

# Das sexuelle Anlockungsprinzip der *Catasetinen-* *und Stanhopeen-Blüten* und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes

Von

Stefan Vogel, Mainz

Mit 10 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. Dezember 1962)

## I. Das „Futtergewebe“

Der Sexualdimorphismus der Blüten und die Fähigkeit, das Pollinarium zu katapultieren, sind jene zwei Besonderheiten, die der neotropischen Gattung *Catasetum* und einigen Verwandten Berühmtheit verschafft haben.

An dem traditionellen Platz, den diese Orchideen daher in den Lehrbüchern einnehmen, finden wir — meist beiläufig — noch eine dritte Eigenart mitgeteilt: nicht Nektar, sondern eine feste Lockspeise in Form von Futtergewebe fungiere bei ihnen als Mittel, um Bestäuber zu attrahieren; eine blütenbiologische Anomalie, bemerkenswert genug, um einmal unter die Lupe genommen zu werden.

Bekanntgeworden ist das Futtergewebe durch DARWIN. Er schreibt in seinem Orchideenbuch über *Catasetum saccatum* (1877, S. 157): „In der Mitte des Labellum findet sich eine tiefe Höhle. . . Diese . . . sondert keinen Nektar ab, aber ihre Wandungen sind dick und fleischig mit einem leicht süßlichen, nahrhaften Geschmack; . . . wir werden . . . sehen, daß sie von Insekten benagt werden.“ Nun beruft sich DARWIN auf eine aus Trinidad stammende Schilderung CRÜGERS (1867), der die Pollination erstmalig beobachtet hatte: große „Hummeln“ seien herbeigeflogen „for the purpose of gnawing off the cellular tissue on the side opposite to the column . . .“. Auch für die Gongorinengattungen *Gongora*, *Stanhopea* und *Coryanthes* hatte CRÜGER angegeben: „The substance they really come for, in the case of these orchids, is the interior lining of the labellum, which they gnaw off with great industry and for which there is a continual contest“ (l. c. S. 183, 189). DARWIN reiht diesen Beispielen von Futtergewebe noch die *Catasetinen Mormodes* und *Cynoches* an,

da sie „mit süßer Flüssigkeit schwellend angefüllte Basen der Kronblätter“ bzw. ein süßschmeckendes, dickfleischiges Labellum entwickeln. Die diklinen Catasetinen-Blüten weisen das Merkmal in beiden Geschlechtern auf.

Später befaßte sich HABERLANDT mit den Antennen von *Catasetum*. Dabei fiel ihm an den im Alkohol gebleichten Blüten auf, daß die Labellum-Innenseite in dem sonst diaphan gewordenen Perigon weißlich opak geblieben war. Als er den Belag „mit Plasma und Stärke vollgepfropft“ fand, war das für ihn eine anatomische Bestätigung von DARWINS These. Auf HABERLANDT geht auch der Begriff des „Futtergewebes“ zurück (1901, S 65).

Die Futtergewebe-Lehre, von HABERLANDT noch mit gewisser Zurückhaltung vertreten, haben darauf v. GUTTENBERG und PORSCH histologisch aufs neue zu erhärten sich bemüht. So ersterer 1908 über *Catasetum Trulla*:

Epidermis und die tieferen Lagen der betreffenden Labellumzone „enthalten reichlich dichtes, trübes Plasma mit großen Zellkernen, von der dritten oder vierten Lage an auch Leukoplasten mit kleinen Stärkeeinschlüssen. Ihr Inhalt gibt mit MILLONSCHEM Reagens behandelt eine intensive Eiweiß-Reaktion . . . Es ist klar, daß wir in diesem Gewebe das Futtergewebe der Blüte vor uns haben. Sein hoher Eiweißgehalt und die Zartwandigkeit der Zellen, welche ein leichtes Abfressen ermöglicht, lassen es ohne weiteres als solches erkennen“ (S. 353). Dasselbe berichtet der gleiche Autor von *C. jimbriatum*, *C. barbatum*, *C. splendens* und *C. tridentatum* (= *C. macrocarpum*) sowie 1915 auch über die Blüten von *Cynoches* (S. 401).

In einer den „Blüten-Lockspeisen“ der Orchideen gewidmeten Abhandlung (1909) erklärt PORSCH außer dem Labellum-Belag der Catasetinen unter anderem auch die fleischigen Zotten in der Hypochil-Höhle von *Stanhopea* (S. 361) und später auch (1926, S. 109) von *Coryanthes* als Fraßblockmittel. Für *Stanhopea* hatte schon WILLIS (1895, S. 290) „absence of free honey“ und „a great number of juicy hairs“ angegeben, „which are probably nibbled by bees, as in other orchids“. Auch POHL (1927, S. 567) bestätigt für diese Gattung: „Die Futtergewebszellen sind vorwiegend mit Stärke vollgepfropft, daneben findet sich aber auch Eiweiß und Öl.“

Es scheinen alle genannten Untersuchungen, da sie an kultivierten Exemplaren angestellt wurden, auf einer einzigen empirischen Beobachtung zu fußen — eben derjenigen CRÜGERS; das gleiche gilt für die Darstellung von LOEW (1895, S. 116) und KNÜTH (1904, S. 207). Auf denselben Gewährsmann geht noch heute der Begriff des anbohrbaren, nahrhaften Futtergewebes zurück, wo immer er im Zusammenhang mit *Catasetum* oder *Stanhopea* auftaucht, so — um nur einige zu nennen — bei v. GUTTENBERG (1952), KNOLL (1956), WERTH (1956), DUNSTERVILLE und GARAY (1959).

Neuere originale Angaben machte indessen 1932 HOEHNE. Er zeigte auf farbig reproduziertem Gemälde *Catasetum cernuum*, am Standort in Südbrasilien von Bienen umschwärmt, und bestätigte das Vorhandensein einer „begehrten Wachsschicht“: „Desenvolve o disco do labelo uma camada de cêra muito cobiçada por esses insetos“ (1942, S. 63, Taf. 56 A). So fliegen diese denn herbei, „raspando essa cêra“.

Neue Informationen sammelte aber auch PORSCH. Nachdem er 1930 selbst Gelegenheit gehabt hatte, in Costa Rica die *Catasetum*-Pollination zu beobachten, kommt er 1955 in einer zusammenfassenden Studie über die *Catasetum*-Biologie in dieser Zeitschrift ausführlich auf die Blütenlockspeise zurück (S. 135ff.). Zwei fotografische Dokumente führen sogar verschiedene Augenblicke des Eindringens bzw. Herauskriechens der Bienen an der Lippe der weiblichen Blüte (v. *C. Oerstedii*) vor Augen, „in der sie das Futtergewebe abnagen“. Mehrfach erwähnt er, wie gierig die Bestäuber nach dieser Nahrungsquelle suchten (S. 129), und z. B. schreibt er überzeugt auf S. 137:

„Wenn man gesehen hat, wie mühsam sich die Tiere manchmal nach dem Genuß des Futtergewebes aus der weiblichen Blüte herauszwängen . . . , so kann man sich erst recht ausmalen, wie verschiedenartig ihre Stellungen innerhalb der Lippe beim Abweiden manchmal sein werden. Denn sie finden ja . . . oft schon einen Teil des Futtergewebes von ihren Vorgängern abgefressen und müssen daher andere Stellen aufsuchen, um noch etwas zu bekommen“.

Durch gründliche histochemische Prüfung der Futtergewebe findet PORSCH die Angaben v. GUTTENBERGS bestätigt. Als „Hauptnährstoffe“ wurden Eiweiß und Fett angetroffen; die Dünnwandigkeit der Zellen wird als besondere Anpassung unterstrichen. So kommt der Autor zu dem Schluß: „Schätzungsweise kann für fast alle . . . (sc. *Catasetum*-) Arten Futtergewebe als das Nektar-Ersatzmittel und damit als die vorherrschende Blütenlockspeise der Gattung angesehen werden“ (S. 136).

Nach alledem mußte die „Bienenweide“ der *Catasetinen* und Stanhopeen als eine gesicherte Tatsache der Blütenbiologie gelten.

## II. Blütenbesuch ohne Gegenleistung

Durch Zufall konnte ich im Januar 1956 ebenfalls den Insektenbesuch von *Catasetum* am natürlichen Standort beobachten. Eines Morgens fand ich auf dem Gebiet der Farm „Los Salados“, in der Nähe des Rio Guatiquía in den Llanos Orientales Columbiens<sup>1</sup>, fruchtende und blühende weibliche Pflanzen aus der *macrocarpum*-Gruppe<sup>2</sup>, die in einem großen, blattlosen Bult 4 m hoch am glatten Stamm einer *Mauritia flexuosa*

<sup>1</sup> Für die großzügige Gastfreundschaft auf dieser Farm bin ich deren Besitzer, Herrn Rudolf STEIN, zu größtem Dank verpflichtet.

<sup>2</sup> Die *Cataseten* sind an Hand der ♀ Blüten meist nur schwer zu bestimmen.

(Palme) wuchsen. Kaum hatte ich die Blüten erblickt, sah ich sie auch schon von einer Anzahl hummelgroßer, vorn schwarzer, hinten fuchsroter Hymenopteren umschwärmt, die immer wieder kopfüber in die nach oben gestellten Lippen hineinkrochen — ganz in der Weise, wie sie PORSCHEs Fotos zeigen. Der Höhe wegen konnte ich die Insekten weder abfangen, noch ihre Tätigkeit genauer beobachten. Es gelang mir schließlich, 6 Blüten herunterzuholen (Abb. 8, I—II) und später, nicht weit von diesem Ort, mehrfach auch der Bienen habhaft zu werden.

Die genaue Untersuchung beider Partner erbrachte folgende Resultate:

a) Der Zustand der Blüten ließ auf eine bereits mehrere Wochen dauernde Anthese schließen; gleichwohl waren keine Pollinien aufgeladen.

b) Die äußere und innere Labellum-Wand, namentlich dorsal nahe der Mündung, war bei 5 Blüten übersät mit jeweils über hundert winziger strichförmiger, in Längsrichtung etwa parallelaufender flacher Einschnitte von 0,05 mm Breite und verschiedener Länge.

c) Die Innenwand der Lippe wies bei 2 Blüten außerdem je 1—2 Perforationen von 2—3 mm Durchmesser auf, die zum Teil als Fraßgänge verlängert waren und Kotballen enthielten. Eine dritte Blüte barg im Gynostemium eine Insektenlarve. Dieser Blüte fehlten die obengenannten Einschnitte völlig.

d) Die beobachteten Bienen gehörten zu *Eulaema cingulata* FAB. (*Euglossinae*, *Apidae*).

e) Ein Vergleich der Einschnitte im Labellum und der Fußklauen der Bienen bewies eindeutig, daß erstere beim Festklammern entstandene Kratzspuren sind. Demzufolge waren die Blüten schon hundertmal von den Euglossinen aufgesucht worden.

f) Weder der sehr lange Saugrüssel noch die kräftigen breiten Mandibeln der genannten Bienen konnten die Urheber der wenigen größeren Beschädigungen der Innenwand sein. Diese erwiesen sich vielmehr mit Sicherheit als Folgen zufälligen Befalls durch Schadinsekten.

Es ist hier wichtig zu betonen, daß an *Catasetum* und den übrigen zur Rede stehenden Verwandten nie andere Besucher als Apiden der Gattungen *Euglossa*, *Eulaema* und *Euplusia*<sup>1</sup> (Euglossinen, Prachtbienen) angetroffen worden sind. Das Verbreitungsgebiet der letzteren — von St. Catharina bis Mexico — deckt sich in der Tat auffallend mit dem der Wirtspflanzen.

