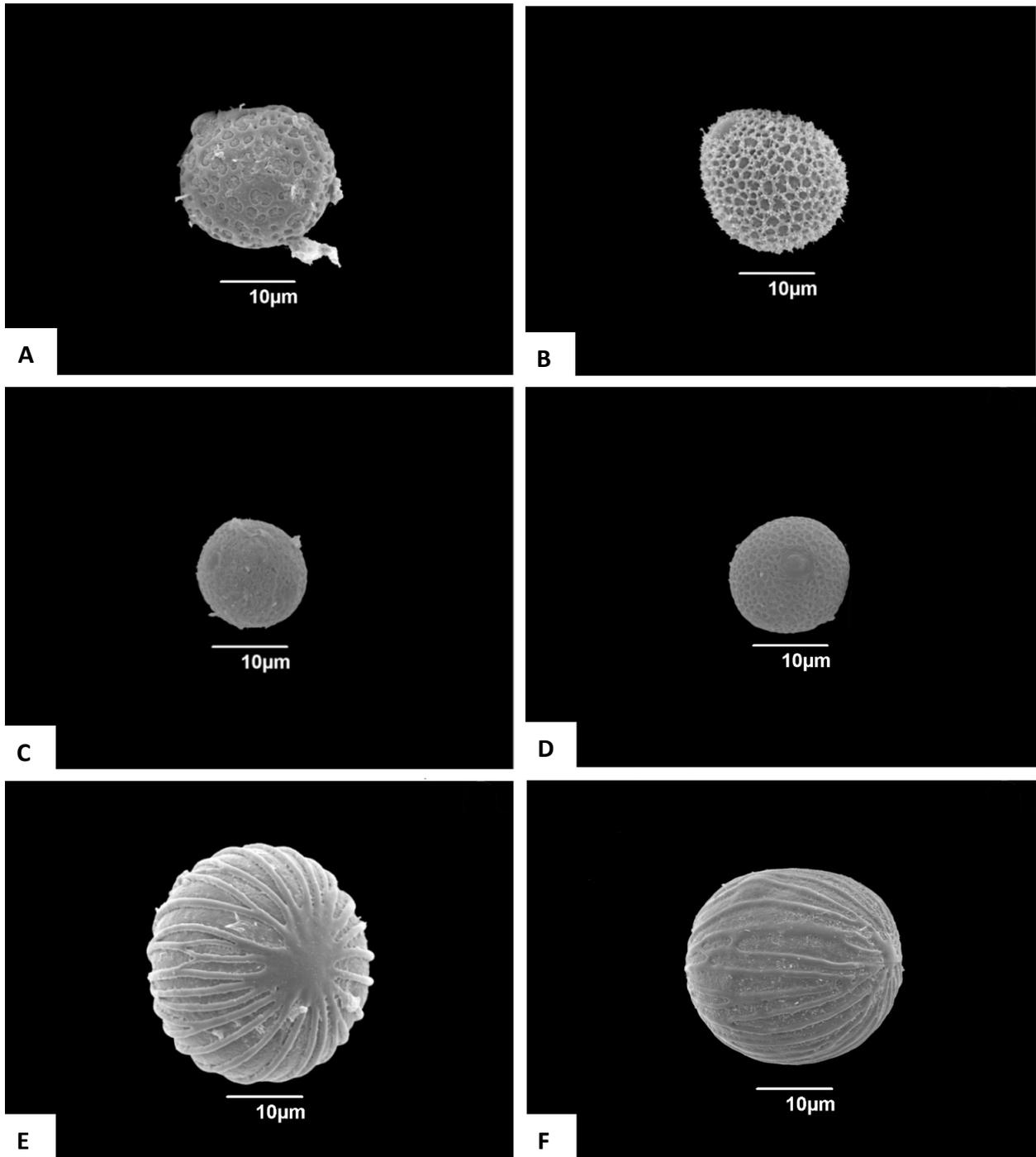


Abbildung 9: Pollen kritisch-Punkt-getrocknet. A *A. hoffmannii*, B *A. lancifolium*, C *A. ochranthum*  
 D *A. pluricostatum*, E *S. phryniifolium* und F *S. silvicola*

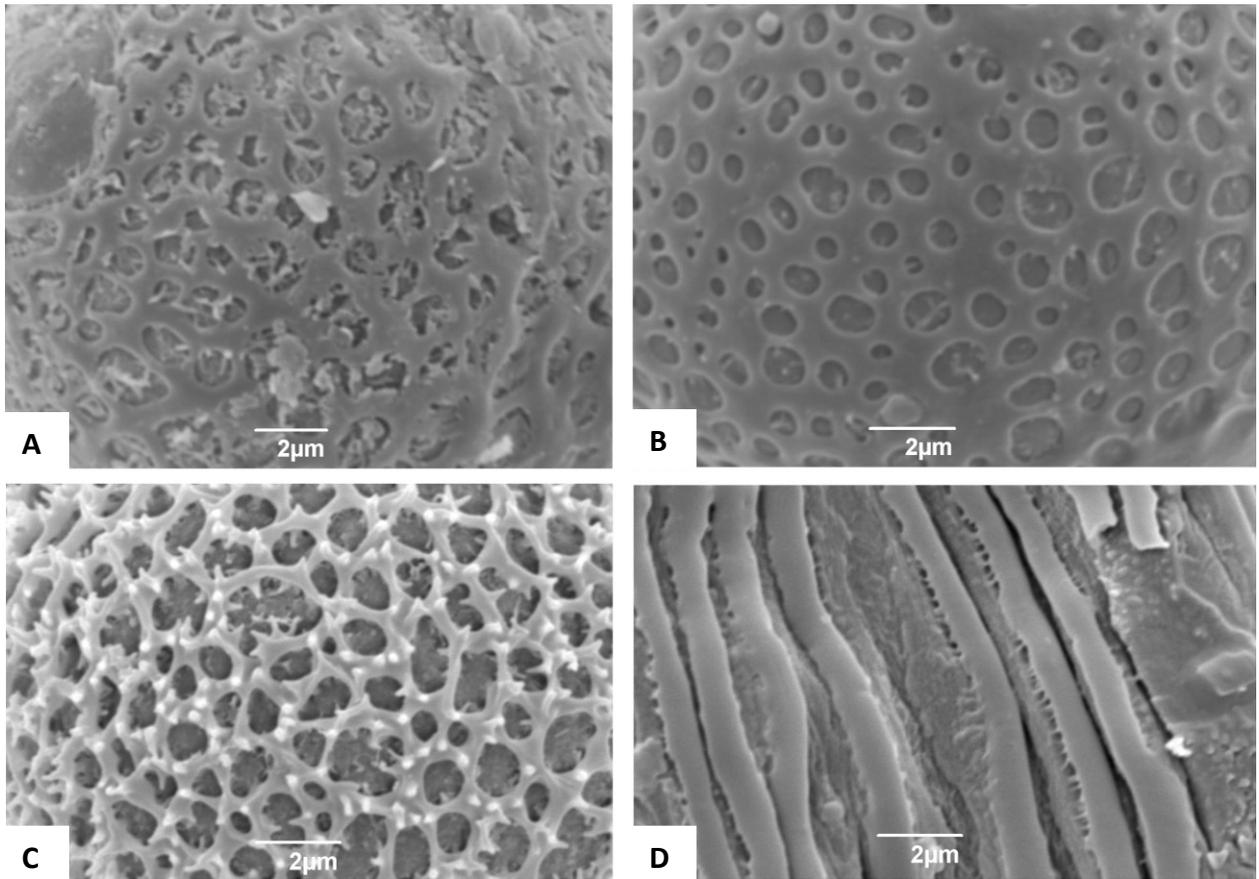


Abbildung 10: Pollenoberflächen. A *A. ochranthum* (KPT), B *A. pluricostatum* (KPT), C *A. lancifolium* (KPT) und D *S. phryniifolium* (trocken)

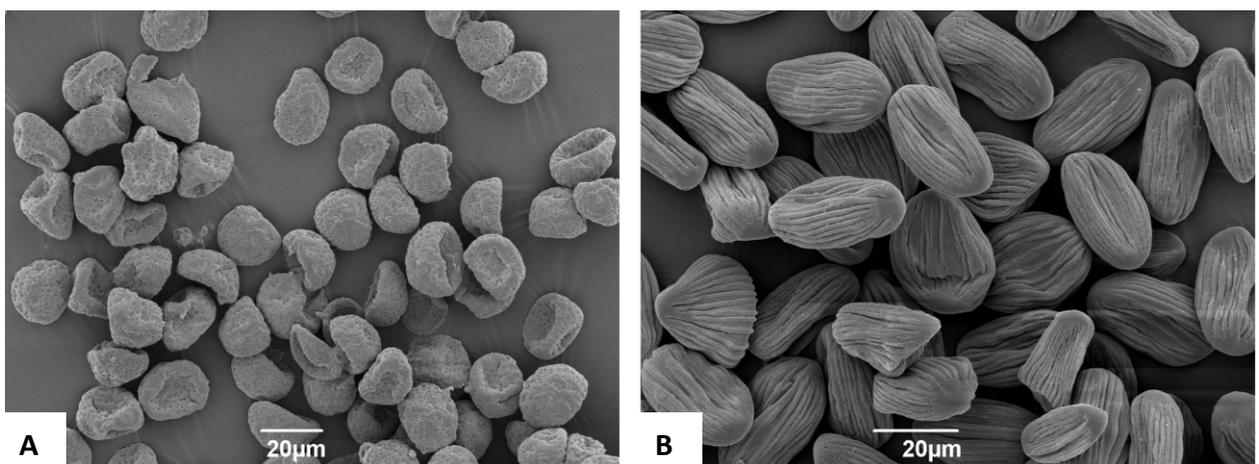


Abbildung 11: Pollen trocken. A *A. hoffmannii* und B *S. silvicola*

### 3.2 Antheseverlauf

An Tabelle 1 anschließend werden nun für die einzelnen Phasen typische Merkmale und Auffälligkeiten dargelegt. Besonderes Augenmerk lag auf den für die Bestäubung wichtigen Phasen, in denen entweder rezeptive Narben oder Pollen erschienen.

Die Infloreszenzentwicklung erfolgt unscheinbar über mehrere Tage, manchmal sogar Wochen hinweg. In frühen Stadien sind die Infloreszenzen von sich entwickelnden Laubblättern auf den ersten Blick nicht eindeutig zu unterscheiden. Es ist nur die den Spadix umhüllende, zusammengerollte grüne Spatha sichtbar.

Die kurze, nur wenige (meist 1 bis 2) Tage andauernde präflorale Phase zeichnet sich durch eine zumindest teilweise geöffnete Spatha aus, ohne dass die Narben rezeptiv sind. Die Spadices sind oft noch grünlich gefärbt, die Konturen wirken weich und sind durch den bisherigen Schutz der Spatha unversehrt (Abb. 12A, 12E, 13A, 13E).

Am ersten Tag der eigentlichen Anthese erschienen ebenfalls früh morgens winzige Tröpfchen an den Spitzen der aus dem Spadix hervorstehenden Gynoecien. Diese weibliche Phase (Abb. 12B, 12F, 13B, 13F) kann auch anhand des erstmals auftretenden, artspezifischen Duftes identifiziert werden.

Bevor die Antheren aus dem Spadix heraustreten, ist eine zwischenzeitliche vormännliche Phase zu verzeichnen, in der die Narben nicht mehr rezeptiv sind. Es findet zu dieser Zeit auch keine Duftproduktion statt. Äußerlich unterschied sich diese Phase, bis auf die fehlenden Tröpfchen, nicht von der weiblichen Phase. Diese Übergangszeit ist intraspezifisch unterschiedlich lang ausgeprägt, wobei es sich um Unterschiede von wenigen Stunden bis zu zwei Tagen handelt.

Die männliche Phase beginnt auch intraspezifisch zu unterschiedlichen Zeiten, aber jedenfalls spätestens nach Ende der weiblichen Phase und jeweils morgens oder im Laufe des Vormittags. Verblühte Narben verfärben sich zunehmend dunkel, gräulich oder bräunlich. Diese Phase ist bei den beiden untersuchten Gattungen ein wenig unterschiedlich ausgeprägt. Bei *Anthurium* treten zuerst die als kleine Kügelchen deutlich sichtbaren Antheren aus, die aber anfangs noch geschlossen sind (Abb. 6A-D). Erst im Laufe des Morgens öffnet sie sich, wobei unklar ist, ob dies von selbst oder durch Einwirkungen der Besucher geschieht. Beobachtungen wie Berührungen der Antheren durch Euglossini beim Duftsammeln oder das Beißen an Antheren durch

Meliponini bei *A. hoffmannii* warfen diesbezügliche Fragen auf. Jedenfalls ist Pollen anfangs kompakt in den Antheren und tritt dann als Staub, der sich über den gesamten Spadix verteilt, aus (Abb. 12C, 12G). Außerdem ist ein Trend dahingehend erkennbar, dass die Antheren bei *Anthurium* zuerst vermehrt im unteren Teil des Spadix, dann nach und nach auch weiter oben austreten. Frische Antheren erscheinen aber immer morgens. Bei *Spathiphyllum* schieben sich fadenähnliche Strukturen neben den Gynoecien empor, die dann von dort aus herabhängen (Abb. 8A, 8B, 13C, 13G). Diese Fäden bestehen aus dicht gepackten, eine einheitliche Masse bildenden Pollenkörnern. Bei *S. silvicola* sind es dünnere, rundere Schnürchen, bei *S. phryniifolium* flachere, breitere Bänder. Diese Fäden sind jedoch bald nach deren Austritt nicht mehr sichtbar, da sie von Besuchern verwischt und so Pollenkörner über den Spadix verteilt werden. Bei *Spathiphyllum* ist der Pollen außerdem weiß, also gleichfärbig wie der Spadix, und dadurch mit freiem Auge verteilt am Spadix nur schwer erkennbar. Die Fäden treten zuerst eher mittig am Spadix aus und breiten sich im späteren Blühverlauf von dort aus nach oben und unten hin aus.

In der postanthesischen Phase erscheinen keine neuen Antheren mit Pollen, es ist jedoch möglich, dass sich trotzdem noch Pollen am Spadix befindet. Je länger die Anthese schon andauert, desto eher ist die Spatha nach hinten umgeklappt. Wann sich die Spatha zurückklappt oder durch welche Umstände das eher der Fall ist, stand in keiner beobachtbaren Relation. Lediglich bei *S. phryniifolium* war die Spatha nie nach hinten umgeklappt.

In der Fruchtphase verbreitert sich der Spadix erheblich, manchmal sogar um das Doppelte seiner ursprünglichen Breite. Auch die Färbung ändert sich, verdunkelt sich (Abb. 13D, 13H). An dieser Stelle ist hervorzuheben, dass die Frukteszenz von *A. ochranthum* durchwegs grün gefärbt ist (Abb. 12I), während die von *A. pluricostatum* mit darunterliegenden lila Anteilen versehen ist (Abb. 12J). Zur vollständig ausgeprägten Fruchtphase kommt es eher selten. Von allen 68 untersuchten Infloreszenzen erreichten die Fruchtphase nur 26, also knapp über ein Drittel. Das lag aber nicht nur an vielleicht fehlender Bestäubung, sondern oft an Sciuridae (Hörnchen), die den Infloreszenzstiel in Bodennähe anknabberten, sodass sich der Stiel zu Boden neigte und sie dann die Infloreszenz fressen konnten. Die Infloreszenz wurde meist in der männlichen, duftenden Phase abgefressen. Einzelne Beeren der Frukteszenzen von *S. silvicola* fehlten oft schon vor dem Erreichen ihrer vollen Ausprägung.

Ist es zu keiner Bestäubung gekommen und hat kein Tier die Infloreszenz abgefressen, so verwelkt sie.