Da die Euglossinen somit als einzige legale Bestäuber in Frage kommen und als solche auch unsere Blüten erwiesenermaßen regelmäßig und vielfach frequentiert hatten, ist klar, daß der Innenbelag des Labellums vollständig müßte abgeweidet, zumindest angebissen worden sein. Aber nichts dergleichen. Spuren, die auf einen Gebrauch des Rüssels oder

---

<sup>1</sup> Diese Gattungen waren früher generisch unter *Euglossa* vereint.

der Mandibeln schließen lassen, fehlen völlig. Das Ausbleiben von Fremdpollinien auf der Narbe erklärt sich durch die verspätete Blütezeit unserer Exemplare, deren Artgenossen meist schon fruchteten.

Näheres Studium der Apiden lehrt weiterhin, daß diese ganz außerstande sind, festes Gewebe als Nahrung „abzuweiden“. Zwischen Mandibeln (die niemals zum Fressen selbst, sondern zum Nagen oder Kneten verwendet werden) und Ösophagus besteht keine direkte Verbindung (HERZOG 1927, S. 68). Die zarte Rüsselzunge kann lediglich Flüssigkeiten auflecken. Mandibelbisse zur Gewinnung austretenden Saftes wurden, wie oben gesagt, nicht angebracht. Das erübrigt auch den Einwand, die „Futterstoffe“ könnten vielleicht als Larvenbrot oder Nistmaterial gesammelt worden sein.

Diese Tatsachen stehen im eindeutigen Widerspruch zur DARWIN-HABERLANDT'schen Lehre von der Lockspeise der Catasetinen.

Wenn letztere unrichtig ist, so drängt sich zunächst die Frage auf, wie denn die Irrtümer CRÜGERS, HOEHNES und PORSCHS möglich waren. Sie waren es, weil

a) die Tätigkeit der Bestäuber im Innern des bei den beobachteten Arten (*C. macrocarpum*, *C. Oerstedii*) tonnenförmigen Labellums niemals genau gesehen worden sein kann;

b) die von den Autoren festgestellten Fraßspuren in Wirklichkeit ebenfalls von Schadinsekten stammten. CRÜGER bemerkte selbst: „The same substance is also very attractive to other insects, such as cockroaches, etc.“ (S. 129);

c) entscheidend eine Voreingenommenheit der Beobachter zugunsten der Ansicht war, daß jede entomophile Bindung eine nutritive Grundlage haben müsse. Schon LOEW plädierte für Futtergewebe, „da sonst das nektarlose Labellum rätselhaft erscheinen würde“; man sah auch keinen Ausweg, den auffallenden Labellumbelag anders zu erklären. Wichtiges Beweisstück schien die Dünnwandigkeit der Zellen, die das Abfressen erleichtere. Dabei wurde übersehen, daß das eine 5 mm dicke Schicht bildende „Futtergewebe“ der ebenfalls nektarlosen Catasetine *Cynoches ventricosum* und anderer *Eucynoches*-Arten von einer vergleichsweise enorm starken, cutinisierten Außenmembran (Abb. 5, I) bedeckt ist, die jedem Angriff von seiten der Bienen widersteht, schon deshalb, weil solche auf der glatten, waagrecht hangenden Fläche (Abb. 7, I) gar keinen Halt finden;

d) schließlich der Irrtum herrschte, die Apiden-Imagines könnten feste Nahrung aufnehmen. Selbst A. DUCKE in Pará, der vielfach die Wildbienen beim Blütenbesuch an Catasetinen usw. gesammelt hatte, übernahm als Entomologe unbedenklich die Lehre von der „Weidetätigkeit“. Von den Euglossinen berichtet er 1901 (S. 61): „Diese Thiere

scheinen überhaupt die Gewohnheit zu haben, zarte Pflanzenteile zu verzehren.“ Einmal traf er sie „zahlreich auf einem niedrigen Kraute mit fleischigen Blättern, . . . die sie verzehrten. Die Pflanze war dadurch fast völlig kahl gefressen worden.“ Auch der *Euglossa*-Monograph FRIESE huldigte der CRÜGERSCHEN These (1899, S. 120).

Offensichtlich waren die Ideen aller früheren Beobachter also mit den Tatsachen durchgegangen (zwischen PORSCHS Beobachtung und deren Veröffentlichung lagen auch 25 Jahre, was eine nüchterne Wiedergabe nicht förderte). Doch wäre es noch zu leichtfertig gewesen, das allein auf Grund des Widerspruchs zu behaupten, den nur die eine Zufallsbeobachtung aufgeworfen hatte.

Gewißheit hierüber brachten nunmehr die Mitteilungen und Fotografien der Amerikaner DODSON und FRYMIRE (1961 a, b, c)<sup>1</sup>. Ihnen sind neuerdings in Ecuador Beobachtungen von vorzüglicher Genauigkeit unter anderem an einer Reihe wildwachsender Gongorinen und Catasetinen geglückt. Unabhängig von uns und auf breiterer Basis gelangten sie zu derselben Erkenntnis. Ich zitiere hier zuerst negative Angaben, die die bisherige Deutung endgültig widerlegen: „No apparent food of any kind was available<sup>2</sup>, nor did the bees attempt to chew the fleshy parts of the flowers. This same pattern was found to hold through all of our observations“ (1961 a, S. 9).

Andernorts heißt es (1961 c, S. 149): „Flowers of *S.* (sc. *Stanhopea*) *tricornis* were carefully examined for nectaries or other anatomical structures which would offer food for the bee<sup>2</sup>. None was found.“ „The inside of the hypochile is covered with long fleshy hairs („Futtergewebe“ PORSCHS, d. Ref.), which the bee might eat but in the flowers entered by *E.* (sc. *Eulaema*) Meriana these hairs did not appear to have been disturbed.“

### III. Die wahre Funktion des „Futtergewebes“

Aus obigem folgt, daß der Pollinationsdienst der Prachtbienen an den Catasetinen- und Gongorinenblüten offensichtlich nicht auf einer Gegenleistung von Nähr- oder Baumaterial beruht.

Wenn die älteren Beobachter in diesem Punkt auch irrten, so können doch ihre anatomischen Befunde nicht bestritten werden. Der mit massierten Assimilatvorräten beladene Epithelbelag mußte — daran gab es keinen Zweifel — dennoch irgendeine Bewandtnis haben.

Eine Lösung des Problems ergab sich, und zwar zunächst unabhängig von jener Beobachtung in Columbien, durch das Studium von Gewächshausexemplaren.

<sup>1</sup> Herrn Dr. W. HABER (Münster) danke ich herzlich für den Hinweis auf diese Arbeiten.

<sup>2</sup> Diesen Prämissen steht natürlich die immerhin anatomisch begründete bisherige Deutung des Epithels als Futterstoff entgegen.

Ausgegangen war ich hierbei von Befunden an den Blüten von *Ceropegia* (Asclepiadac.). Diese hatten gezeigt, daß es außer der verbreiteten diffusen Geruchserzeugung durch die gesamte Corolle auch den Fall gibt, daß der Duft aus begrenzten drüsigen Arealen emittiert wird (VOGEL 1961). Die Petalenspitzen sind bei *Ceropegia* auf der Innenseite von einem mehrschichtigen, plasmareichen, großkernigen und dünnwandigen Epithel

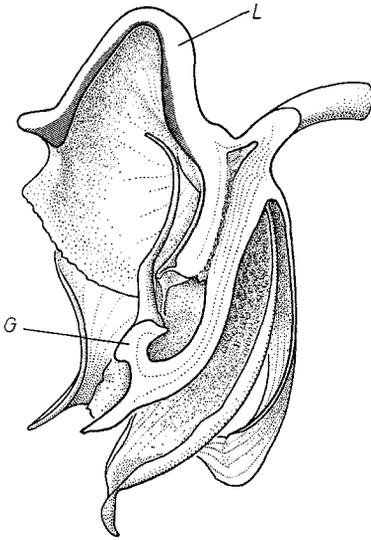


Abb. 1. *Catasetum macrocarpum*, ♂ Blüte im Längsschnitt, auf der Innenseite der Lippe (L) das Osmophor-Epithel schraffiert eingetragen. G Gynostemium.  
Aus VOGEL 1963

bedeckt, das im jungen Zustand außerordentliche Mengen an Assimilaten, besonders Stärke, enthält. Während nun der Blütenduft — und zwar nur von diesem Epithel — auströmt, verschwinden die Speichermaterialien vollständig; diese erwiesen sich damit als eigens für die Duftsynthese angehäufte Energie- und Grundstoffvorräte. Derartige Organe, die einen bisher unbeachteten Typ pflanzlicher Drüsen überhaupt darstellen, habe ich Osmophoren genannt. Ihre flüchtigen Produkte treten bei *Ceropegia* bereits gasförmig durch die Epithelmembran.

Vergleichende anatomische und olfaktorische Untersuchungen deckten alsdann das Vorkommen analoger Drüsen in weiteren Familien auf, so vor allem bei Araceen und Orchidaceen (VOGEL 1963)<sup>1</sup>. Der stärkereiche *Arum*-Appendix erwies sich ebenso als Osmophor wie die lokalen Speicherepithelien unter anderem jener Orchideenblüten, bei denen z. B. SCHMID für *Himantoglossum* (1912), GERM für

*Platanthera* (1949) und ich für *Habenaria* und *Disa* (1954, 1959) eine lokale Beschränkung der Duftemission konstatiert hatten. Außerdem wurden Osmophoren an vielen tropischen Orchidaceen und Araceen neu gefunden. Wir schicken voraus, daß Duftdrüsen fast überall mit der Emanation eines spezifischen, nur wenige bestimmte Bestäuber anlockenden Geruchsstoffes betraut zu sein scheinen (oligo- und monotrope Blüten).

Solche Orchidaceen sind nun auch die meisten *Catasetinen* und viele *Gongorinen*. Die Untersuchung ihres „Futtergewebes“ überzeugte mich, daß wir auch hierin nichts anderes als spezialisierte Duftorgane vor uns haben.

<sup>1</sup> Kurzberichte im Jahrb. d. Akad. d. Wiss. und Lit. Mainz 1960, S. 91, und 1961, S. 124.

Was den Duft betrifft, so heben in der Tat zahlreiche Berichte seine Intensität und Eigenart hervor, namentlich bei dem schweren Kümmel- oder Mentholgeruch der Cataseten und dem süßen Vanilleduft der Stanhopeen. *Cynoches* duftet zimtartig, *Cirrhaea dependens* wie Pineol, gewisse *Gongoras* auch wie tote Fische. Viele Daten für beide Tribus hat PORSCH (1955, S. 120) zusammengestellt.

Die Epithelien sind so gut wie alleinige Duftquelle; schon ihre Abtrennung vom übrigen Perigon im Riechversuch (VOGEL 1963, S. 96 ff.) beweist das, so bei dem Belag des *Catasetum*-Labellums (Abb. 1), den analogen Anschwellungen von *Cynoches* und *Cirrhaea*, den Zotten im Hypochil-Internern von *Stanhopea* (Abb. 2), *Gongora* (*G. bicornuta*) und zweifellos auch von *Coryanthes*. PORSCH hatte übrigens schon von „duftender Lockspeise“ (1955, S. 145) gesprochen, und POHL war bereits zu der Überzeugung gelangt, daß „das Futtergewebe mindestens als vorzugsweise Produktionsstätte des Duftes aufzufassen ist“ (1927, S. 571). Auch DODSON & FRYMIRE geben für *Stanhopea tricornis* an: „The fragrance is produced in the hypochile“ (1961 c, S. 149).