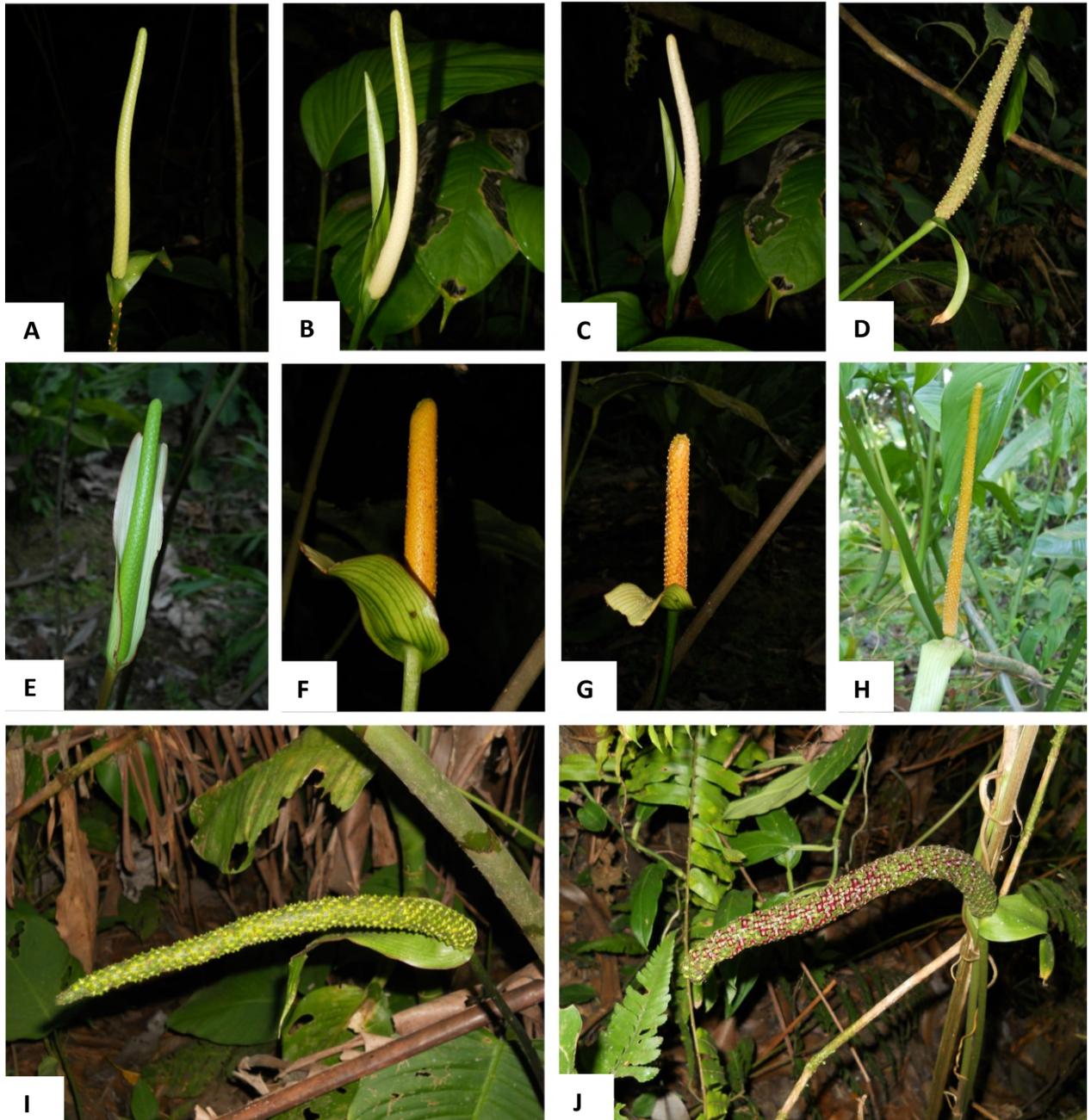


Abbildung 12: Anthesephasen bei *Anthurium*. A-D *A. lancifolium*, A präfloral, B ♀, C ♂, D fruchtend; E-G *A. ochranthum*, E präfloral, F ♀, G ♂; H *A. pluricostatum* ♂, I *A. ochranthum* fruchtend und J *A. pluricostatum* fruchtend

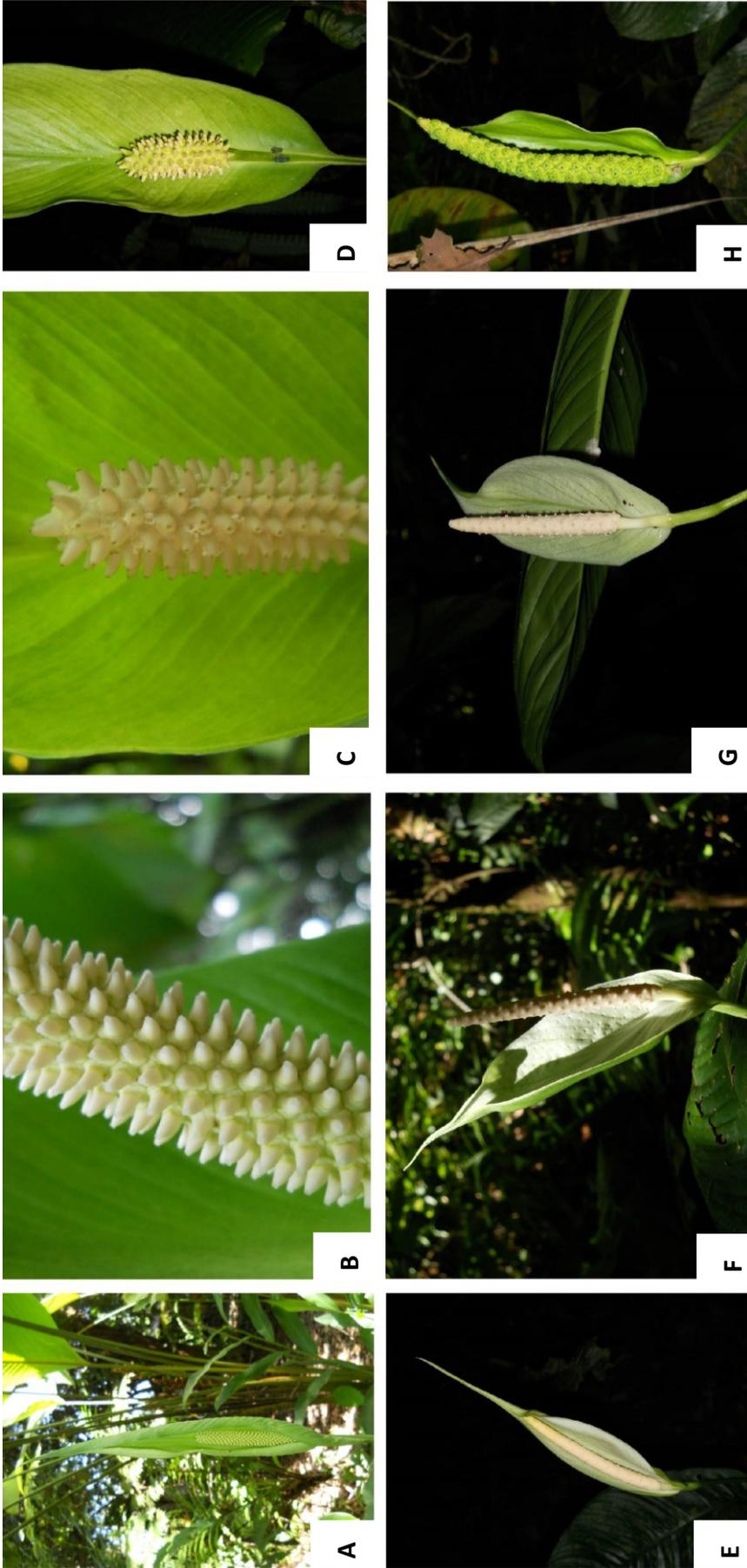


Abbildung 13: Anthesephasen bei *Spathiphyllum*. A-D *S. phrynifolium*, A präfloral, B ♀, C ♂, D fruchtend; E-H *S. silvicolae*, E präfloral, F ♀, G ♂, H fruchtend

### Artspezifische Anthesedauer

Die verschiedenen Arten sind durch unterschiedlich lange Blühzeiten charakterisiert. In jedem Fall handelt es sich bei den untersuchten Arten um mehrere Tage oder gar Wochen für einen vollständigen Antheseverlauf. Eine normal ablaufende Anthese dauert bei diesen Arten im Mittel in der weiblichen Phase 3 bis 8 Tage und in der männlichen 5 bis 13 Tage. Allen Arten gemein ist eine längere männliche als weibliche Phase. Artspezifische Daten zur Anthesedauer sind folgender Tabelle zu entnehmen:

**Tabelle 5: Mittlere Dauer der ♀ und ♂ Phase (in Tagen)**

	<i>Anthurium hoffmannii</i>	<i>Anthurium lancifolium</i>	<i>Anthurium ochranthum</i>	<i>Anthurium pluricostatum</i>	<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	<i>Spathiphyllum silvicola</i>
n = Infloreszenzen	8	4	3	9	6	14
♀	3 ± 1	8 ± 2	6 ± 1	7 ± 1	5 ± 1	3 ± 1
♂	11 ± 3	12 ± 5	5 ± 2	10 ± 1	13 ± 4	5 ± 2

### Artspezifische Infloreszenzdüfte

*A. hoffmannii* riecht süßlich mit einer Note, die an Kümmel erinnert, weswegen Anisaldehyd als Inhaltsstoff vermutet wird. *A. lancifolium* erinnerte mit seinem Geruch an Schweiß oder etwas Modriges, sodass man diesen Duft als nicht wohlriechend bezeichnen konnte. *A. ochranthum* roch nach Orange mit einem Hauch von Pfeffer. *A. pluricostatum* zeichnete sich durch ein würzig-zitroniges Aroma aus. Untersuchungen mit dem Gaschromatografen der im Rahmen dieser Forschungsarbeit gesammelten Duftstoffe ergaben, dass in der Duftkomposition von *A. pluricostatum* Myrcen, also 7-Methyl-3-methylen-1,6-octadien, enthalten ist, welches im Gegensatz dazu im Duft von *A. ochranthum* nicht vorzufinden ist. *S. phrynifolium* duftet angenehm süßlich-herb. *S. silvicola* wies süßlichen, guten Duft auf (Tab. 6).

**Tabelle 6: Duftqualität**

	<i>Anthurium hoffmannii</i>	<i>Anthurium lancifolium</i>	<i>Anthurium ochranthum</i>	<i>Anthurium pluricostatum</i>	<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	<i>Spathiphyllum silvicola</i>
n = Infloreszenzen	8	5	4	18	11	21
<b>Subjektive Einschätzung</b>	wohlriechend	übelriechend	wohlriechend	wohlriechend	wohlriechend	wohlriechend
<b>Vergleichsdüfte</b>	Kümmel, süßer Kaugummi	Schweiß, Moder	Orange, Pfeffer	Zitrone	blumig-frisches Kleiderwaschmittel	süße Kinderzahnpaste
<b>Komponenten</b>	Anisaldehyd (vermutet)	-	kein Myrcen (nachgewiesen)	Myrcen (nachgewiesen)	-	-

Der die bestäubungsbiologisch wichtigen Anthesephase anzeigende Duft geht (wie das Riechen zeigte) vom Spadix, nicht von der Spatha aus und kann je nach Intensität oft schon mehrere Meter neben der Pflanze wahrgenommen werden. Befindet sich die Pflanze in Anthese, so duftet sie täglich zu etwa denselben Zeiten in ungefähr der gleichen Intensität. Meist kann zur weiblichen Anthesezeit ein etwas schwächerer Duft als zur männlichen wahrgenommen werden, die Zeiten der Duftproduktion unterscheiden sich jedoch nicht zwischen weiblicher und männlicher Phase. In der Übergangsphase zwischen weiblicher und männlicher Phase ist meist kein oder wenn nur sehr geringer Duft riechbar. Es sind keine intraspezifischen Unterschiede im täglichen Duftverlauf auffällig, sehr wohl jedoch interspezifische.

*A. hoffmannii* hat seinen täglichen Duftintensitätshöhepunkt von 7:00 Uhr bis 8:30 Uhr. Bei *A. lancifolium* ist in sämtlichen Phasen mit menschlichem Riechorgan kein eindeutiger Duft wahrnehmbar, aber wenn überhaupt dann um etwa 9:00 Uhr. *A. ochranthum* ist zeitig am Morgen blühend, mit einem äußerst intensiven Höhepunkt von 6:00 Uhr bis 7:00 Uhr und ist die einzige untersuchte Art, die bis am Nachmittag noch relativ stark duftet. Anders sieht das tägliche Muster der Duftintensität bei *A. pluricostatum* aus, dessen Maximum um etwa 9:00 Uhr ist.

*S. phrynifolium* duftet beinahe so stark wie *A. ochranthum*, jedoch nicht ganz so lange über den Tag hinweg. Der stärkste Duft kann von etwa 9:00 Uhr bis 10:00 Uhr vernommen werden. Anders ist das bei dem weniger stark duftenden *S. silvicola*, der ein wenig früher, um zirka 9:00 Uhr sein Maximum hat.

Folgende Grafik zeigt den sich aus Mittelwerten ergebenden täglichen Duftintensitätsverlauf der untersuchten Arten:

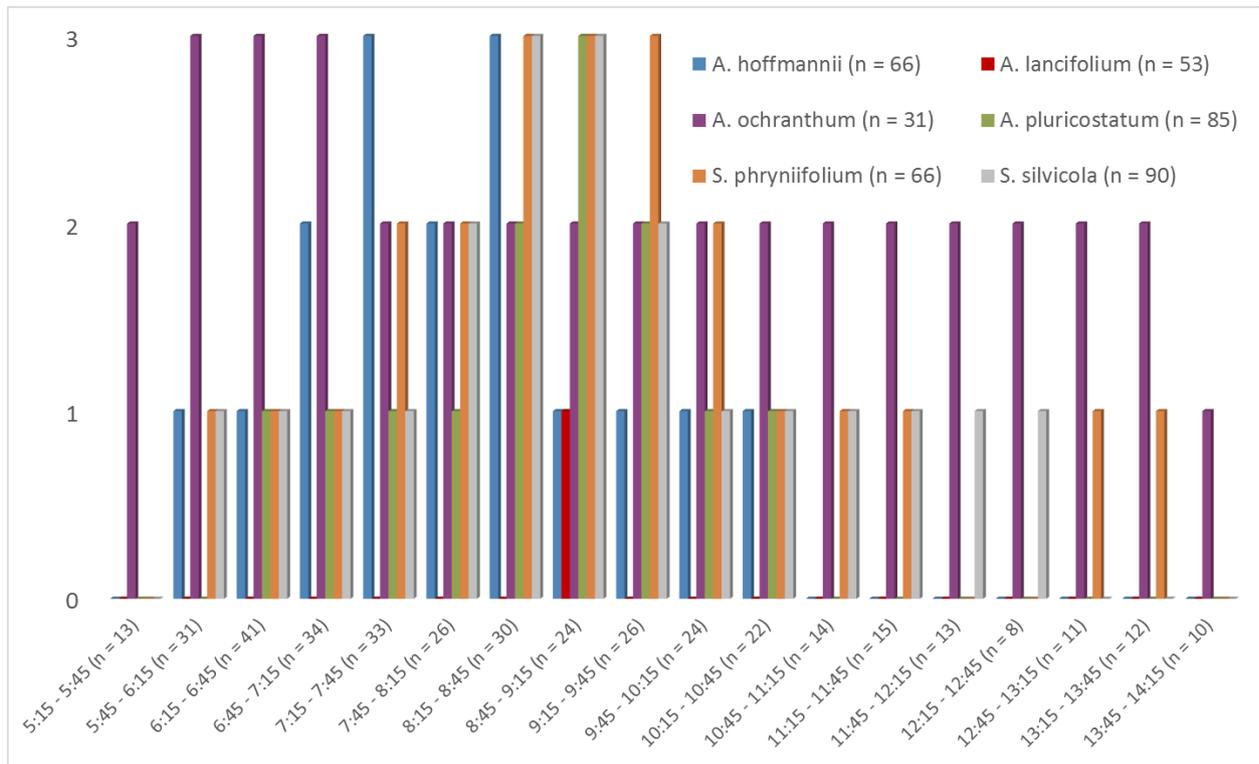


Abbildung 14: Artspezifischer mittlerer Duftintensitätsverlauf in Phasen der Anthese (♀ und ♂) von 5:15 Uhr bis 14:15 Uhr, wobei 0 kein Duft, 1 schwacher Duft, 2 mittelstarker Duft und 3 starker Duft bedeuten

### 3.3 Infloreszenzbesucher

Fast 1200 Infloreszenzbesucher konnten gesichtet werden, von welchen etwa 150 Individuen der diversen Taxa für weitere Untersuchungen gesammelt, bestimmt und präpariert wurden.