Unter Verweis auf unsere Originalabhandlung wollen wir hier nur die wichtigsten Einzelheiten der ausschließlichen Duftfunktion der Epithelien kurz zusammenfassen:

a) Der Duftstoff wird von den Epithelien teilweise in solcher Menge ausgeschwitz, daß er in Form kleiner Tröpfchen die Oberfläche bedeckt (*Catasetum*). Bisweilen fallen sogar später sublimierende Kristalle aus. Bei *Cirrhaea* hebt das Sekret die Cuticula in anstechbaren Blasen ab. Bei *Stanhopea*- und *Gongora*arten füllt es die Kapillarräume zwischen den Hypochil-Zotten aus (Abb. 3); es umfaßt hier jeweils mehrere mm<sup>3</sup>; die Gesamtmenge wird bei *Stanhopea* auf 1 cm<sup>3</sup> geschätzt. In zwei Tagen entsteht mehr, als jemals von einer vegetativen Drüse bekannt wurde. In einigen Fällen fluoresziert der Duftstoff grüngelb. Dann läßt sich durch UV-Mikroskopie zeigen, daß er in den Drüsenprotoplasten auch der inneren Schichten entsteht und sich zunächst meist in lipoiden, zugleich

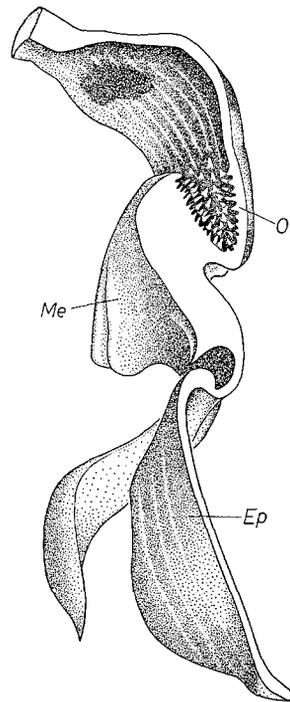


Abb. 2. *Stanhopea graveolens*, Längsschnitt durch das Labellum. O Drüsenzotten des Hypochils, Me Mesochil, Ep Epichil. Unter Benutzung einer Abbildung von PORSCH, aus VOGEL 1963

fettes Öl enthaltenden Vacuolen von 1—2  $\mu$  Größe, sogenannten Liposomen, ansammelt. Von hier wandert er von Zelle zu Zelle und penetriert die Cuticula.

b) Chromatographisch analysiert, erweist sich sowohl das aus dem Gewebe extrahierte wie auch das ausgeschiedene ätherische Öl als ein Gemisch von bis zu 12 terpenoiden, noch nicht näher bestimmten Substanzen (Abb. 4). Darin lassen sich quantitativ hervortretende „Kardinal-Duftstoffe“ und Begleitstoffe unterscheiden. Dieses Spektrum wird

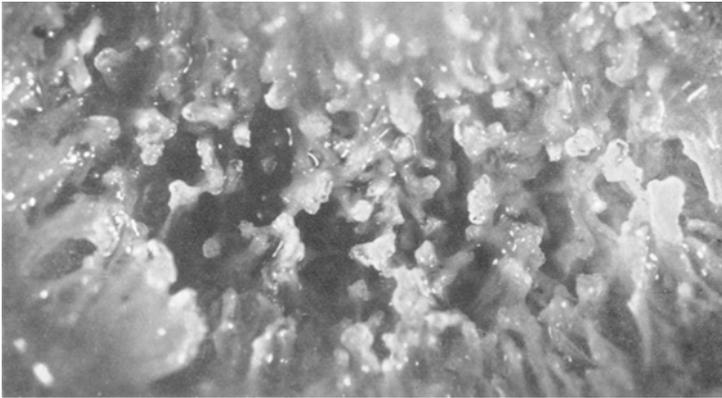


Abb. 3. *Stanhopea* cf. *Wardii*, Aufsicht auf die tätigen Osmophor-Zotten. Das Duftsekret sammelt sich in den Kapillarräumen. 20fach vergrößert

beim Durchtritt nach außen etwas umproportioniert und ist artspezifisch. Differenzen und Übereinstimmungen des Duftes spiegeln sich in den Geruchsspektren verschiedener Arten und Gattungen.

c) Die „Nährstoffe“ der alten Autoren sind nicht irreversible Ablagerungen, sondern in Wahrheit die Betriebs- und Baustoffvorräte des Osmophors. Daher verbrauchen sich die Kohlenhydrate und Fette (mit Ausnahme des Öls bei *Stanhopea*) während der Duftemission vollständig. Der Plasmareichtum basiert auf der Drüsennatur der Zellen (Abb. 5). Diese sind durch große Tüpfel eng verbunden. Ihre sekretorische Funktion zeigt sich an den meist in Abscheidungsrichtung polarisierten, zerklüfteten, durch Polyploidie vergrößerten Kernen. In den Drüsenvacuolen sammeln sich Exkrete phenolischer Natur. Diese und die gelben Chromoplasten sind für Osmophoren typisch. Die intensiven Stoffwechselforgänge bei der Duftsynthese finden auch im Vorkommen lokaler Spaltöffnungsfelder auf der opponierten Blattrückseite, dem fein verteilten Interzellularennetz (Abb. 5, I) und ebensolcher, vorwiegend phloëmatischer Innervation Ausdruck.

d) Die Duftemission der Osmophoren setzt bei *Stanhopea* mit Anthesebeginn ein und dauert meist nur 12—48 Stunden. Bei den *Catasetin* beginnt sie erst am 2. oder 3. Anthesetag und kann in den Blüten beiderlei Geschlechts mehrere Wochen anhalten. Pollination der ♀ bzw. Ablösung des Pollinariums der ♂ Blüten sistiert jedoch die Tätigkeit der Osmophoren innerhalb eines Tages; bei *Cynoches ventricosum* vergilbt dabei auch der elfenbeinfarbene Drüsenkallus.

Die Blütenfarben dieser Orchideen sind — ausgenommen *Stanhopea* — unscheinbar. Schon deshalb liegt der entscheidende Anteil des Duftes an ihrem Attraktionsvermögen nahe. Vor allem aber zeigen die direkten Beobachtungen. Die Bienen schienen schon CRÜGER „attracted to the flowers by the smell“. Aufschlußreich ist ein Versuch PORSCHS:

Er trug in Costa Rica blühendes *Catasetum* in ein Haus, wohin ihm sogar die Bestäuber, wahrscheinlich *Euplusia* (= *Euglossa*) *smaragdina*, folgten. „Ich jagte sie hinaus, versteckte die Pflanze in der Tischlade des Speisezimmers und schloß diese ab ... Kaum hatte ich die Speisezimmertür geöffnet, so flogen sie schnurstracks auf die Tischplatte zu, unter der die Pflanze in der Lade versteckt war ... und rannten auf ihr umher, gierig nach der Nahrungsquelle ... suchend, zu der der Duft ihr Führer war.“

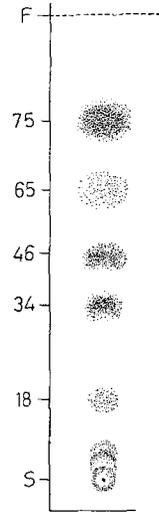


Abb. 4. Dünnschicht-Chromatogramm des sezernierten Terpenoid-Gemisches von *Stanhopea tigrina* (Chloroform/Äther, nach Entwicklung mit  $SbCl_5$ ). *F* Lösungsmittelfront, *S* Start. Zahlen:  $R_f \cdot 100$

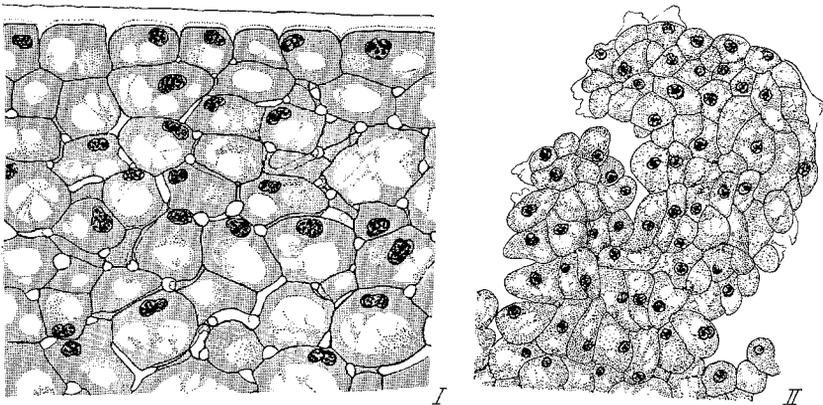


Abb. 5. Drüsengewebe junger Blüten im Schnitt, nach gefärbten Präparaten. *I* *Cynoches ventricosum*, periphere Epithelzone mit dicker, cutinierter Außenmembran und röhrenförmigen Interzellularen. *II* *Stanhopea eburnea*, Hypochilzotten mit teilweise abgehobener dünner Cuticula

Ähnlich DODSON & FRYMIRE (1961c, S. 144): „It appears then, that the bee is attracted strictly on the basis of fragrance.“

Die maßgebliche Bedeutung des Duftes für den Blütenbesuch ergibt sich auch aus meinem eigenen, auf S. 311 angeführten Befund. Eine der *Catasetum*-Blüten wies keine Krallenspuren auf. Eine Käfermade hatte die Narbenregion befallen. Wir wissen jetzt, daß hierdurch die Duftemission blockiert, und als Folge davon auch der Blütenbesuch völlig ausgeblieben war — trotz unmittelbarer Nachbarschaft intakter Blüten.

Die lokalen Duftquellen, alias Futtergewebe, wirken nicht nur auf Distanz, sondern sind oft an entscheidendem Platz in das Pollinationssystem eingebaut. Hier üben sie topochemische Nahwirkung aus, welche die Besucher die zur Pollination erwünschte Haltung einnehmen läßt. Mutatis mutandis bleiben so alle von DARWIN und CRÜGER entdeckten erstaunlichen Anpassungen dieser Orchideengruppe, auf die wir hier nicht eingehen wollen, als solche voll gültig. DODSON & FRYMIRE zeigten jetzt, daß sie in der Natur auch tatsächlich funktionieren.

#### IV. Die elektive Duftwirkung auf Euglossinen-Männchen

Anstelle einer Lockspeise zieht also der Osmophorenduft die Euglossinen an. Dieses Ergebnis befriedigt uns freilich nicht. Vom Standpunkt der klassischen Blütenbiologie entbehrt es sogar der Logik; können doch Nahrung und Duft einander nicht als Attractantien stellvertreten. Durch v. FRISCH und KUGLER ist bekannt, daß der Geruch der Bienenblumen in erster Linie die Rolle eines Merkzeichens spielt, das den Besucher nur dann dauerhaft an eine bestimmte Blütenart bindet (Dressur), wenn dieser eine gleichzeitig gebotene Kost durch Lernreaktion zu assoziieren vermag. Duft allein muß daher auf die Dauer wirkungslos bleiben, wird der Blütenbesuch nicht durch eine Gegenleistung honoriert.

Nach einer solchen sucht man aber gerade bei den *Catasetum* und *Gongorinen*, wie dargelegt, vergeblich. Trotzdem kommt eine magische Bindung der Euglossinen zustande.

Wenn dieses Problem auch noch nicht vollständig zu durchschauen ist, so wird jetzt schon in Umrissen die wahre Natur eines Anpassungsverhältnisses deutlich, dessen Eigenart und Komplikation viel weiter zu gehen scheint, als DARWIN ahnen konnte.

Den Schlüssel hierzu finden wir in der lange Zeit und auch noch von PORSCH in ihrer Bedeutung nicht erkannten Tatsache, daß es allein die Männchen der Euglossinen sind, die angelockt werden. Hierfür gibt es schon ältere Belege.

DUCKE berichtet ausdrücklich: *Catasetum* und *Gongora* werden in Pará „ganz ausschließlich von den ♂♂ gewisser *Euglossa*-Arten aufgesucht“, so erstere von *E. (Eulaema) dimidiata*, *E. fasciata* (= *Eulaema cingulata*) und *Euglossa piliventris* (1901, S. 50). Und später nochmals

über diese Orchideen: „auch weiterhin ganz ausschließlich ♂♂ der an hierher gehörige Pflanzen fliegenden *Euglossa*-Arten beobachtet.“ Das-selbe bezeugt SCHROTTKY aus S. Paulo (1901, S. 209). In FRIESES Mono-graphie wird *Euglossa viridissima* als „bei Orizaba ... ausschließlich auf *Stanhopea tigrina* ... fliegend“ angegeben. Die Belegexemplare sind durchweg ♂ Individuen. Die volle Bestätigung haben neuer-dings DODSON und FRYMIRE gebracht (1961a, S. 4, 12, 24; 1961c, S. 148 bis 150). An sämtlichen von ihnen beobachteten Arten fanden sich stets nur ♂♂ ein.

So an *Catasetum macroglossum* solche der auch von uns beobachteten *Eulaema cingulata*, ferner von *E. tropica*, *E. bomboides* und *E. speciosa*; an *C. platyglossum* *E. tropica*; an *Catasetum fragrans* und *Cynoches lehmannii* ♂♂ von *Eul. cingulata*, an *Stanhopea tricornis* von *Eul. dimidiata* (= *Me-riana*), an *Gongora maculata* und *Cynoches Egertonianum* Männchen von *Euglossa viridissima*.

„... It seems that these bees are particularly susceptible to being attracted to flowers which do not provide food that the bee can use for sustenance. It is interesting to note that female bees are not attracted to this type of flower.“

Auch von mir in Columbien gefangene Individuen von *Euglossa bicolor* mit Pollinarien von *Gongora* (Abb. 9, I) sind nur ♂♂.

Da auch DUCKE mit der Darbietung von Futtergewebe rechnete, inter-pretierte er die Ausschließlichkeit des Männchen-Besuches als eine Art „Sexualdimorphismus der Nahrungsaufnahme“. Doch war ihm nicht entgangen (l. c. S. 322), daß an den Vorzugsfutterpflanzen der Weibchen, sofern jene Nektar bieten, stets auch die Männchen zu beobachten sind!

Nach DUCKE (l. c. S. 324, 402—403) sollen *Dioclea lasiocarpa* (Papil.), *Ischnosiphon*-Arten (Marant.), *Ipomoea*, *Oncoba* (Flacourt.) und *Cassia* von beiden Geschlechtern ausgebeutet werden; nach SCHROTTKY (1901, S. 210 bis 212) *Couepia grandiflora* (Rosac.) und *Solanum*-Arten. DODSON & FRYMIRE (1961a) nennen die Apocynaceen *Prestonia mollis* und *Thevetia peru-viana*, die nektarabscheidenden Orchideen *Sobralia violacea*, *Bletia purpurea*, *Pescatorea Wallisii* und *Aspasia epidendroides*, auch *Maxillaria grandiflora*<sup>1</sup>.

Auch ich sammelte Euglossinen in Columbien vorzugsweise an *Ischnosi-phon*- und *Monotagma*-Arten; außerdem sah ich sie an *Eucharis Bakeriana* (Amaryll.) und *Dimerocostus uniflorus*.

Eine Reihe dieser Pflanzen sind Psychophile (Falterblumen), die auch die Euglossinen mit ihrem langen Rüssel ausbeuten können.

Hierbei habe ich, übereinstimmend mit DUCKE und DODSON & FRYMIRE stets beobachtet, daß die ♀♀ und ♂♂ — wenn es sich nicht um pollenhöselnde ♀♀ handelte — mit ihrer langen Proboscis Nektar saugen, d. h. sich durchaus konform benehmen. Ernährungsmäßig wäre also die Extravaganz der ♂♂ schon gar nicht einleuchtend.

<sup>1</sup> Diese nektarlose Orchidacee scheint zu denjenigen von PORSCH 1909 beschriebenen Fällen zu gehören, die wirklich feste Nahrung bieten in Form von „Futterhaaren“, die gesammelt werden. Eine gewisse Bestätigung hierfür bringen die Beobachtungen von DODSON & FRYMIRE (1961c, S. 17).

DODSON & FRYMIRE äußern sich zum Motiv des elektiven Männchen-Besuchs zurückhaltend. Ihrer Meinung nach könnte er einfach damit begründet sein, daß nur die ♂♂ dazu befähigt sind, den Geruch jener Blüten zu perzipieren; sie stützen sich dabei auf noch näher zu betrachtende Organe der Männchen, die den Weibchen fehlen und die sie als Chemoreceptoren ansprechen (siehe S. 328).

Abgesehen davon, daß damit die dauerhafte Täuschung der ♂♂ noch nicht erklärt ist, sprechen auch einige Anhaltspunkte gegen die Unriechbarkeit des Duftes für die Weibchen. Von den Arbeiterinnen der Honigbiene wissen wir, daß die Skala wahrgenommener Geruchsarten fast ebenso umfangreich ist wie die des Menschen (WIGGLESWORTH 1955, S. 280). Bei den ♀♀ der hochentwickelten Euglossinen, die ja ihre echten Futterpflanzen ebenfalls zum Teil duftgelenkt anfliegen, dürfte es nicht anders sein. Aus WILLIS Versuchen (1895) und eigenen Erfahrungen an kultivierten Pflanzen geht hervor, daß Bienen- und Hummelarbeiterinnen den *Catasetum*- und *Stanhopea*duft offensichtlich zu riechen vermögen. Es scheint daher eher eine „Gleichgültigkeit“ der ♀♀ vorzuliegen.

Andererseits — und das führt uns der Klärung des Problems ein Stück näher — zeigt das ungestüme Gebaren der ♂♂ an unseren Orchideenblüten einen auffallenden Gegensatz zu der friedlichen Emsigkeit auf Tracht ausfliegender Bienen.

Diese Feststellung sei genauer begründet:

a) Besonders die an den Blüten zur Geltung kommende Rivalität der ♂♂ ist den meisten Beobachtern aufgefallen. CRÜGER bezeichnet seine „Hummeln“ als „noisy and quarrelsome“. „A great number of them may be seen disputing with each other for a place in the interior of the labellum ...“ (1865, S. 129). PORSCH (1955, S. 128) will zwar keinen Streit zwischen den Bienen gesehen haben, jedoch

vergaßen die „so scheuen Tiere, ausgezeichnete Flieger, sonst schwer zu fangen, ... unter dem sie voll und ganz beherrschenden Blütenduft alle Scheu und Vorsicht“; sie flogen „wie besessen auf die Blüte los“ (S. 129); an anderem Ort spricht er von einem „ewigen Warten, Kommen und Gehen“ an der Blüte.

Über *Catasetum macroglossum* berichten DODSON & FRYMIRE: „The male bees ... fought with each other for the opportunity to enter the flowers“ (1961 a, S. 9).

b) Die Männchen werden berauscht. Schon WILLIS Versuchsbienen gerieten in der *Stanhopea*-Duftsphäre ins Taumeln. Mehrfach erwähnen DODSON & FRYMIRE „Vergiftungserscheinungen“ beim Blütenbesuch (1961 a, S. 4, 13, 24). „... the male bees ... seem to take on an intoxicated behaviour ...“ und andernorts: „... the reaction ... indicates that the senses of the bee are dulled and the bee becomes ‚intoxicated‘.“ Sie fliegen dann torkelnd umher und verlieren alle Scheu (1961 c, S. 150).

c) Die Aktivität der Männchen konzentriert sich hier — im Gegensatz zu den ganztägigen Nahrungsflügen — auf die frühen Morgenstunden.

„Gegen  $\frac{1}{2}$ 6 Uhr erschienen ... die ersten einzelnen Bienen, und ab 6 Uhr waren sie plötzlich in Menge da ... Nach  $\frac{1}{3}$ 7 Uhr war die Pflanze wieder den ganzen Tag über vollkommen verlassen“ (PORSCH, l. c. S. 129).

HOEHNE, DODSON & FRYMIRE (letztere für *Stanhopea tricornis*) berichten ähnliches. Den betreffenden Orchidaceen wird übrigens zum Teil eine morgendliche Steigerung der Duftintensität zugeschrieben (vgl. PORSCH l. c. S. 124).

Alle drei Anomalien sind untrügliche Zeichen dafür, daß der Duft Instinkte der Männchen anspricht, welche mit dem Funktionskreis der Nahrungsaufnahme offenbar nichts zu tun haben und auf den sie spontan und ebenso hemmungslos wie heftig reagieren. In Anbetracht der völligen Vergeblichkeit des Blütenbesuchs für die Bienen ist nur zu folgern, daß keine Lernreaktion, sondern Täuschung eines Instinktes durch spontan wirkende Agentien vorliegt. Nur so ist erklärlich, daß sie trotz der Frustraneität gegen alle Erfahrung immer wirksam bleibt.

## V. „Gamokinetische“ Täuschblumen

In welcher Lebenssituation kommt dieser Instinkt oder — in der Sprache der Verhaltensforscher — „angeborene Auslösemechanismus“ (A. A. M.) der Euglossinen unter normalen Umständen zur Geltung und wodurch wird er ausgelöst?

Über die Gewohnheiten dieser solitären Apiden ist wenig bekannt. Die besser erforschte Biologie heimischer Bienen berechtigt uns aber in gewissen Grenzen zu einem Analogieschluß.

Durch KULLENBERGS Untersuchungen ist die wichtige Rolle bestimmter, von den Tieren selbst produzierter Duftstoffe im Sexualverhalten deutlich geworden. Die mannigfaltigen Sexualdüfte der Weibchen sind spezifisch für jede Art (KULLENBERG 1953, GARY 1962). Sie locken die ♂♂ herbei und lösen Kopulationshandlung aus. Mit eigenen Duftstoffen verwittern außerdem die ♂♂ ihre Paarungsbahnen, auf denen sich die ♀♀ zur Kopula einfinden (HAAS 1948/49, 1960; KULLENBERG 1956).

Selbstproduzierte Sekrete mit solcher Auslöserfunktion haben KARLSON & LÜSCHER (1959, S. 63) neuerdings Pheromone genannt.

Das eigenartige Verhältnis der Euglossinen zu *Catasetum* und Verwandten wird in der Tat nur verständlich, wenn wir es im Lichte des zweifellos komplizierten Fortpflanzungsverhaltens dieser Apiden sehen. Genauer gesagt, sie fallen wahrscheinlich der Täuschung durch ein imitiertes Sexualpheromon zum Opfer.