#### Infloreszenzbesucher der einzelnen Arten

*A. hoffmannii* wurde hauptsächlich und dabei in auffällig großer Zahl (Tab. 7) zwischen 7:00 und 8:00 Uhr von *Euglossa gorgonensis* und verschiedenen Meliponini-Arten besucht, wobei es sich in den meisten Fällen um *Trigona fulviventris* handelte. Vor und nach dieser Zeitspanne wurden nur vereinzelt Besucher gesichtet, früh am Morgen und am Nachmittag jedoch nie. Ab und zu, insgesamt 8 Mal, kam auch ein Vertreter der Gattung *Eulaema* zur Infloreszenz (Tab. 7). Sämtliche Besucher konnten ausschließlich in der männlichen Phase beobachtet werden. Das Abfallen der Infloreszenzen machte später deutlich, dass es so zu keiner Bestäubung gekommen war.

**Tabelle 7: Spadixbesucher in absoluten Zahlen (und Anzahl der Stichproben mit Besuchern) sowie Mittelwert, der sich unter Bezug aller Stichproben pro Pflanzenart ergibt mit der dazugehörigen Standardabweichung. Vorhandensein von Pollenkörnern an den Besuchern (wenn untersucht) durch a, b gekennzeichnet**

	<i>Anthurium hoffmannii</i>	<i>Anthurium lancifolium</i>	<i>Anthurium ochranthum</i>	<i>Anthurium pluricostatum</i>	<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	<i>Spathiphyllum silvicola</i>
n = Individuen	4	5	3	15	11	21
n = Infloreszenzen	8	5	4	18	11	22
n = Stichproben	91	90	26	115	107	181
n = Observationszeit	95h 13min	22h 27min	37h 49min	141h 46min	149h 3min	99h 38min
<i>Anolis polylepsis</i>	0	0	0	0	0	1 (1) 0 ± 0,1
Aranidae	0	1 (1) 0,01 ± 0,1	0	0	0	2 (2) 0,01 ± 0,1
Chrysomelidae	0	1 (1) 0,01 ± 0,1	0	0	31 <sup>b</sup> (11) 0,3 ± 1,2	113 <sup>a</sup> (27) 0,6 ± 1,9
<i>Crematogaster</i> sp.	1 (1) 0,01 ± 0,1	1 (1) 0,01 ± 0,1	3 (1) 0,1 ± 0,6	136 (25) 1,2 ± 2,9	6 (6) 0,1 ± 0,2	5 (2) 0,03 ± 0,3
Curculionidae	8 <sup>a</sup> (5) 0,1 ± 0,8	12 <sup>b</sup> (7) 0,1 ± 0,5	2 <sup>a</sup> (2) 0,1 ± 0,3	6 <sup>a</sup> (3) 0,1 ± 0,3	0	0
<i>Drosophila</i> sp.	0	0	0	18 (4) 0,2 ± 0,9	0	0
<i>Eufriesea chrysopyga</i>	0	0	0	0	0	1 (1) 0 ± 0,1
<i>Euglossa deceptrix</i>	0	0	0	11 (9) 0,1 ± 0,3	0	0
<i>Euglossa erythrochlora</i>	1 (1) 0,01 ± 0,1	0	0	0	0	0
<i>Euglossa flammea</i>	15 <sup>a</sup> (8) 0,2 ± 0,7	0	0	0	0	0
<i>Euglossa gorgonensis</i>	237 <sup>a</sup> (19) 2,6 ± 6,3	0	0	0	0	0
<i>Euglossa hansonii</i>	0	0	0	20 (13) 0,2 ± 0,6	0	0
<i>Euglossa purpurea</i>	0	0	0	0	10 <sup>b</sup> (6) 0,1 ± 0,4	0
<i>Euglossa</i> sp.	10 (2) 0,1 ± 0,9	0	0	1 (1) 0,01 ± 0,1	2 (1) 0,02 ± 0,2	1 (1) 0 ± 0,1
<i>Euglossa villosiventris</i>	0	0	0	0	4 (3) 0,04 ± 0,2	0
<i>Eulaema bombiformis</i>	0	0	9 <sup>a</sup> (8) 0,3 ± 0,5	0	0	0
<i>Eulaema cingulata</i>	5 (4) 0,1 ± 0,3	0	0	0	0	1 (1) 0 ± 0,1
<i>Eulaema meriana</i>	3 (3) 0,03 ± 0,2	0	0	0	0	0
<i>Eulaema</i> sp.	0	2 (2) 0,02 ± 0,1	0	0	0	0
Halictidae	8 (7) 0,1 ± 0,3	0	0	1 (1) 0,01 ± 0,1	0	82 <sup>a</sup> (14) 0,5 ± 1,8
Lepidoptera	0	0	0	1 (1) 0,01 ± 0,1	0	0
Meliponini	119 <sup>a</sup> (26) 1,3 ± 3,1	0	7 (3) 0,3 ± 0,8	46 <sup>b</sup> (13) 0,4 ± 1,4	105 (27) 1 ± 2,7	83 (13) 0,5 ± 2,6
Odonata	0	2 (2) 0,02 ± 0,1	0	1 (1) 0,01 ± 0,1	0	0
Syrphidae	3 (2) 0,03 ± 0,2	0	0	2 (2) 0,02 ± 0,1	2 (2) 0,02 ± 0,1	20 (8) 0,1 ± 0,6

<sup>a</sup> artgleichen Pollen tragender Besucher in ♂ Phase

<sup>b</sup> artgleichen Pollen tragender Besucher in ♀ (und ♂) Phase

*A. lancifolium* lieferte hingegen ein völlig konträres Beobachtungsergebnis. An dieser Art wurde zu keiner Zeit eine große Anzahl von Besuchern gesichtet. Lediglich zwei Mal konnte *Eulaema* sp. um etwa 9:00 Uhr für wenige Sekunden an der Infloreszenz gesichtet (und nie zur Bestimmung gefangen) werden. Auch Curculionidae (n=12 Individuen) konnten nur bei 7 von 90 Beobachtungstichproben am Spadix vorgefunden werden (Tab. 7). Alle untersuchten Individuen (n=5) konnten trotz weniger Besuche und damit wenigen Chancen zur Bestäubung erfolgreich fruchten.

*A. ochranthum* lockte während der Anthese täglich innerhalb der ersten Stunde nach Sonnenaufgang, also von etwa 6:00 bis 7:00 Uhr morgens, ein bis zwei *Eul. bombiformis* an (Tab. 8).

*A. pluricostatum* wurde als einzige Art und in Abhängigkeit vom Standort von *Drosophila* sp. und vielen *Crematogaster* sp. besucht. *Eug. deceptrix* und *Eug. hansonii* flogen neben Meliponini besonders um etwa 9:30 Uhr die Infloreszenz an.

Alle untersuchten *Anthurium*-Arten wurden von kleinen (zirka 2 bis 3mm), bräunliche Curculionidae besucht, während auf *Spathiphyllum*-Arten zum Verwechseln ähnliche Chrysomelidae gefunden wurden (Abb. 15).

*S. phryniifolium* wurde neben genannten Chrysomelidae auch von *Eug. purpurea* und *Eug. villosiventris* sowie etlichen Meliponini besucht (Tab. 7).

*S. silvicola* hatte Chrysomelidae, Halictidae und Meliponini als Besucher vorzuweisen. Nur sehr selten konnten Euglossini gesichtet werden. Außerdem erwähnenswert sind gesichtete Syrphidae (*Salpingogaster* sp.).

### **Verhalten der Besucher an den Infloreszenzen**

Die Radiärsymmetrie der Blütenstände machte das Landen für fliegende Insekten von jeder Richtung her möglich. Die Besucher konnten von allen Seiten gleichermaßen agieren. Im Folgenden werden die einzelnen Besucher-Taxa und ihr Verhalten in Zusammenhang mit den besuchten Pflanzenarten genauer beschrieben. Dabei geht es darum, morphologische Merkmale und beobachtete Verhaltensweisen in Hinblick auf eine mögliche Funktion als Bestäuber festzuhalten.

### Häufige Infloreszenzbesucher

Zwei Familien von Bienen, Apidae (Echte Bienen) und den Halictidae (Furchenbienen), waren die häufigsten Infloreszenzbesucher dieser Untersuchung. Innerhalb der Apidae waren ausschließlich Euglossini (Prachtbienen, mindestens 11 verschiedene Arten) und Meliponini (Stachellose Bienen, mindestens 5 verschiedene Arten) Blütenbesucher. Abgesehen von diesen Hymenoptera konnten Vertreter zweier Familien der Coleoptera (Käfer), nämlich Chrysomelidae (Blattkäfer) und Curculionidae (Rüsselkäfer) als häufige Infloreszenzbesucher identifiziert werden.

### Euglossini

Sowohl an den metallisch glänzenden, kleinen (10 bis 14 mm) *Euglossa*- (Abb. 16), den etwas haarigeren und größeren (15 bis 20 mm) *Eufriesea*- als auch den (bis zu 30 mm) großen, stark behaarten *Eulaema*-Arten (Abb. 15) schien Pollen prinzipiell gut anhaften zu können. In vielen Fällen war Pollen aber nur neben den Öffnungen an den Tibialorganen der Hinterbeine (Abb. 15A und 17A), vereinzelt in der Behaarung der Tarsen (Abb. 17B) oder der Tibia der beiden anderen Beinpaare zu finden. Manchmal haftete auch eine größere Pollenmenge von nicht untersuchten Pflanzenarten an der Zunge der Bienen.

Die beobachteten Prachtbienen näherten sich der duftenden Infloreszenz in einem Zick-zack-Flug, umflogen diese und landeten meistens im unteren Bereich des senkrecht stehenden Spadix. Dabei war keine präferierte Landestelle in Bezug auf die Position der Spatha erkennbar. Sie wanderten den Spadix entlang hinauf, während sie mit den Vorderbeinen, immer links und rechts im Wechsel, darüberwischten. Kurz darauf flogen sie wieder weg und bewegten die Beine im Flug (Abb. 1). Sie landeten meist erneut und vollzogen diese Prozedur einige Male. Nach einigen Minuten (im Mittel und unter Bezug aller beobachteten Euglossini-Arten 2:31min, siehe dazu auch Tab. 8) flogen die Euglossini von der Infloreszenz weg. Euglossini besuchten die Infloreszenzen oft gleichzeitig mit Meliponini. Kamen *Eulaema*- und *Euglossa*-Arten gleichzeitig (wie bei *A. hoffmannii* beobachtet), so sah es immer wieder so aus, als ob *Eulaema* von den um einiges kleineren *Euglossa* gestört wäre. Einige Male landeten sie dicht nebeneinander oder sogar aufeinander.

Trotz des für die Pollenübertragung förderlichen Verhaltens am Spadix trugen nicht alle untersuchten Individuen Pollen und wenn, dann oft nur vereinzelte Pollenkörner mit sich wie die Untersuchungen mittels REM zeigten (Abb. 17, Tab. 7).

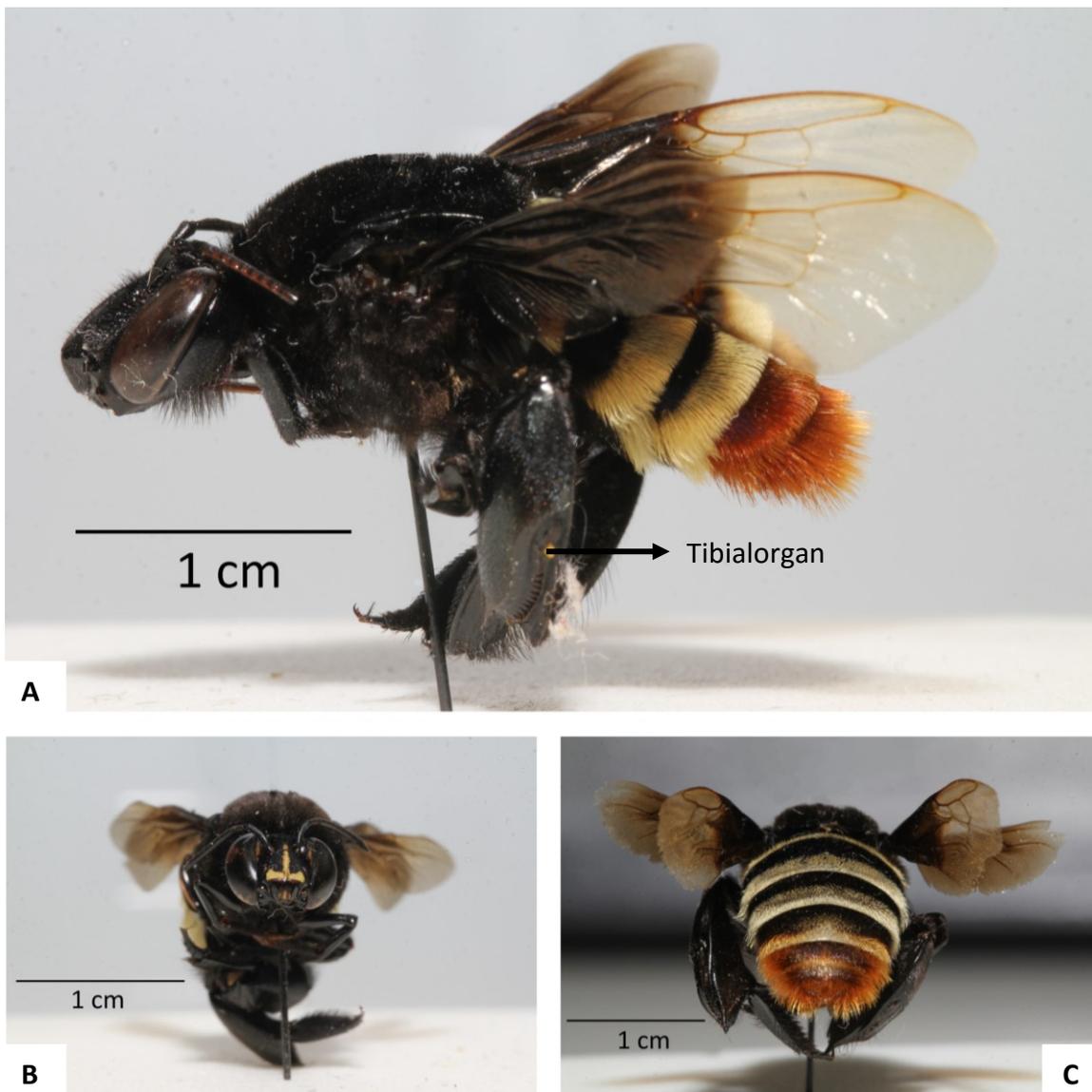


Abbildung 15: Infloreszenzbesucher aus der Gattung *Eulaema*. A *Eul. bombiformis* lateral, B *Eul. cingulata* frontal und C *Eul. meriana* kaudal