Die Geruchstypen der Catasetinen und Stanhopeen finden in dem Sexualduft-Spektrum der in KULLENBERGS Liste (1953) angeführten Hymenopteren mehrere Entsprechungen und Ähnlichkeiten. Es ist sowohl möglich, daß das pflanzliche Terpenoid-Gemisch als Ganzes einwirkt, als auch, daß nur bestimmte Komponenten die eigentliche Schlüsselwirkung auf den A. A. M. ausüben. Wenn diese bei zwei Arten identisch sind, so mag derselbe Bestäuber attrahiert werden, auch wenn uns die beiden Gesamtgerüche verschieden erscheinen. Daß die Gerüche aber auch in bezug auf die Insekten artspezifisch sein können, machen einige Beobachtungen von DODSON & FRYMIRE deutlich. *Cynoches lehmannii* fanden sie nur von ♂♂ der *Eulaema cingulata* besucht; „The other species of *Eulaema* were present but did not visit this plant, even though other orchids which they did visit were in close proximity“ (1961a, S. 13). Ähnlich wurde *Stanhopea tricornis* konstant nur von *E. dimidiata* besucht; „The other species of *Eulaema* showed no interest in this *Stanhopea*“ (l. c. S. 15). Dagegen findet sich bei *Cynoches Egertonianum* stets nur *Euglossa viridissima* ein (S. 21).

Damit werden die Lockstoffe der Cataseten zu einem neuen Beispiel für das, was der Verhaltensforscher BAERENDS treffend „sign stimuli parasitic on existing releasing mechanisms“ genannt hat (1950, S. 353).

Hier ist natürlich der Ort, an *Ophrys* zu erinnern, den diesbezüglichen Präzedenzfall im Pflanzenreich. Ihre Pollination durch Wildbienen (*Eucera*, *Andrena*, *Campsocolia*) verdanken diese Orchideen bekanntlich einem solchen Auslöser-Parasitismus mit Hilfe vom Labellum ausgeschiedener imitierter Sexualdüfte (KULLENBERG 1952, 1961, SCHREMMER 1960). Hier ahmt das Labellum sogar ungefähr die Gestalt der ♀♀ nach. Unter der Wirkung dieser olfaktiven, optischen und taktilen Reize wird die „Pseudokopula“ mit dem „Phantom“ ausgelöst. Auch die hier wirksamen ätherischen Öle (citronellol-, farnesolähnliche Substanzen) entstehen wahrscheinlich in osmophorartigen Strukturen (VOGEL 1963, S. 120).

Solcher Sexual-Pheromon-Parasitismus von Blüten, für den ich die Bezeichnung „Gamokinese“ vorschlage, ist kürzlich in einem weiteren Fall aus Brasilien bekanntgeworden. In einer Freilandkultur entdeckten KERR und LOPES<sup>1</sup>, daß die Blüten einer Maxillariee, *Trigonidium obtusum*, ausschließlich Männchen von *Trigona droryana* anziehen. Zahlreiche Drohnen dieser sozialen Biene fliegen an den drei ersten Tagen der Anthese zwischen 10 und 18,15 Uhr an und versuchen in großer Erregung („grande excitação“) mit den eigentümlich gestalteten

<sup>1</sup> Den Autoren danke ich für die Freundlichkeit, mich in das unveröffentlichte Manuskript Einblick nehmen zu lassen. Herrn Prof. Dr. F. BRIEGER (São Paulo) bin ich für den Hinweis auf diese Arbeit und seine Vermittlung sehr verbunden.

Spitzen der beiden paarigen Petalen zu kopulieren. Diese heben sich von dem übrigen rötlichgelben, dünnwandigen Perigon als speckglänzende bleigraue Warzen ab (Abb. 6, I). Im Isolationsexperiment konnten KERR und LOPES hier nicht nur Chemotaxis nachweisen, sondern erkannten auch die Petalenspitzen als „glândulas odoríferas“. Sie schließen auf Identität oder Ähnlichkeit des Duftes mit dem der *Trigona*-Königin beim Hochzeitsfluge. Da die Drohnen von *T. droryana* für eine effektvolle Pollination zu klein sind, nehmen die Autoren als natürlichen Bestäuber irgendeine größere *Trigona*art an.

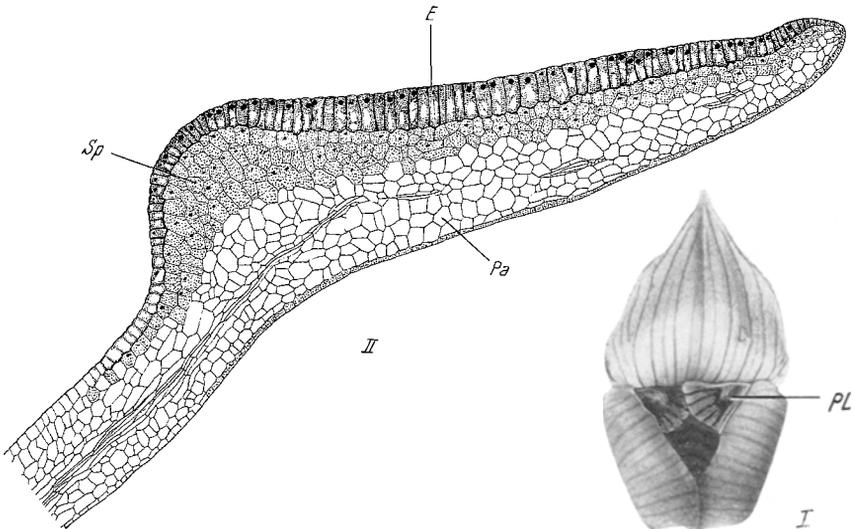


Abb. 6. *Trigonidium Egertonianum*. I Blüte von vorn, distale Abschnitte der seitlichen Petalen mit den Duftdrüsen (PL) sichtbar. Schw. vergr. II Spitze eines seitlichen Petalums im Längsschnitt. E Drüsenepithel, Sp Subepidermale Speicherzone, Pa Parenchym 33 ×.

Durch Untersuchung an dem in Columbien gesammelten und hier kultivierten *T. Egertonianum* konnte ich nun feststellen, daß auch *Trigonidium* Osmophoren besitzt (Abb. 6, II). Sekretorisch tätig ist ein den Kallus bedeckendes epidermales Säulenepithel, dessen mit zahlreichen Lipoidtröpfchen emulgiertes Plasma vor dem Anthozyan-Tapetum der Mesophyllzellen den Effekt des „trüben Mediums“ und daher die bleigraue Farbe bedingt. Auch die zwei subepidermalen Zellreihen sind durch Speicherung von Reserveproteinen vermutlich an der Funktion beteiligt. Man erkennt auf der Epithel-Oberfläche kleinste Tröpfchen einer lipoiden, flüchtigen, für uns anscheinend schwach tranig riechenden Verbindung. Die von KERR & LOPES angegebenen Aktivitätszeiten sind ohne Zweifel eine Folge der Osmophor-Periodizität.

Eine weitere, recht seltsame Beobachtung in Ecuador schließlich führen DODSON & FRYMIRE (1961a, S. 7, 12) selbst auf den Versuch einer Kopula zurück. Die Blüten von *Oncidium hyphaematicum* und ein andermal die von *O. pardothyrsus* wurden wiederholt in rasantem Stoßflug von *Centris*-Männchen „gerammt“, die sich dabei pollinisierten. Jedoch kommt hier nach Ansicht der Autoren auch die Möglichkeit einer Territorialverteidigung des ♂ in Frage; die im Winde schaukelnde Blüte



Abb. 7. I *Cynoches ventricosum*, ♂ Infloreszenz. L Labellum mit Osmophor, G Gynostemium. Foto Prof. Dr. W. TROLL. II *Stanhopea* cf. *Wardii*, Einzelblüte; beiderseits der Hypochilöffnung je ein großes schwarzbraunes Mal

würde dann als Phantom den Eindringling vortäuschen. Weitere Beobachtungen bringen hier vielleicht für die Blütenbiologie völlig neue Einsichten.

## VI. Die Ähnlichkeit von *Catasetum*-Lippen und den Brutzellen der Bestäuber

Wir kehren zu unserem Fall, der demnach auch in der neotropischen Flora nicht allein steht, zurück. Erfolgt auch hier eine Pseudokopula? Über das Sexualgebaren der Euglossinen wissen wir nichts. Doch verschiedene Anhaltspunkte sprechen dafür, daß die Verhältnisse bei den *Catasetinen* und *Gongorinen* verwickelter sind als bei *Ophrys*.

„Phantomblüten“ wie dort kommen nicht vor, es sei denn, man betrachtet den großen schwarzen Makel am Osmophor von *Stanhopea Wardii* und *St. oculata*, der zweifellos Signalwirkung hat, als eine *Eulaema*-Attrappe (Abb. 7, II).

Ich möchte die Aufmerksamkeit auf einen anderen Umstand lenken. Die Blüten beiderlei Geschlechts zeigen bei zahlreichen *Catasetum*-Arten eine frappante Ähnlichkeit mit den Harzzellen von Euglossinen (Abb. 8).

Solche Brutzellen, von *Eulaema longipennis* (Abb. 8, VI, VII), fanden wir in den columbianischen Anden bei Gabinete (Huila) in 1600 m Höhe. Sie bestehen aus gelbem, erhärtetem Harz, untermischt mit Rindenstücken, und waren nebeneinander in größeren Klumpen teils in Felsspalten eingemauert, teils im Boden eingelassen. Wo die Insassen schon geschlüpft sind, zeigen die Zellen das kreisrunde Loch; die übrigen sind mit Harz versiegelt.

Ähnliche Zellenformen von Euglossinen wurden von DUCKE für *Euglossa cordata* (1902, S. 401) und *Euglossa* (= *Euplusia*) *smaragdina* (S. 404) beschrieben, von DODSON & FRYMIRE für letztere und *Euglossa viridissima* (1961a, S. 7, 10). Auch das Schlupfloch zu einem mehrzelligen Bau von *Eugl. cordata* kann entsprechend beschaffen sein (SCHULZ 1902, S. 153). Die Zellen können auch in Röhren hintereinander gestaffelt werden. Als Baumaterial ist hier übereinstimmend Harz angegeben.

Bisweilen bestehen die Bauten jedoch aus Mist (DODSON & FRYMIRE für *Eulaema cingulata*!) oder sind ganz unterirdisch (l. c. S. 16). In Tumaco fand mein Kollege Dr. H. STURM das dem erwähnten Typ ebenfalls ganz unähnliche Nest einer *Euglossa*, das nur aus verklebten Rindenstücken besteht.

Zwischen Harzzellen und der Lippe vieler Cataseten kommen im einzelnen folgende Übereinstimmungen vor:

- a) in den Größenverhältnissen,
- b) im Vorhandensein einer oft kreisrunden, blendenartigen Öffnung,
- c) im Kaliber derselben,
- d) in der wachsgelben Farbe,
- e) in der harten und dauerhaften Konsistenz und
- f) zum Teil in der Eiform der Zelle.

Teils wird die „Blende“ durch kallöse Wucherungen formiert (*C. Gnomus*, Abb. 8, III), teils vom gesamten Labellumsaum im Verein mit dem Gynostemium (*macrocarpum*-Gruppe, Abb. 8, I—II), teils durch Überlappen der basalen Ränder unter separatem Einschluß der Antennen (*C. integerrimum*, Abb. 8, IV—V).

Auch das Hypochil von *Stanhopea* ähnelt oft einer solchen Zelle; das schon erwähnte seitliche Mal mancher Arten markiert gleichsam ein Loch (Abb. 7, II). (Der Anflug erfolgt hier immer von der Seite!)

Folgende Verhaltenselemente verwandter Apiden lassen die eigenartige, von der Struktur normaler Bienenblumen durchaus abweichende Zellengestalt und Konsistenz der *Catasetum*-Lippe nicht zufällig erscheinen:

BISCHOFF schreibt (1927, S. 160): „Ansammlungen von Männchen sieht man ... gelegentlich an solchen Stellen, an denen ein frischgeschlüpftes

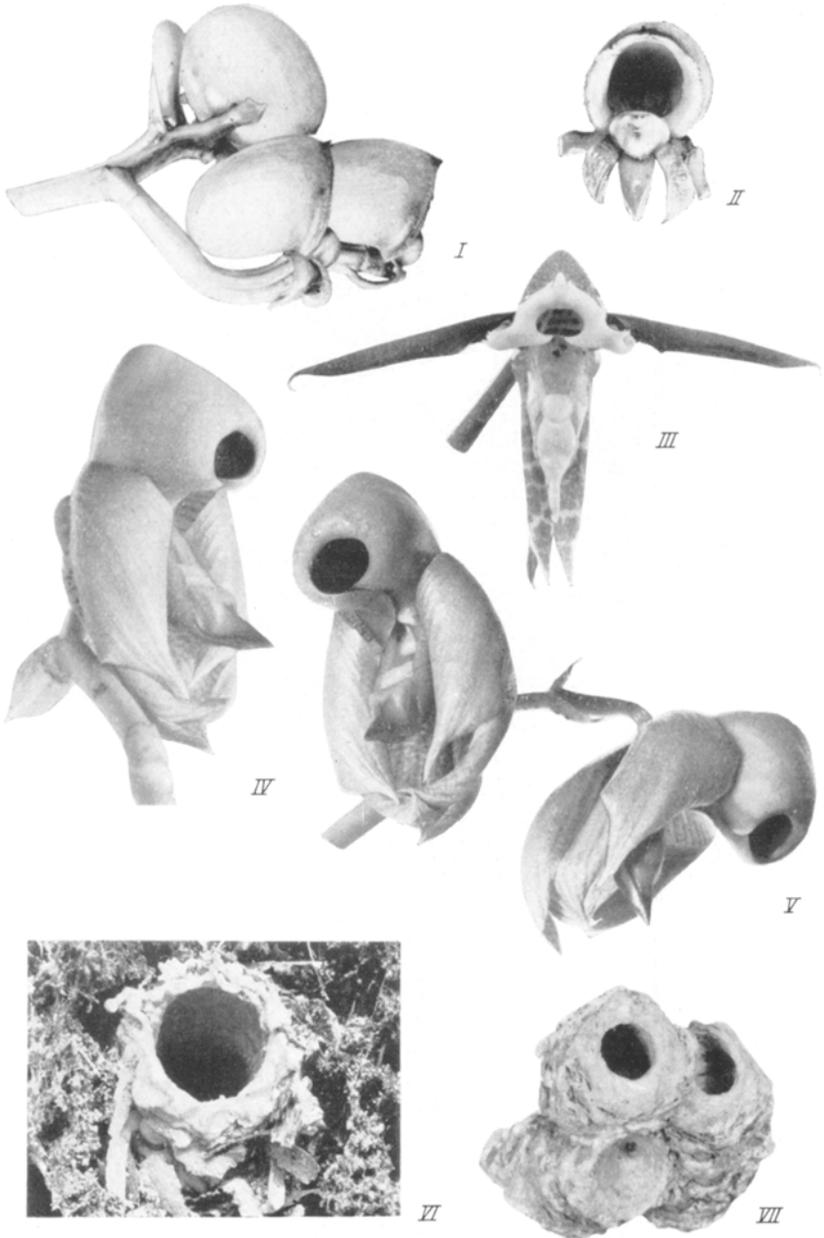


Abb. 8. Blütenformen von *Catasetum* und Harzzellen von Euglossinen. I, II ♀ Blüten eines *C.* aus der *macrocarpum*-Gruppe (Columbien) seitlich und von vorn. III *C. Gnomus*, ♂ Blüte von vorn. IV, V ♂ Blüten von *C. integer*-

Weibchen aus seinem Puppenversteck zu erwarten ist (z. B. *Andrena*, *Methoca*, *Sceliden*, Schlupfwespen). Größere Mengen von Hummelmännchen sah Verf. in einer Schwarmwolke über den Nestern von *Bombus ruderarius* MÜLLER zu einer Zeit, als die jungen Weibchen zu erwarten waren.“ An anderem Ort spricht er von „Ansammlungen einer großen Anzahl von Männchen um ein und dasselbe schlüpfende Weibchen, selbst ehe es noch seine schützenden Hüllen verlassen hat . . .“.

Von *Bombus variabilis* berichtet HAAS (1948, S. 295), daß „einige der Männchen bis an das Ausflugloch herankriechen, in Erregung lebhaft mit den Fühlern ‚trillern‘ und den Ausflug der Weibchen (d. h. der frisch geschlüpften jungen Königinnen, d. Ref.) erwarten“.

*Bombus* steht den Euglossinen nahe. Es ist also vielleicht die Annahme erlaubt, daß die durch den Sexualduft erregten Männchen in dem *Catasetum*-Labellum jene Stätte zu finden meinen, an der junge Weibchen zu erwarten sind. Dem käme die Lippenform auf geradezu abenteuerliche Weise entgegen.

Daß vielen *Catasetum*-Arten, anderen *Catasetinen*- und *Gongorinen*-arten diese „Nestmimese“ fehlt, muß kein Gegenbeweis sein. Sexualpheromone können auch ohne optisches Schema das gewünschte Verhalten bewirken, oder mit jenen zusammen genügen als Auslöser schon allgemeinste Symbolformen, etwa „dunkle Blendenöffnung“, „Harzfarbe“ usw. Die Treue im Detail erscheint bei den genannten *Cataseten* bloß als zum äußersten getriebener Luxus.

## VII. Elemente der Bienen-Balz im Verhalten an der Blüte?

Kehren wir von der Hypothese zurück zu den Tatsachen. Zu diesen gehört ein sehr ungewöhnliches Verhalten, das die Euglossinen ♂♂ am Labellum unserer gamokinetischen Blumen an den Tag legen. Sahen doch DODSON & FRYMIRE nicht nur, daß die Besucher nichts „abweiden“, sondern daß sie vielmehr jedesmal heftig die Blattoberfläche mit den Vorderbeinen abzubürsten bzw. abzukratzen versuchen.

Sie beobachteten an *Catasetum macroglossum* „the bees scratching the inner surface of the flowers with the claws of their front tarsi ‚much as a dog digging a hole‘.“ Dieses Verhalten währte bis zu 45 Sekunden lang und wiederholte sich bei jedem neuerlichen Anflug. Am Ende zeigten sich dann stets die erwähnten Rausch-Erscheinungen. Das gleiche zeigt für *Catasetum platyglossum* eine Fotografie von DODSON<sup>1</sup>. Die Lippe ist hier so flach, daß man die Tätigkeit der Vorderbeine sehr gut sehen kann. *Euglossa viridissima* bearbeitet

<sup>1</sup> Für die freundliche Überlassung der Aufnahme und briefliche Auskünfte sage ich Dr. A. DODSON (St. Louis, USA) verbindlichen Dank.

ebenso die innere Hypochil-Wand von *Gongora maculata* (l. c. S. 12). *Eulaema cingulata* ♂♂ landen an *Cynoches lehmannii* „on the inverted lip with the second and third pair of legs and scratching the surface of the lip ... with the claws of the tarsi of the first pair of legs“ (1961a, S. 14).

Das erste Beinpaar nun ist bei allen Euglossinen mit eigentümlichen Quasten versehen, und zwar nur beim ♂. FRIESE erwähnt sie folgendermaßen als sekundäres Geschlechtsmerkmal: „... an den Vorderbeinen 1. Tarsenglied sehr verlängert und schmal, 2.—4. nach vorn und innen mit goldbraunen Haarbüscheln geziert“ (1899, S. 119).

Die eng gebündelten Trichome dieser Quasten sind von viel größerer Feinheit als die des übrigen Körpers und äußerst dicht gefiedert. Die Bürsten jedes Tarsalgliedes vereinigen sich praktisch zu einem einheitlichen Organ (Abb. 9, V).

DODSON & FRYMIRE nennen sie „chemoreceptive pads“ und halten es für wahrscheinlich, daß sie diejenigen Organe seien, die die Männchen allein befähigen, den Lockduft zu percipieren. Sie bemerken außerdem, daß die Quasten beim Scharren „the exsuded liquid from the epidermal cells“, das Duftöl also<sup>1</sup>, aufsaugen (1961a, S. 14) und dadurch erst die Vergiftungserscheinungen herbeiführten. Das erstere wenigstens bestätigte ein improvisierter Versuch (briefl. Mitt.): kleine Filtrierpapierstückchen wurden durch Abwischen der Labellumoberfläche z. B. von *Catasetum* mit deren Exsudat gesättigt. Wurden nun die Tarsalbürsten von Eulaemen, die auf Nahrungsflügen gefangen worden waren, damit eingerieben, gerieten die Tiere in rauschartige Erregung und zeigten sich für *Catasetum*-Blüten typisch sensibilisiert. Kontrollen mit dest. Wasser verliefen negativ.

Auf mich machen die Tarsalorgane als solche nicht den Eindruck eines Sinnesorgans, sondern eines Apparates zum Aufsaugen bzw. Übertragen einer lipoiden Flüssigkeit. Die (toten) Haare sind keine Sensillen. Andererseits stehen sie aber auch viel zu dicht, um etwa beim Pollentransport dienlich zu sein. Es liegt vielmehr ein ausgezeichnetes Kapillarsystem vor. Aufgetragene Nelkenöltropfen breiten sich hier sofort aus, auf den Körperhaaren nicht.

Wenn auf Benetzung der Quasten mit dem Duftstoff auch Erregung folgt, so sind sie damit nicht eindeutig als olfaktorischer Perzeptionsort ausgewiesen. Dies dürften nach wie vor hauptsächlich die Antennen sein, deren Funktion in den Versuchen nicht ausgeschaltet war. Immerhin mögen in den Quasten auch kontakt-chemorezeptorische Sensillen verborgen sein, wie sie sich vielfach an den Tarsen finden. Die Quasten selbst kommen jedenfalls kaum als solche in Betracht.

<sup>1</sup> Daß die Flüssigkeit nicht erst durch das Kratzen hervortritt — wie D. & Fr. glauben —, sondern als Sekret schon vorher freiliegt, ergibt sich aus Punkt a), S. 315.

Die Annahme, daß die Tarsalbürsten der Übertragung einer Flüssigkeit dienen, wird durch folgende, auch im übrigen für unsere Frage aufschlußreiche Beobachtung gestützt:

Im Innern der Sierra Macarena (Ostcolumbien) blühten im Januar an einem Flußufer große Bestände der Aracee *Spathiphyllum cannaefolium*. Einzelne der weißen Infloreszenzen, die parfümartig stark dufteten, fand ich eines Morgens heftig von einer Anzahl metallisch blauer und grüner Prachtbienen befliegen. Die besuchten Spadices stäubten gerade Pollen aus. Ich sah nun (Abb. 10), wie die Euglossen immer wieder auf dem Spadix landeten und dessen Oberfläche mit den Tarsalbürsten heftig in der eben beschriebenen Weise bearbeiteten, allerdings mehr büstend als „kratzend“<sup>1</sup>. Zwischendurch schienen sie, zum Schwebeflug übergegangen, die Vorderbeine an den vergrößerten Hintertibien abzustreifen, die sie zu diesem Zweck eigentümlich querstellten. Jetzt wiederholte sich das Landen und Bürsten und so fort.