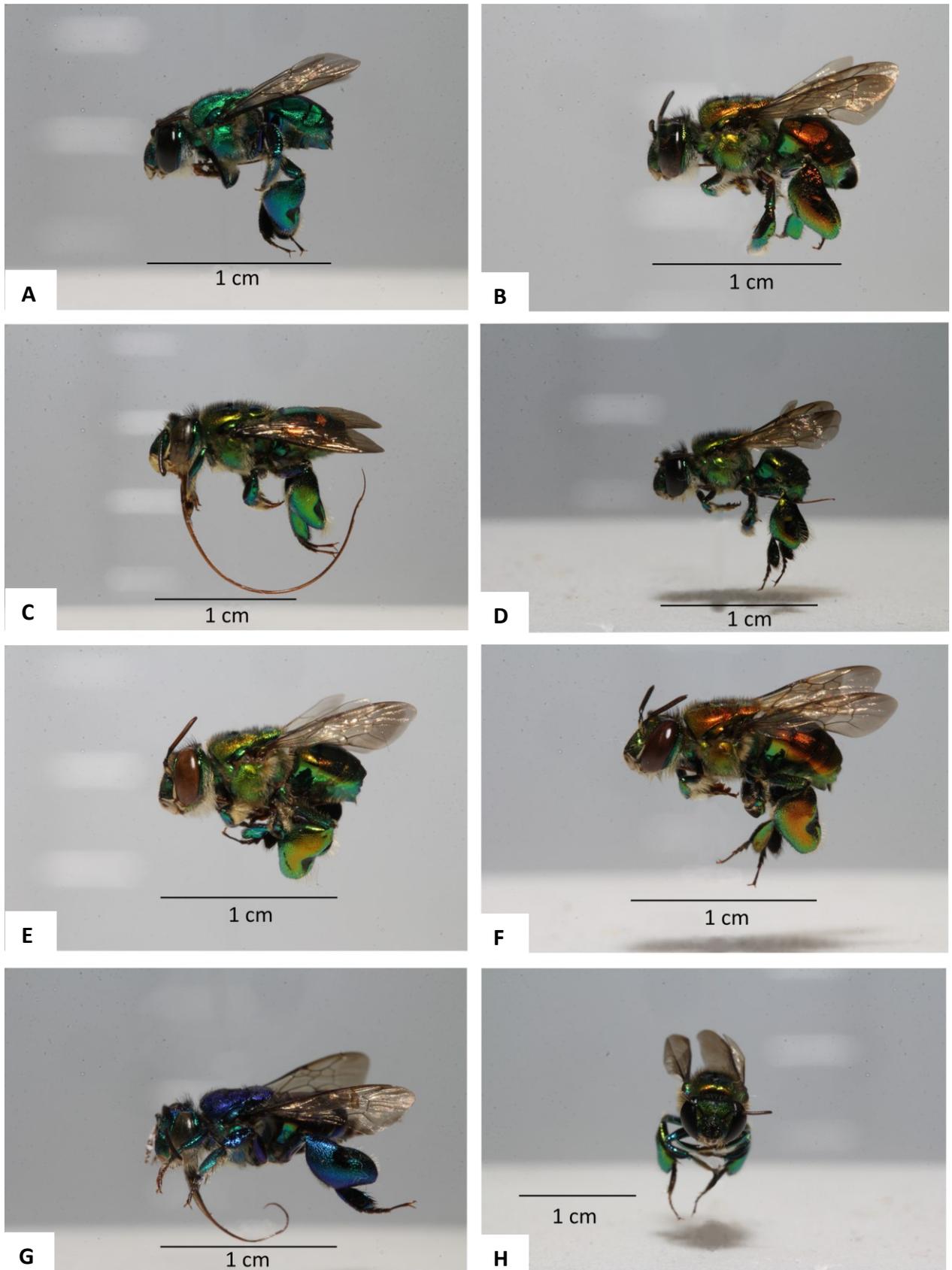


Abbildung 16: Infloreszenzbesucher aus der Gattung *Euglossa*. A *Eug. deceptrix*, B *Eug. erythrochlora*, C *Eug. flammea*, D *Eug. gorgonensis*, E *Eug. hansonii* F *Eug. purpurea*, G *Eug. villosiventris* und F *Eug. gorgonensis*

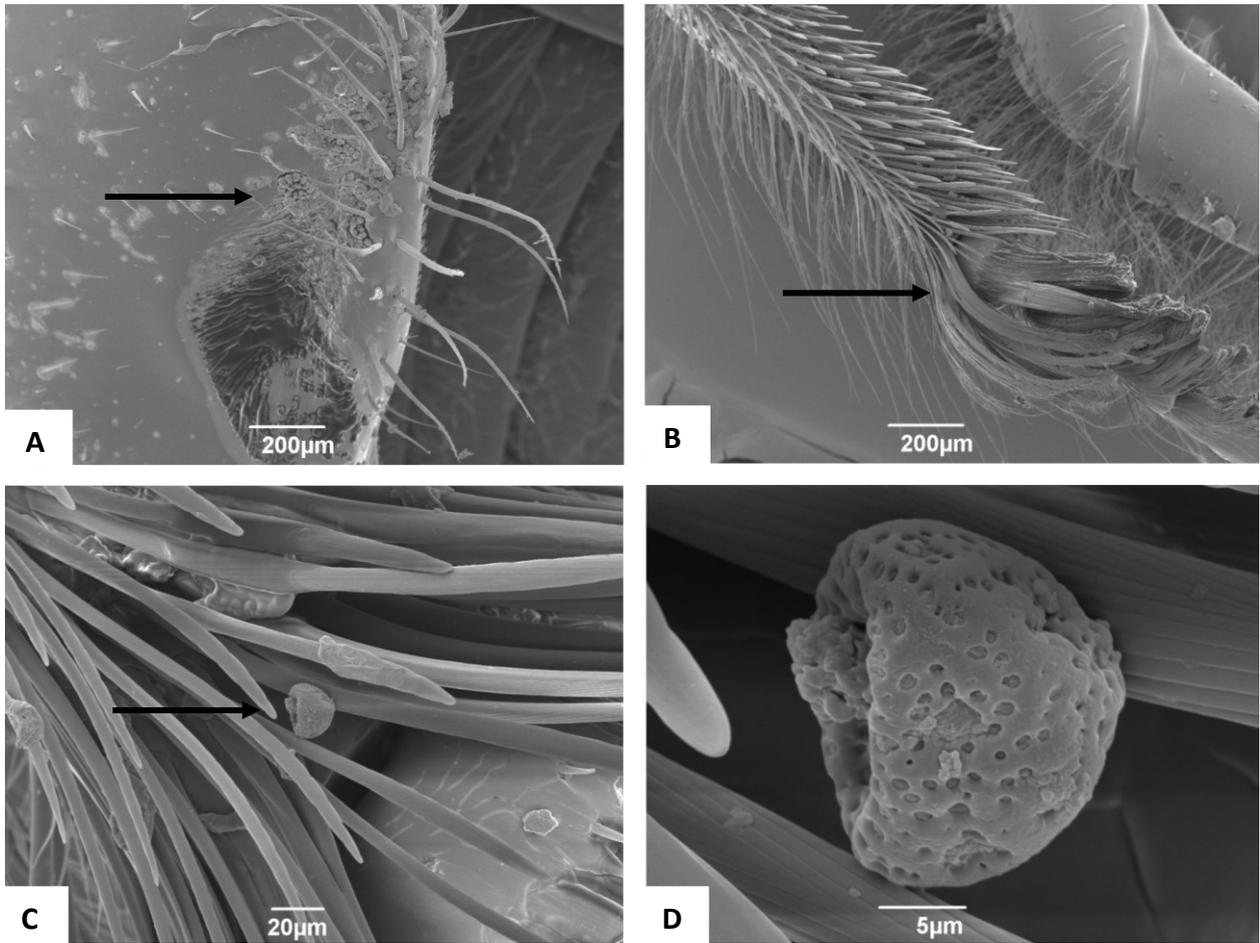


Abbildung 17: Pollen von *A. hoffmannii* auf *Eug. gorgonensis*. A Tibialorgan, B Tarse, C Vergrößerung der Haare an Tarse in 17B, D Vergrößerung von Pollen in Tarsenhaaren in 17C

**Tabelle 8: Besucherintensität und Besuchsdauer (in min und s) ausgewählter Euglossini-Arten zu verschiedenen Tageszeiten**

	Gesichtete Individuen gesamt	Observationen (1 min - 8 h)	5:15 - 6:15	6:15 - 7:15	7:15 - 8:15	8:15 - 9:15	9:15 - 10:15	10:15 - 11:15	11:15 - 12:15	12:15 - 13:15	13:15 - 14:15	Besuchsdauer MW ± SA	Minstdauer	Maximaldauer
<i>Eug. deceptrix</i>	11	382	0	0	0	6	5	0	0	0	0	2:11 ± 0:50	1:00	3:00
<i>Eug. gorgonensis</i>	183	546	0	39	101	42	1	0	0	0	0	4:34 ± 3:31	1:00	20:00
<i>Eug. hansonii</i>	19	388	0	0	0	8	9	2	0	0	0	2:57 ± 1:24	1:00	30:00
<i>Eul. bombiformis</i>	9	382	3	6	0	0	0	0	0	0	0	1:53 ± 1:17	0:30	5:00
<i>Eul. cingulata</i>	6	382	0	2	4	0	0	0	0	0	0	1:00 ± 0:00	1:00	1:00

Die *A. pluricostatum* besuchenden *Eug. deceptrix* und *Eug. hansonii* wiesen eine Besuchsspitze bei etwa 9:00 Uhr auf. *Eug. gorgonensis* hatte eine Stunde früher, also etwa um 8:00 Uhr eine Phase besonders hohe Besuchsintensität. Die beiden in obiger Tabelle angeführten Vertreter der Gattung *Eulaema* waren vergleichsweise früher unterwegs. Individuen von *Eul. bombiformis* besuchten *A. ochranthum* schon vor 6:00 Uhr morgens in der Dämmerung.

### Meliponini

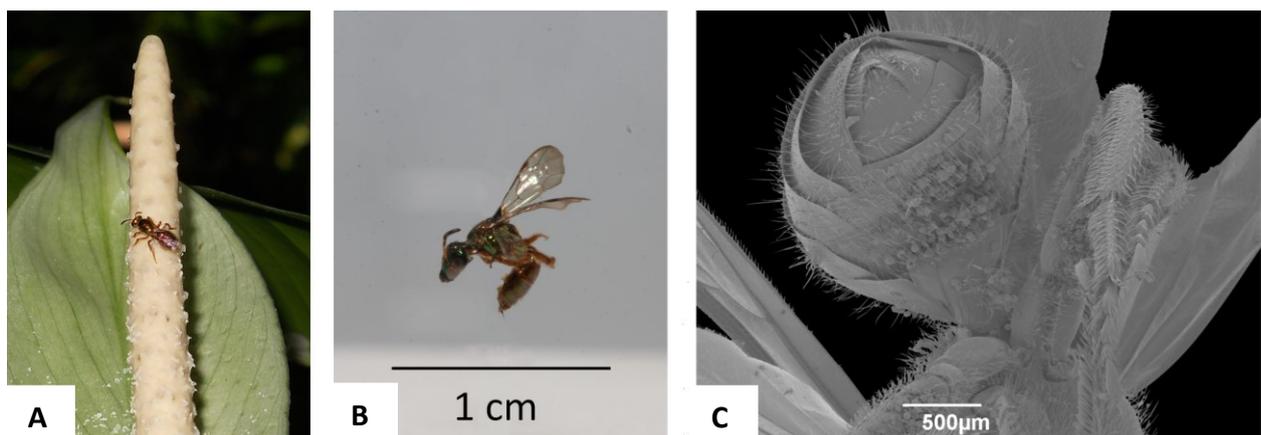
Es wurden fünf verschiedene Arten stachelloser Bienen beobachtet, wovon drei als *Trigona fulviventris*, *Trigona silvestriana* beziehungsweise *Plebeia tica* identifiziert wurden. Die beiden anderen Taxa konnten ausschließlich am Videomaterial beobachtet werden und daher nicht bestimmt werden. Alle untersuchten Pflanzenarten wurden von *Trigona fulviventris* besucht und im Vergleich zu anderen Meliponini-Arten auch am öftesten. Ihnen gemein war jedoch eine stark unterschiedliche Besuchsdauer am Spadix (30s - 10min, selten länger, im Mittel zirka 5min). Weder die Besuchsdauer noch die Besucheranzahl wiesen erkennbare Unterschiede zwischen weiblichen und männliche Infloreszenzen auf.

Beim Besuch selbst krabbelten sie über den gesamten Spadix, bei *Spathiphyllum* auch über die hervorstehenden weiblichen Blütenteile. Dabei bewegten sie ihre Antennen und ihren ganzen Körper suchend und scheinbar aufgeregt in alle Richtungen über den Spadix hinweg. Während dieses Verhaltens setzten sie ihre Mundwerkzeuge am Spadix ein und sammelten mit den Vorderbeinen Pollen. An den Hinterbeinen, vor allem von *Trigona fulviventris*, waren oft in Relation zur Körpergröße riesige, kompakte, runde Pollenpakete angeheftet (Abb. 1, gelber Punkt an

Hinterbein von *Trigona fulviventris*). Diese wurden aktiv von den Bienen erstellt. Neben dem aktiv gesammelten Pollen, blieben große Mengen an Pollen ventral an Thorax und Abdomen in den dort befindlichen Haaren passiv hängen.

### **Halictidae**

Die kleinen (etwa 10mm), metallisch bronzenen oder grünblauen Halictidae (Abb. 18A, 18B) zeichneten sich durch ein torklig wirkendes, aber trotzdem wendig schnelles Flugverhalten und meist nur sehr kurze Aufenthalte an der Infloreszenz aus. Vor allem in der weiblichen Phase blieben sie oft nur wenige (4 bis 20) Sekunden in Kontakt mit dem Spadix, flogen jedoch bedeutend länger scheinbar suchend um selbigen herum. Die Besuchsdauer in der männlichen Phase betrug meist etwa 2min. Aus allen erhobenen Werten zur Besuchsdauer (n=30) ergab sich ein Mittel von 1:30min  $\pm$  1:00min. Halictidae blieben beim Besuch einer Infloreszenz in der männlichen Phase nicht nur länger, sondern besuchten solche Spadices überhaupt vermehrt. Zwei Drittel (67) der gesichteten 99 Individuen waren an einer Infloreszenz in der männlichen Phase beobachtet worden und ein Drittel (32) in der weiblichen Phase. Gelandet wurde eher im oberen Bereich des Spadix, nahe der Spitze. Während des Aufenthalts am Spadix verfring sich Pollen an den Beinen und der Körperunterseite, sowohl am Thorax als auch am Abdomen (Abb. 18C).



**Abbildung 18:** Infloreszenzbesucher aus der Familie Halictidae. A auf Spadix von *Spathiphyllum silvicola*, B lateral, C ventraler Thorax mit Pollen von u.a. *S. silvicola* (REM)

### **Chrysomelidae**

Häufige Besucher beider *Spathiphyllum*-Arten waren etwa 2 bis 3mm große, braune Chrysomelidae (Abb. 19B). Sie konnten dabei beobachtet werden, wie sie zwischen und auch über die erhabenen Gynoecien kletterten und sich am Spadix paarten (Abb. 19A). Pollen setzte sich vor allem ventral an der Basis der Coxen und den Rillen zwischen einzelnen Segmenten fest. Sogar in den Haaren an den Antennen konnte sich Pollen verfangen (Abb. 19E). Bei Annäherung flogen sie sprungähnlich schnell weg.

*A. pluricostatum* hatte als einzige *Anthurium*-Art Besuch von Chrysomelidae, Alticini (Flohkäfer) mit roten Elytren, die als Parasiten an der Spatha gesichtet wurden. Eine einzige Ausnahme war ein Chrysomelidae-Individuum an einem Spadix von *A. lancifolium*.

### **Curculionidae**

Curculionidae, die aufgrund der ebenfalls geringen Größe und braunen Farbe auf den ersten Blick den beschriebenen Chrysomelidae sehr ähnelten, ließen sich auf sämtlichen untersuchten *Anthurium*-Arten finden (Abb. 19D). Auch bei ihnen haftete sich Pollen an der Basis der Coxen und Segmentübergangsstellen ventral an. Es konnte aber auch Pollen in den Haaren an den Tarsen gefunden werden (Abb. 19F). Sie saßen oft lange (mehrere Minuten) am Spadix herum, manchmal krabbelten sie langsam, ohne erkennbare Muster über den Spadix, während sie geschäftig ihre Antennen bewegten. Sobald man sich ihnen näherte, flogen auch diese sprungartig schnell davon.

Spadices von *A. lancifolium* konnten mit darin befindlichen Frühstadien der Curculionidae observiert werden. Die so parasitierten Infloreszenzen wiesen immer größer werdende braune Flecken auf (Abb. 19C), die den Fortlauf der Anthese aber nur lokal und nicht am gesamten Spadix verhinderten.

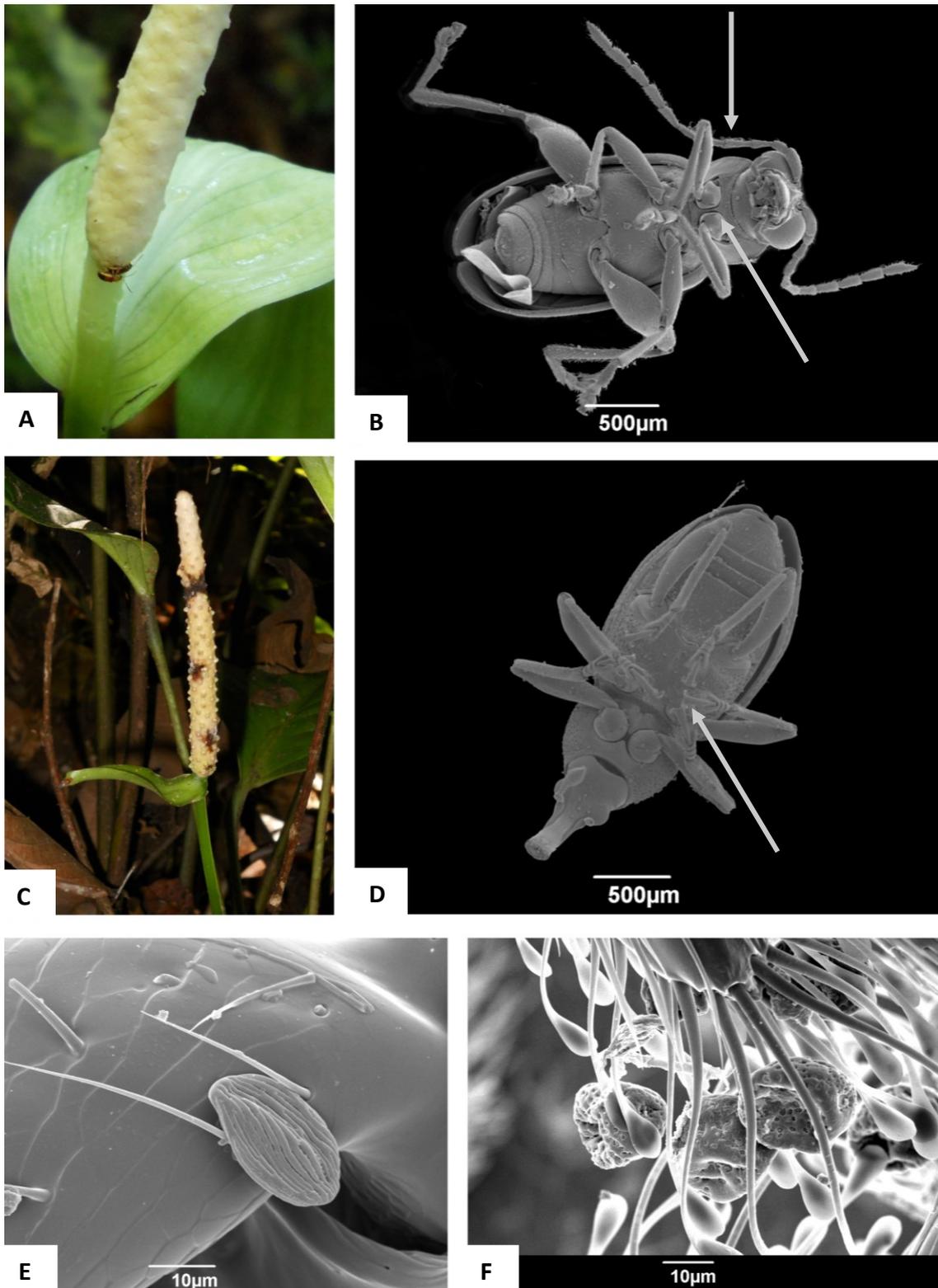


Abbildung 19: Infloreszenzbesuchende Coleoptera. A Kopulation zweier Chrysomelidae auf *S. silvicola*, B Chrysomelidae ventral (REM) mit durch Pfeil markierten oft Pollen tragenden Stellen, C von Curculionidae parasitierte Infloreszenz von *A. lancifolium*, D Curculionidae ventral (REM) mit Pfeil auf oft Pollen tragende Stelle, E Pollen von *S. silvicola* zwischen Haaren auf Antenne von einem Chrysomelidae, F Pollen von *A. hoffmannii* zwischen Tarsenhaaren eines Curculionidae

### Seltene Infloreszenzbesucher

Je größer die Stichprobenzahl beziehungsweise die Anzahl der Beobachtungsstunden ist, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit auch seltene Infloreszenzbesucher zu sichten. Im Folgenden werden alle weiteren an einzelnen der sechs verschiedenen untersuchten Araceae-Arten beobachteten Taxa in alphabetischer Reihenfolge und im entsprechenden Zusammenhang (zeitlicher und artspezifischer Aspekt) genannt und je nach Bedarf näher beschrieben.

Anolis polylepis (Squamata) konnte bei der Kehlappen-Präsentation an verschiedenen Pflanzenarten anderer Familien neben *A. lancifolium* beobachtet werden. Weiters konnte auf dem Laubblattstiel eines in der Anthese befindlichen Individuums von *S. phryniifolium* die Brautwerbung mit anschließender Paarung (Abb. 20B) observiert werden. Andererseits diente eine Infloreszenz in der männlichen Phase von *S. silvicola* einer *Anolis*-Art als eine Art Sprungbrett auf seinem Weg durch den Unterwuchs wie mittels Videoaufnahme festgehalten werden konnte. Diese zufälligen Beobachtungen von *Anolis polylepis* an Araceae-Individuen fanden alle ausschließlich vormittags um zirka 10:00 Uhr statt.

Zwei Mal an einer Infloreszenz von *S. silvicola* und einmal an einer von *A. lancifolium* konnten Araneae (Arachnida) gesichtet werden, wobei die jeweilige Spinne am Spadix verweilte und bei Annäherung flüchtete. Es gibt kein Videomaterial dazu, sodass keine genaueren Verhaltensbeschreibungen gegeben werden können.

Etwa 2mm große, bräunlich gefärbte Ameisen der Gattung Crematogaster (Hymenoptera) konnten dabei beobachtet werden, wie sie kontinuierlich und zügig am Infloreszenzstiel und der Infloreszenz selbst hinauf- und wieder hinunterliefen. Das war vor allem bei *A. pluricostatum* im Garten häufig und auffällig, aber bei allen untersuchten Arten, an allen Standorten konnten sie, wenn auch mit geringerem Auftreten, gesichtet werden. Insgesamt konnten mehr als 150 *Crematogaster* im Laufe der Beobachtungen gezählt werden.

Eine Cecidomyiidae (Diptera) konnte an *A. pluricostatum* in der männlichen Phase um etwa 10:00 Uhr am Spadix sitzend angetroffen werden.

Andere Diptera, nämlich Drosophila, konnten mehrmals in weiblicher und männlicher Phase am Spadix von genau einem im Wald situierten Individuum von *A. pluricostatum* verzeichnet werden. Etwa fünf Individuen flogen um den Spadix und krabbelten auf diesem herum.

Am 10.02.2016 um 9:00 Uhr konnte ein Lepidoptere, ein weißer Tagfalter mit schwarzer Strichzeichnung, am Spadix von *A. pluricostatum* im Garten gefilmt werden. Er landete auf der Spatha und wanderte innerhalb von fast 3min spiralig am Spadix nach oben und wieder hinunter. Die Infloreszenz befand sich zu dieser Zeit in der männlichen, Pollen ausstoßenden Phase mit mittelstarkem Duft.

Insgesamt wurden drei Odonata beobachtet. Rote Libellen (Abb. 20C) konnten an *A. lancifolium* nahe dem Fluss (das erste Mal um 6:35 Uhr und das zwei Mal um 10:05 Uhr) und an *A. pluricostatum* im Garten (um 8:00 Uhr) an der Spadix-Spitze sitzend gesehen werden. Sie blieben etwa 10 min sitzend, ohne erkennbarer Aktivität, aber immer in der männlichen Phase auf dem Spadix.

Ein drittes Taxon der Diptera, Syrphidae (Abb. 20D, 20E), konnten an Infloreszenzen in männlicher und weiblicher Phase von *Spathiphyllum*-Vertretern und an Infloreszenzen in ausschließlich männlicher Phase an *Anthurium*-Individuen gesichtet werden. Dabei wurde die Hälfte (7) aller Beobachtungen von Syrphidae (14) an *S. silvicola* gemacht. Es handelte sich innerhalb dieses Taxons wiederum um zwei verschiedene Gattungen, eine hell und eine dunkel gefärbte, wobei die dunkle Gattung als *Salphingogaster* identifiziert werden konnte. Diese Schwebfliegen zeichneten sich durch Wespen-Mimikry aus. Beide blieben oft lange (bis zu 10min) am Spadix. Während ihres Besuchs bewegten sie ihre Hinterleiber auffällig auf und ab und wanderten langsam am Spadix herum. Es konnte mittels REM kein Pollen an den glatten Oberflächenstrukturen dieser Art gefunden werden.

### Sonstige Besucher

Zusätzlich zu allen bereits genannten Besuchern der Infloreszenz konnten noch drei weitere Taxa beim Besuch des Infloreszenzstiels beider *Spathiphyllum*-Arten beobachtet werden. Oft waren bläulich-grün schimmernde Cicadellidae (Homoptera) und Nymphen von Nogodinidae (Homoptera) am Stiel oder der Spatha aufzufinden (Abb. 20F). Einmal handelte es sich um eine Mantodea (Gottesanbeterin), die sich an *S. silvicolae* Infloreszenzstiel aufhielt.

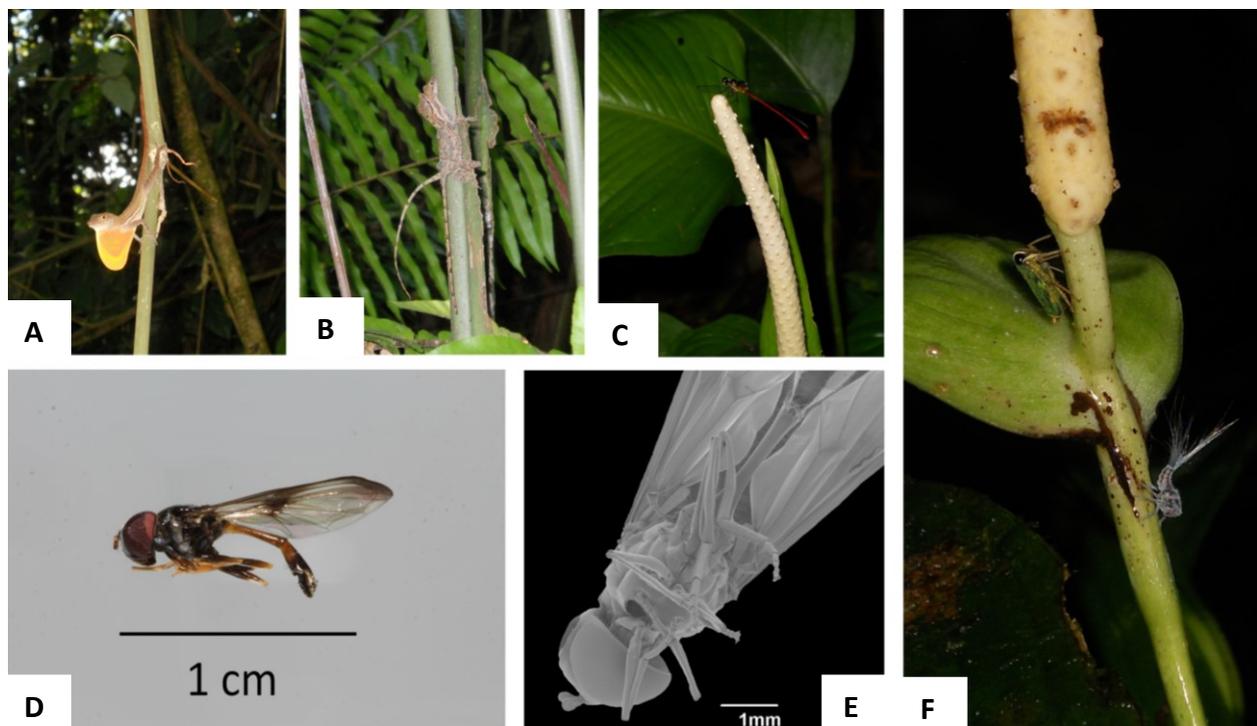


Abbildung 20: Seltene Pflanzenbesucher. A *Anolis polylepis* bei der Kehllappenpräsentation an *A. lancifolium*, B Kopulation von *A. polylepis* auf Blattstiel von *S. phrynifolium*, C Odonata auf Spadix von *A. lancifolium*, D *Salphingogaster* (Syrphidae), E *Salphingogaster* (REM) und F Cicadellidae und Nogodinidae auf *S. silvicola*

### 3.4 Anlockexperimente

Die insgesamt zehn morgendlichen und abendlichen Anlockversuche im Zeitraum von 26. Februar bis 8. März zeigten, dass mittels Dihydro- $\beta$ -Ionon und Geranylaceton Euglossini angelockt werden können (Tab. 9). Durch die beiden unterschiedlichen Reinstoffe wurden jeweils andere Euglossini-Arten angezogen. Die Bienenaktivität ist morgens deutlich höher als abends. Abends werden mit demselben Duftstoff andere Insekten, nämlich Dermaptera und Coleoptera ange-

lockt, aber ausnahmslos keine Bienen – dies gilt auch umgekehrt. Das selbst hergestellte Eluat von *S. silvicola* konnte, morgens um 8:30 Uhr ausgebracht, keine Insekten anziehen.

**Tabelle 9: Durch Dihydro- $\beta$ -Ionon und/oder Geranylaceton angelockte Insekten (in absoluten Zahlen)**

Duftstoff(e) Tageszeit	DH $\beta$ I		DH $\beta$ I		GA		DH $\beta$ I & GA		DH $\beta$ I & GA			
	morgens <sup>1</sup>		abends <sup>2</sup>		morgens <sup>3</sup>		abends <sup>4</sup>		morgens <sup>5</sup>		abends <sup>6</sup>	
n = Versuchszahl	2		2		1		1		2		1	
<b>Coleoptera</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Dermaptera</b>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Euglossa bursigera</i></b>	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Euglossa dodsoni</i></b>	0	0	0	0	12	0	0	3	0	0	0	0
<b><i>Euglossa gorgonensis</i></b>	8	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Euglossa sp.</i></b>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Eulaema cingulata</i></b>	13	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<b><i>Trigona fulviventris</i></b>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

<sup>1</sup> 8:30 - 9:30 Uhr mit 1000 $\mu$ l und 5:30 - 6:30 Uhr mit 100 $\mu$ l

<sup>2</sup> 17:30 - 18:30 Uhr und 17:30 -19:30 Uhr, jeweils mit 100 $\mu$ l

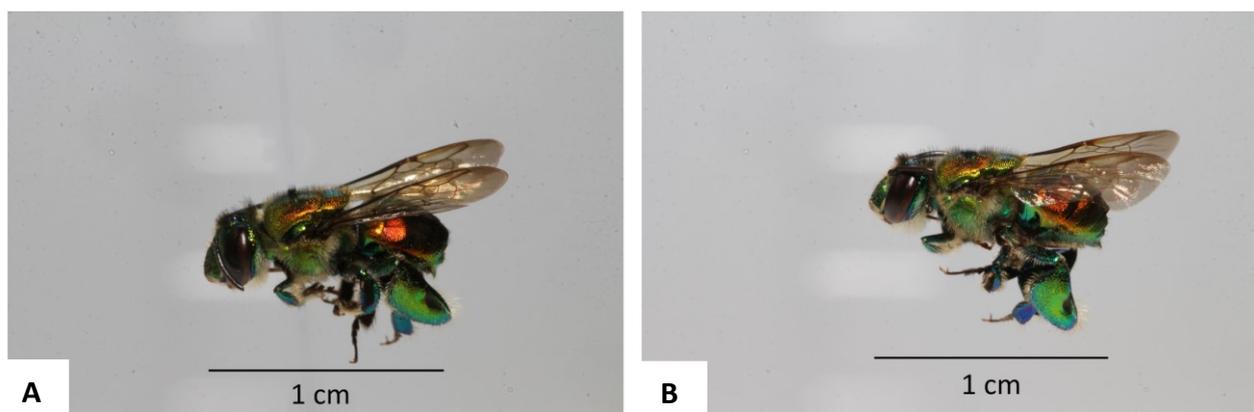
<sup>3</sup> 6:00 - 7:00 Uhr mit 100 $\mu$ l

<sup>4</sup> 17:30 - 19:30 Uhr mit 100 $\mu$ l

<sup>5</sup> 5:30 - 6:30 Uhr mit 100 $\mu$ l im Verhältnis GH $\beta$ I:GA = 4:1 und morgens mit 200 $\mu$ l vom Vorabend

<sup>6</sup> 17:30 - 19:30 Uhr mit 200 $\mu$ l im Verhältnis GH $\beta$ I:GA = 4:1

Durch die Versuche konnten zwei in dieser Untersuchung noch nie zuvor als Infloreszenzbesucher gesichtete *Euglossa*-Arten angelockt werden: *Eug. bursigera* (Abb. 21A) und *Eug. dodsoni* (Abb. 21B).