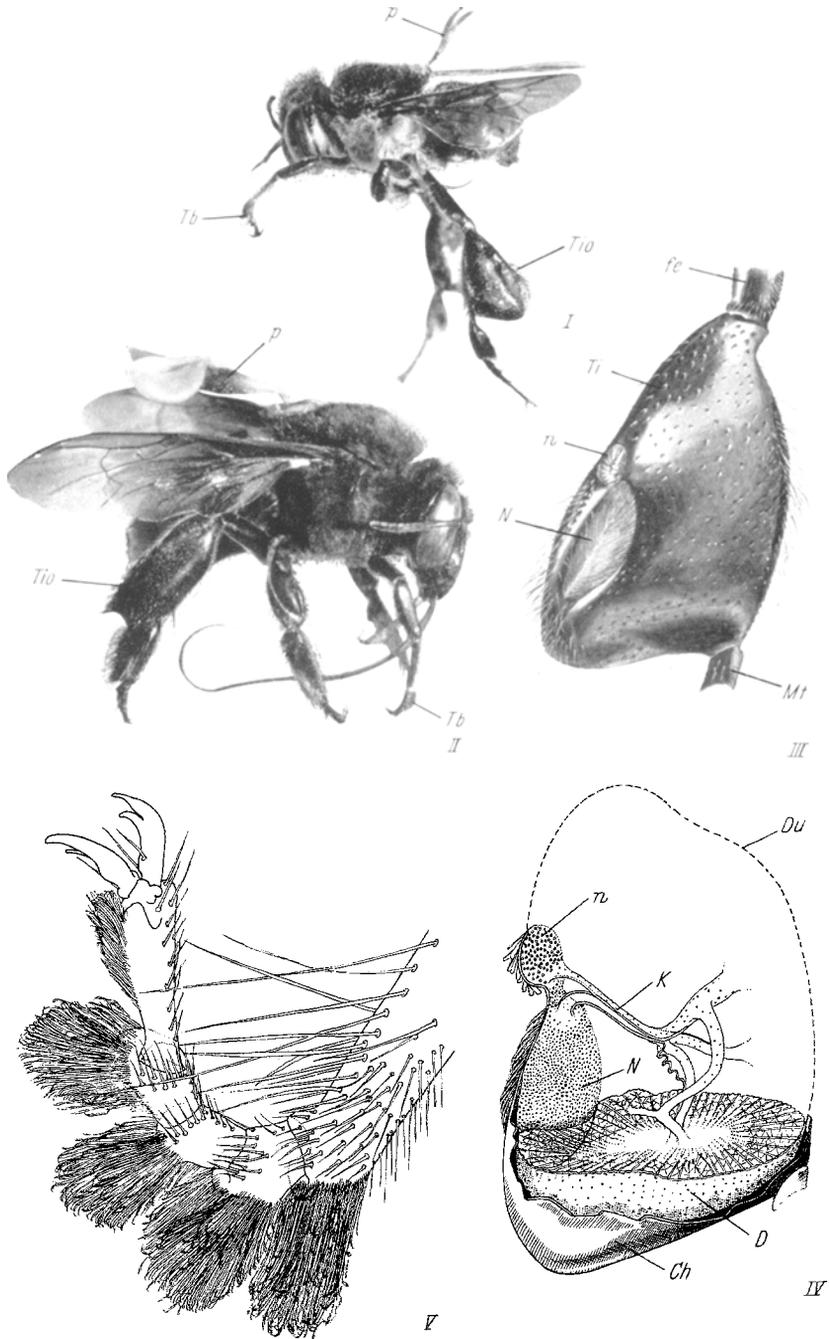
Ich glaubte natürlich, pollensammelnde und -höselnde Weibchen vor mir zu haben.

Danach, leider erst, als es für neuerliche Beobachtungen zu spät war, musterte ich meine Bienen-Ausbeute. Da entpuppten sich sämtliche Euglossen, die gefangen worden waren, als Männchen! Hiervon gehörten 10 Individuen zu *Euglossa bicolor*, 2 zu *Euglossa azurea* (beide zum Formenkreis von *Eu. cordata* gehörend) und 2 zu *Eu. cordata* selbst. Außerdem war das ♀ einer kleinen Halictine, *Augochlora vesta*, im Fang<sup>2</sup>. Diese primitive Imme war die einzige, die tatsächlich Pollen gesammelt hatte. Die Prachtbienen hatten nur durch zufällige Berührung etwas abbekommen.

Das Körbchen der ♀♀ fehlt auch bei den Euglossinen den ♂♂, ein Höseln war also ausgeschlossen. Stattdessen zeigt die homologe Tibia der Hinterbeine aller Euglossinen-♂♂ eine nicht minder erhebliche Vergrößerung, ist jedoch statt korbformig rundlich aufgedunsen (Abb. 9, I—IV). Nach den Worten FRIESES sind die Hinterschienen des ♂ „kolossal stark verdickt“ und „vor dem Ende oben mit eigenartigen Längsriefen und behaarten Furchen versehen“ (1899, S. 119). Dieses weitere sekundäre Geschlechtsmerkmal, dessen Sinn auch auf zoologischer Seite noch nicht bekannt ist, habe ich später an getrockneten Tieren genauer untersucht.

<sup>1</sup> Die an unseren Cataseten festgestellten Krallenspuren (s. S. 311) stammen vermutlich nicht von den Vorderklauen, sondern entstanden beim Festklammern mit den Mittel- und Hinterbeinen.

<sup>2</sup> Frau Dr. ELLY FRANZ (Frankfurt/Main) gestattete mir freundlicherweise die Einblicknahme in die Sammlung SENCKENBERG, was die Bestimmung der genannten Hymenopteren sehr erleichterte.



V  
Abb. 9

Die „Furche“ besteht bei *Euglossa* aus einer größeren, länglichen flachen Pfanne, die durch zahlreiche, feingefiederte, auf ihrer Fläche entspringende Haare ähnlich denen der Tarsalbürsten verdeckt wird und aus einem mit jener isthmusartig verbundenen kleinen Napf, der einen dichten Besatz spatelartiger Chitinschuppen enthält (Abb. 9, III N, n). Trägt man die Chitinkapsel der Tibia vorsichtig ab, so findet man das Innere ganz mit einem lufthaltigen, spongiösen Ballen ausgefüllt, dessen häutige Außenwand mit dem Integument nur lose zusammenhängt. Die Schwammstruktur beruht auf zahlreichen radial orientierten und durch wirtelige Queräste kommunizierenden Chitintrabekeln. Aus dem Innern des Ballens kommend, mündet ein chitineriger Doppelkanal so im Isthmus der Pfannen, daß in jeder derselben eine Öffnung liegt (Abb. 9, IV). Von hier kann man eine feine Borste in die Röhren einführen. Im Innern findet eine Verzweigung der Kanäle statt. Genaueres war hier wegen Fehlens der Weichteile allerdings nicht mehr zu sehen.

Von alledem fehlt der ♀-Hintertibia jede Spur.

Beide Pfannen meiner sämtlichen *Euglossin*-Männchen enthalten reichlich fettes Öl, das von den Haaren und Schuppen imbibiert ist; ob auch am lebenden Tier oder nur postmortal, bleibt ungeklärt. Außerdem lag in der größeren Pfanne aller *Spathiphyllum*-Besucher je eine kleine Scholle ölig verbackenen Pollens dieser Aracee, mit Raphiden untermischt<sup>1</sup>. Der Pollen wurde hier durch die Wischbewegungen offenbar unbeabsichtigt mit abgelagert. Auch die Tarsalbürsten sind mit etwas Öl benetzt.

An der Organnatur dieser komplizierten Strukturen ist nicht zu zweifeln. In welcher Richtung aber ihre Kommunikation mit den Tarsalquasten verläuft, wissen wir bis jetzt nicht: ob eine Flüssigkeit aufgenommen und auf die Tibialorgane übertragen, oder umgekehrt, ob etwa Tibialsekrete (deren Rückstand vielleicht das Öl ist) mit Hilfe der Quasten irgendwo appliziert werden. Mit anderen Worten, ist das Tibialorgan Drüse oder Sammelgerät?

<sup>1</sup> Die *Spathiphyllum*-Arten erzeugen wie viele Araceen Raphiden-Pollen.

---

Abb. 9. *Euglossin*-Männchen und Bau ihrer Bein-Apparate. I *Euglossa bicolor* mit Pollinium einer wildwachsenden *Gongora*-Art (*p*), an *Spathiphyllum* gefangen. II *Eulaema cingulata*, nach naturgerechtem Einführen des toten Exemplars in eine Blüte von *Catasetum macrocarpum* dorsal deren Pollinarium (*p*) tragend. III Einzelne Hinterschiene (*Ti*) von *Euglossa bicolor* mit großer (*N*) und kleiner Pfanne (*n*) des Tibialorgans (*Tio*). *fe* Femur, *Mt* Metatarsus, *Tb* Tarsalbürste der Vorderbeine. IV Innenstruktur der ♂ Hintertibia, schematisiert; die Chitinkapsel (*Ch*) weitgehend abgetragen, *D* angeschnittener Teil des Füllkörpers mit radialen Trabekeln, *Du* ungefährer Gesamtumriß desselben. *K* Kanäle, die in den Pfannen (*N*, *n*) münden. V Tarsalbürste von *Eulaema longipennis*. I, II 2,5×, III 12×

Die Geschlechtsgebundenheit des Merkmals schließt die Annahme aus, es könnte sich um eine allgemein „sanitäre“ Einrichtung, etwa zum Putzen oder Einfetten, handeln. Sie deutet vielmehr auf eine bestimmte Rolle beim Fortpflanzungsgeschäft. Tatsächlich haben beide Apparate eine bestechende Ähnlichkeit mit den sogenannten Excitatoren, sexuellen Hilfsorganen der ♂♂ besonders gewisser Käferfamilien (MATTHES 1962), die der Sekretion und Darbietung eines Reizstoffes während des Paarungsspiels dienen.



Abb. 10. *Euglossa*-Männchen am Spadix von *Spathiphyllum cannaefolium*. Man erkennt die zum „Scharren“ ange-setzte rechte Tarsalbürste. Sierra Macarena, Columbien

Hier sei eingefügt, daß ich bei *Spathiphyllum* ebenfalls die Sekretion eines liquiden ätherischen Öls, eines Gemisches von mindestens 2 Terpenoiden, entdeckte. Als Osmophor sind hier die drüsig-fleischigen Pistille ausgebildet, auf deren Oberfläche die Duftstofftröpfchen erscheinen (VOGEL 1963, S. 72). Fettiges Öl entsteht dabei ebensowenig wie bei den Orchideen-Osmophoren.

Es herrscht also auffällige Übereinstimmung dieser Aracee mit dem Verhalten der Catasetinen. Daß auch bei ihr Gamokinese vorliegt, bekräftigen folgende Daten. Tatsächlich ist die einzige weitere Familie, bei der auch DUCKE in Pará elektiven Männchen-Besuch findet, die der Araceen. Für zwei Arten des verwandten *Anthurium* meldet er:

„*Euglossa cordata* häufig. *Eugl. bicolor* hauptsächlich hieran, und zwar ganz ausschließlich ♂♂“ (gesperrt v. D.), und für ein weiteres *Anthurium*: *Euglossa ignita* ♂, *fasciata* ♂, *dimidiata* ♂ und *nigrita* ♂ (1902, S. 326).

Auch DODSON & FRYMIRE sahen wiederholten Besuch von ♂ *Eulaema tropica* an 2 *Anthurium*-Species.

Last not least trugen drei meiner am *Spathiphyllum* gefangenen *Euglossa bicolor*-♂♂ am Scutellum Pollinien einer *Gongora*-Art (Abb. 9, I).

Wenn DODSON & FRYMIRE für den Catasetinen- und Gongorinen-Besuch die Tibialorgane auch nicht erwähnen, so werden sie dort wahrscheinlich eine analoge Rolle spielen.