**Abbildung 21: Angelockte *Euglossa*. A *Eug. bursigera* und B *Eug. dodsoni***

### **3.5 Ausschlussexperiment**

Die durch das Gitter von größeren Insekten wie Bienen abgetrennte Infloreszenz von *S. silvicola* konnte sich zur Frukteszenz weiterentwickeln. Innen am Gitter konnten während des Experiments kleine, braune Chrysomelidae gesichtet und gesammelt werden.

## 4 Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie beschreiben wichtige bestäubungsbiologische Aspekte von sechs sympatrisch und zeitüberschneidend blühenden Araceae-Arten der beiden Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum*. Es konnte für jede Art ein eigenes und deutlich von den anderen Arten zu unterscheidendes Bestäuberspektrum ermittelt werden (Tab. 10).

### 4.1 Morphologische Aspekte

#### 4.1.1 Variabilität

Ein Problem vorliegender Bestimmungsliteratur sind die oft weit gefassten morphologischen Beschreibungen. Erhobene Daten zur Morphologie der untersuchten Pflanzenarten stimmten wie in Hypothese (A) vermutet mit bereits existierenden Angaben der Literatur überein. Farben-, Form- und Größenangaben können laut Beschreibung jedoch stark variieren. Hierzu konnten die Werte etwas eingengt werden, wobei fraglich ist, ob es sich um regionale Eigenheiten handelt oder dies auch für Individuen derselben Art an anderen Standorten gilt. Hinzu kommt, dass die Spathafarbe oder die Spadixgröße nicht nur erblich bedingt sind, sondern auch in hohem Grade von der Ernährung der Pflanze abhängen (Engler & Krause 1920).

#### 4.1.2 Pollen

Wie in Hypothese (A) angenommen, gibt es Indizien, die für klebrige Pollenoberflächen sprechen. Oft hafteten Partikel an der Pollenoberfläche an. Außerdem trat Pollen bei *Spathiphyllum* als zusammengelagerte Masse fadenförmig aus den Antheren aus. (Bei *Anthurium* hingegen wirkten Pollenkörner eher staubig auftretend.) Gemeinsam mit dem Vorkommen des Pollens an glatten Oberflächen wie der Chrysomelidae ventral sprechen diese Beobachtungen für die Klebrigkeit des Pollens. Außenstrukturen an Pollen von *Anthurium* unterscheiden sich deutlich von denen *Spathiphyllums*. Die evolutiv ursprüngliche Pollenornamentation bei Araceae wird als foveolat und retikulat angegeben (Sannier et al. 2009), was auf den Pollen *Anthuriums* zutrifft.

Aber nicht nur die Pollenbeschaffenheit an sich entscheidet über ein gelungenes Anlagern und dadurch mögliche Bestäubereigenschaften eines Insekts. Es muss auch ein entsprechendes

Verhalten des Insekts stattfinden, das den Kontakt mit dem Pollen ermöglicht. Dabei spielen Gewicht und Größe des Insekts in Relation zum Pollenkorn eine Rolle: Kleine, leichte Insekten könnten sich auch über Pollenkörner hinwegbewegen, ohne dass diese hängen bleibt.

Die bei *A. pluricostatum* gefundenen Kristalle sind wohl Calciumoxalate, die – typisch für Araceae – in und an verschiedenen Pflanzenteilen vorkommen. Wahrscheinlich dienen sie dem Fraßschutz (Keating 2004, Côté & Gibernau 2012).

## 4.2 Blühphänologie

Ungleiche Blühphänologie kann eine reproduktive Barriere darstellen. Dies war für die in dieser Studie untersuchten Pflanzenarten nicht der Fall, womit die Hypothese (B), der zur gleichen Zeit im selben Gebiet blühenden Individuen, für alle sechs untersuchten Arten bestätigt werden kann. Welche Blühauslöser sie genau zu diesem Zeitpunkt blühen ließen, konnte jedoch nicht aufgeklärt werden. Es ist nicht ausreichend erforscht, ob diese Arten aus klimatischen Gründen in der eher trockeneren Saison in Costa Rica von Jänner bis März oder vielleicht doch ganzjährig blühen. Ungefähre beziehungsweise speziell-lokale Angaben dazu werden in der Bestimmungsliteratur (Hammel et al. 2003) gegeben, sind aber kritisch zu hinterfragen. Bereits durch diese Untersuchung konnten Differenzen festgestellt werden. So blühte *S. silvicola* von Jänner bis März 2016, obwohl diese Monate nicht angegeben sind.

Äußere Faktoren wie etwa Wassermangel oder andere Einflüsse, die möglicherweise das physiologische Gleichgewicht beeinflussen, können die Anthese verkürzen oder verändern.

## 4.3 Antheseverlauf

Die Übergänge zwischen den einzelnen Infloreszenzstadien sind niemals plötzlich, sondern vollziehen sich allmählich. Dadurch ergeben sich zwischen den genannten Stadien (Tab. 1) Übergangsphasen, die das Erkennen der Phase durch eine einzige Momentaufnahme relativ schwierig machen. Verfolgt man jedoch eine Infloreszenz von ihrer Bildung bis hin zur Fruchtphase, so sind die Stadien eindeutig feststellbar. Es empfiehlt sich, solche Untersuchungen kontinuierlich durchzuführen.

## 4.4 Infloreszenzdüfte

### Duftkomponenten

Im Allgemeinen sind Blütendüfte interspezifisch hochvariabel und sogar intraspezifisch gibt es Unterschiede in Qualität und Quantität. Viele Blüten produzieren komplexe Duftbouquets, die aus vielen Einzelkomponenten bestehen. Nicht alle davon sind wichtige Anlocksignale für Besucher, meist sind es wenige im Duft enthaltene Substanzen, die kritische Signale setzen (Willmer 2011). Es gibt manche Komponenten, die eine große Bandbreite an Insekten anziehen und andere, die nur wenige Arten attraktiv finden (Williams & Whitten 1983). Dass es, wie in Hypothese (B) vermutet, einzelne Duftkomponenten sind, die jeweils wenige verschiedene Euglossini-Arten anlocken, konnte durch die Anlockversuche dieser Arbeit deutlich gezeigt werden (Tab. 9).

Blütendüfte, die Bienen anlocken, sind oftmals wohlriechend für den Menschen. *Spathiphyllum*-Arten stoßen, das erkannte schon Vogel (1963a) vor mehr als 50 Jahren, im Gegensatz zu vielen andern Araceae-Gattungen einen Wohlgeruch aus. Bienen werden bekanntlich von Terpenoiden, darunter auch Myrcen, angelockt (Willmer 2011, S. 70f). Dieser Duftstoff konnte in *A. pluricostatum*, jedoch nicht in *A. ochranthum* eindeutig nachgewiesen werden. Es müssen noch weitere Duftproben ausgewertet werden, um den Unterschied zwischen den beiden Arten und das Vorhandensein von Myrcen zu klären.

Beobachtungen zeigten, dass *Eug. gorgonensis*, die dritthäufigste Euglossini-Art im Primärwald (Gruber et al. 2008), sehr häufig von *A. hoffmannii* sowie von Dihydro- $\beta$ -Ionon angelockt wird. Das kann ein Hinweis darauf sein, dass zumindest in der männlichen Phase in *A. hoffmannii* Dihydro- $\beta$ -Ionon enthalten ist.

*A. ochranthum* duftete zwar bis am Nachmittag, aber vielleicht nicht in ausreichender Intensität oder mit den kritischen Inhaltsstoffen, die ein Schlüsselsignal senden, um *Eul. bombiformis* auch später anzulocken.

Die von Geranylaceton und der Mischung dieses Stoffes mit Dihydro- $\beta$ -ionon angezogene Art *Eug. dodsoni* ist im Primärwald vor Ort die häufigste (Gruber et al. 2008).

Käfer werden von weniger wohlriechenden Düften wie etwa methoxylierten Substanzen ange lockt (Schiestl & Dötterl 2012, Willmer 2011, S. 69). Es könnte sein, dass der unangenehme Duft von *A. lancifolium* solche Substanzen enthält und diese für die Anziehung der dort oft gesichte ten Curculionidae sowie eine mit diesen einhergehende Cantharophilie verantwortlich sind.

### **Osmophoren**

Produziert werden Blütendüfte in sogenannten Osmophoren (Vogel 1963a). Dabei handelt es sich um morphologisch nicht näher definierte Zellen, die an unterschiedlichen Blütenteilen angeordnet sein können. Düfte werden meist von den Petalen oder dem Androecium (Stamen, Antheren und Pollen) verströmt (Willmer 2011, S. 67). Der Duftproduktionsort bei Euglossini bestäubten Annonaceae sind vergrößerte Zellen an den äußeren Petalen (Teichert et al. 2009). Bei sämtlichen für diese Arbeit untersuchten Araceae-Arten geht der Duft (nach Prüfen mit menschlicher Nase) vom Spadix aus, was darauf schließen lässt, dass auch bei ihnen die vergrößerten Zellen an der Außenseite der Tepalen als Osmophoren wirken.

### **Duftausstoßzeiten**

Anhand der Ergebnisse (Tab. 9) ist deutlich erkennbar, dass dieselben Duftstoffe morgens Araceae bestäubende Euglossini anziehen, während sie abends Dermaptera anlocken. Das ist möglicherweise eine Anpassung der Pflanze an die morgendliche Bienenaktivität. Da die untersuchten Pflanzenarten morgens am stärksten duften (Abb. 14), kann man von einer sich ergänzenden Übereinstimmung der Bienenaktivität mit der Duftproduktion der Pflanzen ausgehen. Eine solche im Tagesrhythmus gleich wiederkehrende Duftvariation, die vor allem oft morgens besonders intensiv abgesondert wird, ist weit verbreitet im Pflanzenreich (Willmer 2011, S. 69). Auch sämtliche in dieser Arbeit untersuchten Araceae-Arten folgen diesem Schema.

### **Resümee zu den Infloreszenzdüften**

Ethologische Isolation erfolgt bei den beobachteten Arten dadurch, dass nur bestimmte Insekten zu spezifischen Tageszeiten durch spezielle Duftstoffe einer Pflanzenart angelockt werden.

Diese Blütendüfte werden in Osmophoren, die an der Spadix-Außenseite liegen, gebildet und bestehen aus verschiedenen einzelnen Komponenten.

#### **4.5 Infloreszenzbesucher und -bestäuber**

Was in der Einleitung als zwei sich gegenüberstehende Hypothesen (C) präsentiert wurde, stellt sich nun als nicht unbedingt widersprüchlich heraus. Coleoptera und Euglossini sowie einige andere Bienen-Vertreter (wie etwa Halictidae und Meliponini) haben höchstwahrscheinlich alle eine Funktion als Bestäuber der in dieser Studie untersuchten Araceae-Arten. Da das Spektrum an Besuchern breiter war als erwartet, stellt die Abstraktion von Bestäubungssyndromen lediglich ein stark vereinfachtes Modell der wirklichen ökologischen Zusammenhänge dar (Fenster et al. 2004).

Im Folgenden werden die für die untersuchten Arten als Bestäuber in Frage kommenden Taxa genauer besprochen.

##### **Euglossini**

Es gibt bereits einzelne Hinweise darauf, dass Euglossini duftproduzierende Blüten anderer Pflanzenarten besuchen und bestäuben (Teichert et al. 2009, Witschnig et al. 2008). Darüber hinaus wurde Euglossini-Bestäubung auch im Zusammenhang mit Araceae und im Speziellen *Spathiphyllum* und *Anthurium* beschrieben. In der Regel gibt es jedoch keine exklusive Beziehung zwischen einer einzigen Pflanzenart und Bienenart, meist handelt es sich um mehrere Bienenarten, die wiederum mehrere Pflanzen besuchen und bestäuben (Chartier et al. 2013, Gerlach et al. 2002, Williams & Dodson 1972). Dass eine Pflanzenart von mehreren (2 bis 5) Euglossini-Arten besucht wird, konnte bis auf *A. ochranthum*, welcher nur von *Eul. bombiformis* angefliegen wird, in dieser Arbeit bestätigt werden.

Die Duftproduktion ist morgens am stärksten und korrespondiert mit gesteigerter Besucheraktivität der Prachtbienen (Williams & Whitten 1983). Die Hauptduftzeiten decken sich auch diesen Untersuchungen nach mit den Hauptbesucherzeiten. Lediglich bei *A. hoffmannii* ist das fragwürdig, denn diese Art wird von zahlreichen *Eug. gorgonensis* und anderen Euglossini in der männlichen Phase besucht, nie aber in der weiblichen. Die Blütenstände konnten bis zum Verwelken beobachtet werden, sie wurden folglich nie bestäubt.

Araceae blühen über einen langen Zeitraum hinweg, was auch für viele andere tropische Pflanzen typisch ist. Meist sind pro Individuum nur eine oder zwei Infloreszenzen zeitgleich in Blüte. Einzelne Individuen sind teilweise sehr weit voneinander entfernt (mehrere hundert Meter bis einige Kilometer). Daher ist es umso wichtiger, dass die Bestäuber fähig sind, weite Strecken zurückzulegen. Nestlose Euglossini-Männchen sind dafür bekannt besonders weit zu fliegen und dabei auch zu bestäuben (Janzen 1971, Endress 1994, Wikelski et al. 2010) - sie kommen demnach als Bestäuber für die untersuchten Araceae in Frage.

Trotz vieler Indizien dafür, dass Euglossini als Bestäuber fungieren, gibt es auch Argumente gegen diese Hypothese. Haarfelder an Beinen und am Kopf zur passiven Sammlung von Pollen sind zwar prinzipiell reichlich vorhanden, werden jedoch durchkämmt, wodurch gesammelter Pollen beseitigt wird. Nur an der dorsalen Mittellinie kann Pollen nicht ausgekämmt werden (Willmer 2011, S. 385f). Dieser Bereich kommt aber nicht in Kontakt mit dem Spadix. Pollen solcher unmöglich zu kämmenden Stellen und trotz Kämmens vereinzelt zurückgebliebene Pollenkörner sind für die Bestäubung verantwortlich. Das macht Bestäubung der Araceae durch Euglossini nicht unmöglich, aber deutlich schwieriger. Pollen, der an der Zunge gefunden wurde, stammt von anderen als den untersuchten Pflanzenarten und wurde vermutlich beim Nektartrinken aufgenommen.

Anhand einiger artspezifischer Beispiele kann eine Einnischung der Euglossini an den sechs untersuchten Pflanzenarten gezeigt werden. Bei *S. silvicola* wurden wider Erwarten nur sehr wenige Euglossini als Besucher verzeichnet. Diejenigen, die beobachtet werden konnten, wurden an Pflanzenindividuen eines etwas höher gelegenen Standortes gesichtet. Das könnte ein Hinweis auf eine räumliche Einnischung sein: Möglicherweise sammeln Euglossini eher in höheren Lagen, während die Bestäubung im Tal andere Organismen übernehmen. *Eul. bombiformis*, die *A. ochranthum* besucht, ist wie andere *Eulaema*-Arten auch (Witschnig et al. 2008) besonders früh morgens, mit Beginn der Dämmerung, unterwegs (Tab. 8). Solch frühe Bestäubung durch *Eul. bombiformis* konnte zuvor bereits an einer Annonaceae (*Unonopsis stipitata*) beobachtet werden (Teichert et al. 2009). Erst einige Stunden später, um zirka 9 Uhr, haben *Eug. deceptrix* und *Eug. hansonii* ihr Besuchsoptimum bei *A. pluricostatum*. Je nach Duftproduktionszeit und Duftzusammensetzung werden von jeder Pflanzenart nur wenige bestimmte Euglossini angelockt. Daher ist von einer zeitlichen und funktionellen Einnischung auszugehen.

## **Halictidae**

Bisher wurden Halictidae lediglich als für die Bestäubung uninteressante Pollendiebe beschrieben (Montalvo & Ackerman 1986). Die Ergebnisse dieser Arbeit widersprechen dem: Halictidae konnten beim Pollensammeln beobachtet werden. Individuen, die in der weiblichen Phase seltener und kürzer am Spadix sind, könnten als Spione agieren, die Orte zum Sammeln von Pollen suchen. Aber schon bei diesen kurzen Besuchen ist es möglich, dass Pollen auf die Narben gelangt. Es hat sich in der vorliegenden Studie gezeigt, dass *S. silvicola*, der hauptsächlich von diesen Bienen und Chrysomelidae besucht wurde, einen hohen Befruchtungserfolg aufwies, was für die Halictidae als Bestäuber spricht. Die großen Mengen an Pollen an der Ventralseite der gefangenen Bienen unterstützen diese Hypothese.

## **Meliponini**

Die ausschließlich in tropischen Ökosystemen verbreiteten, eusozialen Meliponini machen dort bis zu einem Viertel aller Apoidea aus. Sehr häufig sind in Costa Rica die Gattungen *Trigona* und *Plebeia* (Huber et al. 2009), die auch bei dieser Untersuchung oft angetroffen wurden. Sie alle tragen viel gesammelten Pollen mit sich, den sie manchmal sogar mit Nektar am Körper ankleben. Oft sind sie Nektar- und Pollendiebe an – in Relation zu ihrer Körpergröße – großen Blumen. Angelockt werden sie vom Duft der Blüten (Willmer 2011, S. 413f). Für *Spathiphyllum friedrichsthali* konnten in Panama stachellose Bienen der Gattung *Trigona* als Bestäuber identifiziert werden. Sie waren für mehr als 80% aller Besuche der Infloreszenz verantwortlich. Euglossini hingegen kamen in wesentlich geringerer Häufigkeit zum Spadix (Montalvo & Ackerman 1986). Bei den Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurden ähnliche Ergebnisse erzielt: Meliponini besuchen die in duftender Anthese befindlichen Infloreszenzen sehr häufig und weisen dabei ein Verhalten auf, das Bestäubung ermöglicht. Der Nachweis von Pollen an einem in der weiblichen Phase *A. pluricostatum*s gefangenen *Trigona*-Individuum unterstützt dieses Resultat zusätzlich. Während Euglossini Pollen über weite Distanzen transportieren, ist *Trigona* möglicherweise für Bestäubung im Nahbereich verantwortlich.

## Coleoptera

Ebenfalls häufige Besucher waren Coleoptera (Käfer), nämlich Vertreter der Chrysomelidae und der Curculionidae. Auch sie werden meist von Infloreszenzduften angelockt (Schiestl & Dötterl 2012). Da Käfer kauend-beißende Mundwerkzeuge besitzen, sind an Käferbestäubung angepasste Blumen meist Beschädigungen gegenüber toleranter und mit einer Mehrzahl von reproduktiven Organen wie etwa Staubblättern ausgestattet (Bernhardt 2000, Willmer 2011).

Um die Rolle der Coleoptera im Bestäubungssystem der untersuchten Pflanzenarten zu verstehen, muss man deren Lebenszyklus kennen. Wie bei vielen anderen Insekten besteht dieser besteht auch bei den Coleoptera aus drei Phasen: Zuerst werden Eier abgelegt, aus denen Larven schlüpfen, die sich dann zum adulten Tier entwickeln. Die juvenile Phase der Käfer ist oft wesentlich länger als die adulte Zeit. Die Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Adulttier kann je nach Art einige Wochen bis hin zu drei Jahren dauern (Solís 2002, S. 28ff).

Spadices mancher Arten konnten im Rahmen dieser Arbeit als Orte zur Partnerfindung, Kopulation (*S. silvicola*) und Eiablage (*A. lancifolium*) identifiziert werden. Da Spadices für Coleoptera in verschiedenen Lebensphasen geeignete Lebensräume bieten, verbringen sie dort viel Zeit, was wiederum die passive Aufnahme und Abgabe von Pollen wahrscheinlicher macht.

Sie scheinen zwar, anders als Meliponini und Halictidae, Pollen nicht gezielt zu sammeln. Dennoch bleibt viel Pollen an ihren Körpern kleben, da sie sich, im Gegensatz zu Euglossini, nicht putzen. Trotz weniger Wechsel zwischen einzelnen Spadices verschiedener Pflanzenindividuen besteht durch die große Menge an Pollen an der ventralen Körperseite und ihrem langen Verbleiben eine hohe Wahrscheinlichkeit zur Bestäubung. Vor allem artgleichen Pollen tragende Käfer an weiblichen Infloreszenzen waren ein wichtiges Indiz für Käferbestäubung bei den untersuchten Pflanzenarten. Für *Anthurium* konnten Curculionidae bereits zuvor als Bestäuber identifiziert werden (Franz 2007). Durch den Ausschlussversuch, nachdem *S. silvicola* ohne jeglichen Bienen-Kontakt, aber dem Besuch von Chrysomelidae, erfolgreich fruchtete, konnte schlussendlich gezeigt werden, dass Chrysomelidae für die Bestäubung *Spathiphyllums* vermutlich eine Rolle spielen. Es müssen jedoch weitere Studien zum Fortpflanzungssystem durchgeführt werden, um diese Hypothese zu bestätigen.

Bei den auf den ersten Blick sehr ähnlich wirkenden, kleinen, braunen Käfern, die auf den beiden untersuchten Araceae-Gattungen gefunden wurden, handelte es sich in Wahrheit um zwei verschiedene Familien: Bei *Anthurium* fand man Käfer der Curculionidae-Familie, *Spathiphyllum*

wurde dagegen von Chrysomelidae besucht. Bestehende Literatur bestätigt dies (Gibernau 2003). Die beiden Käfertaxa verhalten sich sehr ähnlich und besetzen auf gleiche Weise für ihre jeweilige Araceae-Gattung eine ähnliche Nische.

Anhand von Pollenuntersuchungen wurde Cantharophilie als die wahrscheinlich ursprüngliche Bestäubung der Araceae beschrieben (Sannier et al. 2009).

### Resümee zur Bestäuberfrage

Bei allen sechs untersuchten Pflanzenarten fungieren sowohl Apidae (Euglossini und Meliponini), Halictidae, Chrysomelidae als auch Curculionidae als Bestäuber (Tab. 10). Deren ökologische Einnischung unterscheidet sich jedoch sowohl zeitliche als auch räumlich und funktionell. Das ermöglicht die Koexistenz verschiedener Organismen, die für die gleiche Pflanzenart als Bestäuber fungieren können, was den Fortpflanzungserfolg der Pflanze erhöht.

**Tabelle 10: Als Bestäuber interpretierte und sämtliche andere Spadix-Besucher untersuchter Araceae-Arten**

Araceae-Arten	Bestäuber-Taxa	Besucher-Taxa
<i>Anthurium hoffmannii</i>	Curculionidae, <i>Euglossa flammea</i> , <i>Euglossa gorgonensis</i> , <i>Trigona fulviventris</i>	<i>Crematogaster</i> , <i>Euglossa erythrochlora</i> , <i>Euglossa</i> sp., <i>Eulaema cingulata</i> , <i>Eulaema meriana</i> , Halictidae, Syrphidae
<i>Anthurium lancifolium</i>	Curculionidae, <i>Eulaema</i> sp.	Araneae, <i>Crematogaster</i> , Odonata (rot)
<i>Anthurium ochranthum</i>	Curculionidae, <i>Eulaema bombiformis</i>	<i>Crematogaster</i> , Meliponini
<i>Anthurium pluricostatum</i>	Curculionidae, <i>Euglossa deceptrix</i> , <i>Euglossa hansonii</i> , <i>Trigona fulviventris</i>	Cecidomyidae, <i>Crematogaster</i> , <i>Drosophila</i> , Halictidae, Lepidoptera, Odonata, Syrphidae
<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	Chrysomelidae, <i>Euglossa purpurea</i> , <i>Euglossa villosiventris</i> , Meliponini	<i>Eulaema</i> sp., Syrphidae
<i>Spathiphyllum silvicola</i>	Chrysomelidae, Halictidae, Meliponini	<i>Anolis polylepis</i> , Araneae, <i>Euglossa</i> sp. (blau), <i>Eufriesea chrysopyga</i> , <i>Eulaema cingulata</i>

Die Frage nach der evolutiven Entwicklung, die den heutigen Zustand hervorgebracht hat, kann nicht vollständig beantwortet werden. Die auf konkrete Blütendüfte spezialisierten Euglossini haben sich wahrscheinlich als letztes zu Bestäubern der untersuchten Araceae-Arten entwickelt. Dabei wird davon ausgegangen, dass sich die Pflanzen mit ihren Blütendüften an vorhan-

dene Bestäuber angepasst haben. Koevolutive Prozesse werden ausgeschlossen (Ramírez et al. 2011, Schiestl und Dötterl 2012).

#### **4.6 Zwei umstrittene *Anthurium*-Arten**

Die Unterscheidung der beiden Arten *Anthurium ochranthum* und *Anthurium pluricostatum* (Croat 1983) erfolgt, wie eingangs schon angesprochen, nicht einheitlich in aktueller Literatur (Hammel et al. 2003). Die Hypothese (D), dass es sich um zwei verschiedene Arten handelt, konnte nicht falsifiziert werden. Den Ergebnissen dieser Arbeit zufolge unterscheiden sie sich vor allem in ihrer Laubblattmorphologie (Tab. 2, Abb. 4, unterschiedlich geformte Spreiten und Laubblattstielquerschnitte), den Duftausstoßzeiten (Abb. 14) und Infloreszenzbesuchern (Tab. 7). Auch der Pollen weist etwas andere Oberflächenstrukturen und Größen auf (Tab. 4). Dass es sich wirklich um zwei Arten handelt, kann mit größerer Zuverlässigkeit nur nach vergleichenden DNA-Untersuchungen postuliert werden.

#### **4.7 Relevanz und Ausblick**

Die Erforschung der Bestäubung erlaubt Einblicke in die Evolution und Ökologie der beteiligten Pflanzen und Tiere sowie biologische Grundprozesse. Sie veranschaulicht darüber hinaus die natürliche Selektion und ihre Auswirkungen (Willmer 2011).

Ohne die Relevanz dieser Untersuchungen und von Grundlagenforschung im Allgemeinen schmälern zu wollen, bleibt an dieser Stelle noch zu erwähnen, dass Naturbeobachtungen und -analysen durch vom Menschen ausgedachte Kategorisierungen nie völlig umfassende und meist auch nicht für alle Zeiten und Orte korrekte Ergebnisse liefern. Die Natur befindet sich im ständigen Wandel und ist so divers, dass wissenschaftliche Erkenntnisse nur eine Annäherung an reale Zustände sein können.

Am Ende dieser Arbeit bleibt eine Fülle an offenen Fragen und somit zu erforschenden Aspekten. Im Folgenden werden einige davon genannt: Eine genaue Auswertung aller bereits gesammelten Blütendüfte, die leider keinen Eingang in diese Arbeit gefunden hat, wäre ein vielversprechender Ansatz. Zudem könnten noch weitere Araceae-Arten im Forschungsgebiet in und rund um die Tropenstation La Gamba näher untersucht werden. Hierfür kommen bei-

spielsweise *S. wendlandii*, von dem bei dieser Forschungsreise lediglich ein blühendes Exemplar vorgefunden wurde, oder *A. hacumense*, der eine lang andauernde Anthese mit auffällig starkem Duft aufweist, aber scheinbar nie besucht wird, in Frage. DNA-Analysen und detaillierte morphologische Untersuchungen von *A. ochranthum* und *A. pluricostatum* könnten die Frage, ob es sich um zwei Arten handelt, endgültig beantworten. Darüber hinaus könnte mittels Elektroantennografie untersucht werden, welche Insekten auf welche Düfte reagieren. Von großem Interesse wäre es auch, eine ähnliche Untersuchung wie sie für diese Diplomarbeit durchgeführt wurde zu einer anderen Jahreszeit zu wiederholen, um phänologische Aspekte der reproduktiven Isolation zu verstehen.

#### **4.8 Resümee**

Für alle untersuchten Araceae-Arten der Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum* fungieren spezifische Taxa der Apidae (Euglossini und Meliponini), Halictidae, Chrysomelidae als auch Curculionidae als Bestäuber. Die unterschiedliche ökologische Einnischung aufgrund der art-spezifischen Infloreszenzdüfte ermöglicht die Koexistenz von verschiedenen Bestäubern einer Araceae-Art und gleichzeitig die reproduktive Isolation dieser sympatrischen Taxa.

## 5 Quellen

BERNHARDT, P.: Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. In: *Plant Syst. Evol.* 222 (2000), S. 293-320.

BOYCE, P.C. und T.B. Croat: The Überlist of Araceae, Totals for Published and Estimated Number of Species in Aroid Genera. [www.aroid.org/genera/160330uberlist.pdf](http://www.aroid.org/genera/160330uberlist.pdf) (Mai 2016)

CHARTIER, M., M. Gibernau und S.S. Renner: The Evolution of Pollinator-Plant Interaction Types in the Araceae. In: *Evolution* 68, 5 (2013), S. 1533-1543.

CHOUTEAU, M, D. Barabé und M. Gibernau: A Comparative Study of Inflorescence Characters and pollen-ovule Ratios among the genera *Philodendron* and *Anthurium* (Araceae). In: *Int. J. Plant Sci.* 167, 4 (2006), S. 817-829.

CHOUTEAU, M., M. Gibernau und D. Barabé: Relationships between floral characters, pollination mechanisms, life forms, and habitats in Araceae. In: *Botanical Journal of the Linnean Society*, 156 (2008), S. 29-42.

COTÉ, G.G., M. Gibernau: Distribution of calcium oxalate crystals in floral organs of Araceae in relation to pollination strategy. In: *American Journal of Botany* 99, 7 (2012), S. 1231-1242.

CROAT, T.B.: A Revision of the Genus *Anthurium* (Araceae) of Mexico and Central America. Part I: Mexico and Middle Amerika. In: *An. Missouri Bot. Gard.* 70 (1983), S. 211-420.

CROAT, T.B.: A Revision of the Genus *Anthurium* (Araceae) of Mexico and Central Amerika. Part II: Panama. Lawrence: Allen Press 1986. (= Monography in systematic botany from the Missouri Bot. Gard. 14)

CROAT, T.B.: Flowering Behavior of the Neotropical Genus *Anthurium* (Araceae). In: *American Journal of Botany* 67, 6 (1980), S. 888-904.

CUSIMANO, N., J. Bogner, S. J. Mayo, P.C. Boyce, S.Y. Wong, M. Hesse, W.M.A. Hettterscheid, R.C. Keating und J.C. French: Relationships within the Araceae: Comparison of Morphological Patterns with Molecular Phylogenies. In: *American Journal of Botany* 98, 4 (2011), S. 654-668.

ELTZ, T., W.M. Whitten, D.W. Roubik und K.E. Linsenmair: Fragrance Collection, Storage, and Accumulation by Individual Male Orchid Bees. In: *Journal of Chemical Ecology*, 25,1 (1999), S. 157-176.

ELTZ, T., Y. Zimmermann, J. Haftmann, R. Twele, W. Francke, J.J.G. Quezada-Euan und K. Lunau: Enfleurage, lipid recycling and the origin of perfume collection in orchid bees. In: *Proc. R. Soc. B* 274 (2007), S. 2843-2848.

ENDRESS, Peter Karl: *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge Univ. Press 1994.

ENGLER, A. und K. Krause: *Araceae*. Mit 4050 Einzelbildern in 441 Figuren und 1 Tafel. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann 1920. (= *Das Pflanzenreich, Regni vegetabilis conspectus* 4, 23A)

FENSTER, C.B., W.S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash und J.D. Thomson: Pollination syndromes and floral specialization. In: *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35 (2004), S. 375-403.

FRANZ, N. M.: Pollination of *Anthurium* (Araceae) by derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). In: *Rev. Biol. Trop.* 55 (2007), S. 269-277.

GERLACH, G., M. Schwerdtfeger und R. Kaiser: Anthecology in the Neotropical Genus *Anthurium* (Araceae): A preliminary report. In: *Selbyana* 23, 2 (2002), S. 258–267.

GIBERNAU, M.: Pollinators and visitors of Aroid inflorescences. In: *Aroidena* 26, 11 (2003), S. 73-91.

GIBERNAU, M.: Pollinators and visitors of Aroid inflorescences: an addendum. In: *Aroideana* 34 (2011), S. 70-83.

GRAYUM, M.H.: *Comparative External Pollen Ultrastructure of the Araceae and Putatively Related Taxa*. St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press 1992. (= *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 43)

GRAYUM, M.H.: Evolution and Phylogeny of the Araceae. In: *An. Missouri Bot. Gard.* 77, 4 (1990), S. 628-697.

GRUBER, M.H., L. Morawetz und M. Wiemers: Diversity of Euglossini (Hymenoptera, Apidae) in primary and secondary lowland rainforests in south-western Costa Rica. *Diversidad de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) en bosques lluviosos de tierras bajas primarios y secundarios en el*

- sudoeste de Costa Rica. In: Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen. Neue Serie 80 (2008), S. 257-266.
- HAMMEL, B.E., M.H. Grayum, C. Herrera und N. Zamora (Hg.): Manual de Plantas de Costa Rica, gimnospermas y monocotiledoneas (Agavaceae-Musaceae). St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press 2003. (= Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 92)
- HENRIQUEZ, C.L., T. Arias, J.C. Pires, T.B. Croat und B.A. Schaal: Phylogenomics of the plant family Araceae. In: Molecular Phylogenetics and Evolution 75 (2014), S. 91-102.
- HENTRICH, H., R. Kaiser und G. Gottsberger: Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. In: Plant Biology 12 (2010), S. 587-596.
- HESSE, M, H Halbritter, R Zetter, M Weber, R. Buchner, A. Frosch-Radivo und S. Ulrich: Pollen Terminology. An illustrated handbook. Wien: Springer 2009.
- HUBER, W., S. Jarau und A. Weissenhofer (Hg.): Corbiculate Bees of the Golfo Dulce Region, Costa Rica. Piedras Blancas National Park, "Regenwald der Österreicher". Wien: Verein zur Förderung der Tropenstation la Gamba 2009.
- HUBER, W., A. Weissenhofer, N. Zamora und A. Weber: Plant diversity and biogeography of the Golfo Dulce region, Costa Rica. Diversidad vegetal y biografía de la region de Golfo Dulce, Costa Rica. In: Natural and Cultural History of the Golfo Dulce Region, Costa Rica 88 (2008), S. 97-104.
- JANZEN, D.H.: Euglossine Bees as Long-Distance Pollinators of Tropical Plants. In: Science 171 (1971), S. 203-205.
- KEATING, R.C.: Occurrence of Raphide Crystals in Araceae. In: Ann. Missouri bot. Gard. 91 (2004), S. 495-504.
- MAYO, J.; J. Bogner und P.C. Boyce: The Genera of Araceae. Belgium: Continental Printing 1997.
- MONTALVO, A.M. und J.D. Ackerman: Relative Pollinator Effectiveness and Evolution of Floral Traits in *Spathiphyllum friedrichsthalianum* (Aaraceae). In: Amer. J. Bot. 73, 12 (1986), S. 1665-1676.
- RAMÍREZ, S.R., T. Eltz, M.K. Fujiwara, G. Gerlach, B. Goldman-Huertas, N.D. Tsutsui, N.E. Pierce: Asynchronous Diversification in a Specialized Plant-Pollinator Mutualism. In: Science 333, 6050 (2011), S. 1742-1746.

- RAY, T.S.: Leaf types in the Araceae. In: Amer. J. Bot. 74, 9 (1987), S. 1359-1372.
- ROUBIK, D.W.: Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge: Cambridge Univ. Press 1989.
- ROUBIK, D.W. und P.E. Hanson: Abejas de orquídeas de la América tropical. Biología y guía de campo. Orchid bees of tropical America. Biology and field guide. Santo Domingo: INBio 2004.
- SANNIER, J., W.J. Baker, M.-C. Anstett und S. Nadot: A comparative analysis of pollinator type and pollen ornamentation in the Araceae and the Arecaceae, two unrelated families of the monocots. In: BMC Research Notes 2, 145 (2009), S. 1-11.
- SCHIESTL, F.P. und Stefan Dötterl: The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: Coevolution or pre-existing bias? In: Evolution 66-7 (2012), S. 2042-2055.
- SCHOTT, H.W. und J. Oberer: Aroideae. Wien: Typis Gerold 1857.
- SCHWERDTFEGGER, M., G. Gerlach und M. Kaiser: Anthecology in the Neotropical Genus *Anthurium* (Araceae): A Preliminary Report. In: Selbyana 23,2 (2002), S. 258-267.
- SOLÍS, A.: Escarabajos de Costa Rica. Beetles. Santo Domingo de Heredia: INBio 2002<sup>2</sup>.
- TEICHERT, H., S. Dötterl, B. Zimma, M. Ayasse und G. Gottsberger: Perfume-collecting Male euglossine bees as pollinators of a basal angiosperm: the case of *Unonopsis stipitata* (Annonaceae) In: Plant Biology 11 (2009), S. 29-37.
- ULRICH, Silvia: Pollen Morphology and Ultrastructure of selected Araceae species: New Examples for the Significance of Pollen Characters in Systematics and for the Spathe as an Osmophore. Wien: Dissertation 2015.
- WEBER, M., H. Halbritter und M. Hesse: The Basic Pollen Wall Types in Araceae. In: Int. J. Plant Sci. 160, 2 (1999), S. 415-423.
- WHITTEN, W.M., H.G. Hills und N.H. Williams: Occurrence of Ipsdienol in Floral Fragrances. In: Phytochemistry 27, 9 (1988), S. 2759-2760.
- WIKELSKI, M., J. Moxley, A. Eaton-Mordas, M.M. López-Uribe, R. Holland, D. Moskowitz, D.W. Roubik und R. Kays: Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry. In: PLoS ONE 5, 5, e10738 (2010).

WILLIAMS, N.H. und C.H. Dodson: Selective Attraction of male Euglossine Bees to Orchid Floral Fragrances and its Importance in Long Distance Pollen Flow. In: Evolution 26 (1972), S. 84-95.

WILLIAMS, N.H. und R. Dressler: Euglossine pollination of *Spathiphyllum* (Araceae). Polinización de *Spathiphyllum* (Araceae) por abejas Euglossinae. In: Selbyana 1 (1976), S. 349-356.

WILLIAMS, N.H. und M. Whitten: Orchid Floral Fragrances and male Euglossine Bees: Methods and advances in the last sesquidecade. In: Biol.Bull. 164 (1983), S. 355-395.

WILLMER, Pat: Pollination and Floral Ecology. Princeton: Princeton University Press 2011.

WITSCHNIG, G., C. Hickel und A. Weber: Notes on the pollination of the perfume flowers of *Gloxinia perennis* (Gesneriaceae) by euglossine bees. Notas sobre la polinización de las flores perfumadas de *Gloxinia perennis* (Gesneriaceae) por abejas euglossine. Stapfia 88 / Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen. Neue Serie 80 (2008), S. 573-578.

VOGEL, S.: Bestäubungskonzepte der Monokotylen und ihr Ausdruck im System. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. 94 (1981), S. 663-675.

VOGEL, S.: Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. Mainz: Verlag der Akademie und Wissenschaften und der Literatur 1963a.

VOGEL, S.: Orchideenblüten mit Duftorganen. In: Die Orchidee 14, 6 (1963b), S. 253-257.

VOGEL, S.: Pollination neotropischer Orchideen durch duftstoff-höselnde Prachtbienen-Männchen. In: Naturwissenschaften 53, 7 (1966), S. 181f.

[www.roid.org](http://www.roid.org) (April 2016)

[www.lagamba.at](http://www.lagamba.at) (Juni 2016)

[www.paldat.org](http://www.paldat.org) (Mai 2016)

## 6 Anhang

### Zusammenfassung

Die Bestäubungsbiologie von sechs Araceae-Arten, *Anthurium hoffmannii*, *A. lancifolium*, *A. ochranthum*, *A. pluricostatum*, *Spathiphyllum phryniifolium* und *S. silvicola*, im Tieflandregenwald im Südwesten Costa Ricas wurde in dieser Arbeit untersucht. Pflanzenbeobachtungen und -analysen sowie diverse Experimente im Zeitraum von Jänner bis März 2016 dienten dazu, deren Morphologie und ökologische Einnischung in Hinblick auf Bestäubung zu erklären. Laut Literatur kommen neotropisch verbreitete, Duft sammelnde Euglossini (Prachtbienen), Pollen sammelnde Meliponini (stachellose Bienen) oder kleine, unscheinbare Curculionidae (Rüsselkäfer) als Bestäuber in Frage. Konkrete Angaben darüber gab es für genannte Arten bislang jedoch noch keine.

Für alle untersuchten Arten beider Gattungen fungieren sowohl Apidae (Euglossini und Meliponini), Halictidae, Chrysomelidae als auch Curculionidae als Bestäuber. Für jede der sechs Arten konnten wiederum spezifische Taxa genannter Familien als Bestäuber identifiziert werden. Unterschiedliche ökologische Einnischung durch vor allem zeitliche (artspezifischer täglicher Duftintensitätsverlauf) und funktionelle (artspezifische Duftzusammensetzung) Aspekte ermöglicht die Koexistenz von verschiedenen Bestäubern für jede Pflanzenart. Zusammengefasst handelt es sich um eine durch Infloreszenzdüfte bedingte reproduktive Isolation sympatrisch blühender Araceae-Arten.

## **Abstract**

Within this thesis the pollination biology of six sympatric Araceae species, *Anthurium hoffmannii*, *A. lancifolium*, *A. ochranthum*, *A. pluricostatum*, *Spathiphyllum phrynifolium* and *S. silvicola*, in a lowland rainforest in the southwest of Costa Rica was studied. Plant observations and analysis as well as various experiments during a period of two months (January to March 2016) served to compare morphological and ecological differences in relation to pollination. As so far known, Neotropical distributed, fragrance collecting euglossine-bees (orchid bees), pollen-collecting Meliponini (stingless bees) or small, inconspicuous Curculionidae (wheevils) are considered to be pollinators, but for the mentioned species little data exists.

For all investigated species of both genera, Apidae (Euglossini and Meliponini), Halictidae, Chrysomelidae and Curculionidae function as pollinators. Each of the six species was attractive to specific pollinators while some visitors overlapped. Temporal (different fragrance intensity throughout the day) and qualitative (different fragrance bouquets) differences make a coexistence of various pollinators for each plant species possible. To sum up, there is a reproductive isolation of sympatric flowering Araceae species due to inflorescence fragrances and specific time pattern in scent production.

## Resumen

En esta tesis, se estudió la biología de la polinización, de seis especies de Araceae, *Anthurium hoffmannii*, *A. lancifolium*, *A. ochranthum*, *A. pluricostatum*, *Spathiphyllum phrynifolium* y *S. silvicola*, de la selva tropical en la tierra baja del suroeste de Costa Rica. Las observaciones y los análisis de plantas, así como experimentos durante un periodo de dos meses (enero hasta marzo 2016) sirvieron para explicar su morfología y su nicho ecológico en cuanto a la polinización. Según la literatura, Euglossini (abejas de orquídeas) que se esparcen neotrópicamente y reúnen olores, Meliponini (abejas sin aguijón) que recogen polen, o pequeños Curculionidae (picudos) que no llaman la atención a primera vista, entran en cuenta de ser polinizadores, pero hasta el momento no hay mucha información.

Para todas las plantas investigadas, algunas especies específicas de Apidae (Euglossini y Meliponini), Halictidae, Chrysomelidae y Curculionidae son polinizadores. Por aspectos temporales (curso de la intensidad del olor específico de la especie durante el día) y funcionales (componentes de olores específicos de la especie), hay una coexistencia de distintos polinizadores para cada una especie de las plantas. En resumen, se puede decir que hay un aislamiento reproductivo de las especies simpátricas de las Araceae por los olores de las inflorescencias y sus tiempos de la producción.

## Datenerhebungsblatt

Datum:

Standort:

Art:

Pflanznummer/ Infloreszenznummer:

<b>Individuen-Größe</b>								
<b>Infloreszenz-Größe</b>								
<b>Spatha</b> Größe, Farbe								
<b>Spadix</b> Größe, Farbe								
<b>Uhrzeit</b>								
<b>Antheren</b> ja/nein								
<b>Pollen</b> ja/nein								
<b>Narben</b> ja/nein, feucht/trocken								
<b>Nektar</b> ja/nein								
<b>Duftintensität</b>								
<b>Duftqualität</b>								
<b>Besucher-Taxa</b> Anzahl								
<b>Besucherverhalten</b> Kontakt mit Narben oder Antheren / kein Kontakt								
<b>Sonstiges</b>								

## **Methoden-Problematiken**

Wie wohl bei allen bisherigen und zukünftigen Feldstudien traten auch bei dieser Untersuchung kleinere Probleme durch den Modus per se auf. Im Folgenden werden einzelne kritisch zu betrachtende Aspekte in Bezug auf die angewandten Methoden diskutiert.

### **Ortsgebundene Momentaufnahmen**

Untersucht kann nur werden, was es auch vorzufinden gibt. Handelt es sich beim Forschungsobjekt um zeitlich begrenzte, ständig im Wandel befindliche, (zumindest relativ) unvorhersehbare Phänomene – wie das auch für Antheseverläufe zutrifft – so muss zu Beobachtendes für eine Aufnahme im richtigen Moment angetroffen werden, für diese Arbeit bedeutete das in Anthese befindliche Infloreszenzen der Araceae zu finden.

### **Analyse der Infloreszenzbesucher**

Nicht nur in Zusammenhang mit den untersuchten Pflanzen, sondern darüber hinaus auch mit den Besuchern gibt es ähnliche Methoden-Problematiken. Die (oft flinken) Insekten sind korrekt und mit großer Sicherheit nur tot über die Morphologie bestimmbar. Videoaufnahmen lassen Vermutungen zu, selten aber genaue Bestimmungen auf Art-Niveau. Vor allem in männlichen Phasen konnten Videobeobachtungen sehr ergiebig sein. Ein bedeutender Nachteil ist jedoch, dass im Nachhinein keine Information über den Duft gegeben werden kann und keine Besucher zur näheren Untersuchung eingefangen werden können. So konnte etwa eine blaue *Euglossa* bei *S. silvicola* gefilmt, jedoch nicht näher bestimmt werden.

Folglich müssen so viele Besucher wie möglich gefangen, getötet und präpariert werden, um sichere Aussagen treffen zu können. Oft liegen bei den präparierten Insekten die Beine aber so vor dem Körper, dass sie ventral nur schlecht zu untersuchen sind. Eine nachträgliche Bearbeitung des Insekts kann dieses zerstören (Beine, Antennen oder gar Köpfe brechen ab). Zusätzlich erhöht jede Manipulation die Chance am Insekt klebenden Pollen zu verlieren. In jedem Fall sind die gesammelten Proben eine abgeschlossene Menge, die bei etwaigen Verlusten nicht einfach und schnell nachgeliefert werden kann.

Genauso wie bei der Insektenbestimmung mit freiem Auge sind über das Vorfinden von Pollen auf Insekten mittels Binokular nur vage Hypothesen möglich. Erst durch REM-Untersuchungen können korrekte, vertrauenswürdige Aussagen zur Frage, welches Insekt welchen Pollen mit sich trägt, gefällt werden. Darüber hinaus ist auch eine solche korrekte Information lediglich ein Indiz dafür, dass diese Insektenart als Bestäuber in Frage kommt. Auch, wenn ein Insekt an der weiblichen Phase mit dieser Pflanze artgleichem Pollen am Körper bestätigt werden konnte, handelt es sich dabei um eine positive Stichprobe, die die aufgestellte Hypothese dieses Insekts als Bestäuber unterstützt, nicht aber verifiziert. Umgekehrt, ist ein Insekt ohne Pollen gefunden worden, so heißt das trotzdem nicht, dass es nie als Bestäuber fungiert.

### **Resümee zu Methoden-Problematiken**

Schließlich kann man zusammenfassen, dass es sich bei einer Freilandstudie um ein immer etwas ungewisses, gut zu planendes und gewissenhaft zu dokumentierendes Unterfangen handelt, das nur begrenzte und sorgfältig durchzuführende Nachbearbeitung ermöglicht. Es ist besonders darauf zu achten, welche Schlüsse vom Konkreten auf das Ganze gezogen werden können und wobei es sich vielleicht doch nur um regional oder zeitlich bedingte spezielle Ausprägungen handelt.