Es wäre grundsätzlich denkbar, daß Terpene zu irgendeinem Zweck gesammelt und in der Hinterschiene gespeichert werden, wo sie unter Umständen durch deren fettiges Sekret fixiert würden (etwa gemäß

dem „Enfleurage“-Verfahren der Parfümgewinnung). Als Verwendung käme in Betracht: „geborgter Duftstoff“ zum Duftlegen, d. h. Markieren der Paarungsflugbahnen; Lösungsmittel für harzige Nestbaustoffe; dem Larvenbrot<sup>1</sup> zugesetztes Fungistaticum oder Aromaticum. Das alles bedeutete jedoch eine echte Gegenleistung der Pflanze, die wir mit den oben angeführten Argumenten gerade in Abrede stellten.

Aus folgenden Gründen ist ein „Terpensammeln“ obendrein sehr unwahrscheinlich:

a) Die Männchen üben bei den Apiden, weder den solitären noch sozialen, keinerlei altruistische Funktionen aus noch sind sie an der Brutpflege beteiligt. Auch an den Nestern von *Euplusia* und *Eulaema*, die DODSON und FRYMIRE (1961a, S. 7, 16; 1961c, S. 150) untersuchten und beobachteten, „The male bees have never been observed taking part in nest building or care of the nest and seem to leave the nest as soon as possible and live a vagabond life“.

b) Tarsalbüsten und Schienenorgan kommen, soweit ich sehe, nur noch bei der neotropischen verwandten Nomadinen-Gattung *Chrysantheda* (= *Exaerete*) vor. Diese Schmarotzerbienen treiben aber überhaupt keine Brutpflege.

c) Außer bei *Catasetum* bieten — was schon von den „Futtergewebe-Anhängern“ übersehen wurde — die Pollinationsmechanismen der Catasetinen und Gongorinen den Besuchern kaum Gelegenheit, zu regulärer Ausbeutung der Sekrete an der osmogenen Zone überhaupt zu verweilen. Zum Teil, so bei einigen *Gongora* und Stanhopeen, erscheint diese selbst für die Tarsalbüsten gar nicht zugänglich, die *Cynchoes-* (Abb. 7, I), *Stanhopea-*, *Gongora-* und *Cirrhaeablüten* sind fast sämtlich Gleitfallen (vgl. DODSON & FRYMIRE, WILLIS 1895), d. h. sie bringen die Tiere fast sofort nach der Landung an der Duftquelle zum Abrutschen, was auch wichtige Voraussetzung für die Pollination ist. Das osmogene Labellum der ♂ *Cynchoes Egertonianum*-Blüten wirkt durch ein Schaukelgelenk selbst als Fallklappe (DODSON & FRYMIRE 1961a, S. 21). Bei *Coryanthes* müssen die abgestürzten, halb berauschten Bienen sogar ein Wasser-Bassin durchschwimmen, ehe sie sich befreien können (vgl. PORSCH 1926, ALLEN 1949). Dergleichen sind Manipulationen, die sich nicht mit einer regulären Sammeltätigkeit auf mutualistischer Grundlage vereinbaren lassen.

Bei kritischer Sichtung des gesamten vorliegenden Beobachtungsmaterials werden die möglichen Motive des Verhaltens der Euglossinen an den lockstoff erzeugenden Täuschblumen unserer Orchideen ziemlich eingengt. Es scheint danach entweder ein Bestandteil der Kopu-

<sup>1</sup> Nach DUCKE hat dieses bei *Euplusia smaragdina* einen „anisartigen Beigeschmack“, es beginnt nach gewaltsamer Öffnung der Zellen sehr bald zu schimmeln, wobei die Larve zugrunde geht.

lationshandlung selbst oder eine vorbereitende Balzhandlung zu sein, die hier als frustrane Instinktreaktion die Form des „Scharrens“ annimmt.

Sowohl *Catasetinae* und *Gongorinen* einerseits als auch die *Prachtbienen* andererseits sind nicht gerade häufige Glieder neotropischer Lebensgemeinschaften. Daher gibt es nur die wenigen Zufallsbeobachtungen, auf die wir uns stützen konnten und die nicht mehr als einige Mosaiksteine im System dieser entomophilen Beziehungen sind. Jedoch genügen sie schon, um zu erkennen, daß die letztere vom normalen Typus der *Melittophilie* auf mutualistischer, nutritiver Basis durchaus abweicht. Auf einer sexuellen Täuschung beruhend, gleicht sie eher einem *Parasitismus* denn einer *Symbiose*.

Damit wären freilich noch nicht alle Fragen beantwortet, die diese Orchideen uns stellen. Rätselhaft ist nach wie vor die ökologische Bedeutung des *Sexualdimorphismus* der *Catasetum*- und *Cynoches*-Blüten, ganz zu schweigen von der Evolution des gesamten Anpassungskomplexes überhaupt.

### VIII. Zusammenfassung

1. *Catasetum*, *Cynoches*, *Stanhopea* und andere Angehörige der neotropischen Tribus *Catasetinae* und *Gongorinae* zeichnen sich durch nektarlose Blüten mit einem anfangs reservestoffgefüllten, plasmareichen *Labellum-Epithel* aus, das seit DARWIN als *Lockspeise* für die *Bestäuber* (*Euglossinen*) angesehen wird.

2. Nach eigenen *Freilandbeobachtungen*, die jetzt von DODSON und FRYMIRE unabhängig von uns bestätigt wurden, fressen die *Bienen* das „*Futtergewebe*“ nicht ab, noch beziehen sie sonst aus den Blüten *Nahrung* oder *Baustoffe*.

3. Das *Epithel* stellt in Wahrheit eine *Duftdrüse* (*Osmophor*) dar; ihre *Sekrete*, Gemische von *Terpenoiden*, werden in den inneren Schichten unter Verbrauch der *Reservestoffe* produziert und treten meist flüssig durch die *Außenmembran*.

4. Auf diesen *Duftstoffen* beruht fast allein die *Anlockung*. Da stets nur die *Männchen* der *Prachtbienen* anfliegen und diese dabei in *Erregung* geraten, wird nach kritischer Sichtung anderer Möglichkeiten geschlossen, daß die Tiere durch einen im *Duft* enthaltenen imitierten *Sexuallockstoff* (*Pheromon*) getäuscht werden. Der *Lockstoff* löst den zur *Bestäubung* führenden *Anflug* als *Spontanreaktion* aus („*Gamokinese*“). Das Verhältnis *Blume*—*Bestäuber* ist hier demnach nicht mutualistisch-nutritiv, sondern parasitisch in den Funktionskreis der *Bienen-Fortpflanzung* eingefügt.

5. Im Unterschied zu dem analogen Fall von *Ophrys* stellen die Blüten keine *Weibchen-Attrappen* vor. Es wird auf die Ähnlichkeit

vieler *Catasetum*-Labelle mit den Brutzellen der Euglossinen hingewiesen. Hiermit ist möglicherweise auf das Verhalten paarungswilliger ♂♂ am Nest angespielt.

6. Wie wiederholt beobachtet, „scharren“ die Besucher mit den Vordertarsen auf den osmogenen Oberflächen. Dies wird als frustrane Instinkthandlung im Rahmen des Balz- oder Kopulationsgebarens gedeutet. Die Rolle der sekundären Geschlechtsmerkmale der ♂♂ hierbei wird erörtert.

7. Die nach KERR und LOPES Kopulationsversuche von *Trigona*-♂♂ auslösenden Petalenspitzen von *Trigonidium obtusum* sind Osmophoren.

8. Die von Euglossinen besuchten Araceen *Spathiphyllum cannaefolium* und vermutlich auch *Anthurium* (div. spec.) gehören offensichtlich ebenfalls zu den gamokinetischen Blumen.

#### Literaturverzeichnis

- ALLEN, P. H., 1949: Flora of Panama III, 4 *Orchidaceae*. Ann. Missouri Bot. Gard. **36**, 403.
- BAERENDS, G. P., 1950: Specializations in organs and movements with a releasing function. Sympos. of the Soc. for experim. Biology **4**, 337—359 Cambridge.
- BISCHOFF, H., 1927: Biologie der Hymenopteren. Berlin: Springer.
- CRÜGER, H., 1865: A few notes on the fecundation of Orchids etc. Journ. Linn. Soc. Bot. **8**, 129—135.
- DARWIN, CH., 1877: Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übers. von V. CARUS. 2. Aufl. Stuttgart.
- DODSON, C. H., and G. P. FRYMIRE, 1961a: Natural Pollination of Orchids. The Florida Orchidist Vol. **4**, Nr. 4—6, S. 1—25.
- 1961b: Natural Pollination of Orchids. Missouri Botan. Gard. Bull. **49**, 133—153.
- 1961c: Preliminary Studies in the Genus *Stanhopea* (*Orchidaceae*). Ann. of the Missouri Bot. Gard. **48**, 137—172.
- DÜCKE, A., 1901: Beobachtungen über Blütenbesuch, Erscheinungszeit usw. der bei Pará vorkommenden Bienen I, Z. f. syst. Hymenopt. und Dipterologie **1**, 25—67.
- 1902: Beobachtungen über Blütenbesuch, Erscheinungszeit usw. der bei Pará vorkommenden Bienen II. Allg. Z. f. Entomol. **7**, 321—326, 360—368, 400—405.
- DUNSTERVILLE, C. K., and L. A. GARAY, 1959: Venezuelan Orchids Illustrated I. London: André Deutsch.
- FRIESE, H., 1899: Monographie der Bienengattung *Euglossa* LATR. Természetrajzi Füzetek **22**, 117—172. Budapest.
- GARY, N. E., 1962: Pheromone der Bienenkönigin. Referat in Nat. Rundschau **11**, 446.
- GERM, H., 1949: Plasmakonfigurationen und Inhaltkörper in Blütenzellen von *Platanthera bifolia* (L.) RICH. Sitzber. Österr. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. Abtlg. I **156**, 509.
- GUTTENBERG, H. v., 1908: Über den Bau der Antennen bei einigen *Catasetum*-Arten. Sitzber. math. nat. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien **117**, S. 347.

- GUTTENBERG, H. v., 1908: Anatomisch-physiologische Studien an den Blüten der Orch.-Gattungen *Catasetum* RICH. und *Cynoches* LINDL. Jahrb. wiss. Bot. **56**, 374—415.
- 1933: Die Reizbarkeit der Catasetiden-Blüten. *Planta* **21**, 292—303.
- 1952: Lehrbuch der Allgemeinen Botanik. Akad. Verl. Berlin.
- HAAS, A., 1948/1949: Arttypische Flugbahnen von Hummelmännchen. *Z. f. vergl. Physiol.* **31**, 281—307.
- 1960: Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden. *Z. f. Tierpsychologie* **17**, 402—416.
- HABERLANDT, G., 1901: Sinnesorgane im Pflanzenreich. Leipzig: Engelmann.
- HOEHNE, F., 1932: Contribuição para o conhecimento do genere *Catasetum* RICH. Bolet. d. Agricultura, São Paulo **33a**, 143—196.
- 1942: Flora Brasílica 12, VI, Orchidaceas, São Paulo.
- KARLSON, P., und M. LÜSCHER, 1959: Pheromone. *Die Naturwiss.* **46**, 63.
- KERR, W. E., und C. R. LOPES: — *Biologia da reprodução de Trigona (Plebeja) droryana* F. SMITH (im Druck).
- KNOLL, F., 1956: Biologie der Blüte. Verständl. Wissenschaft Bd. **57**. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer.
- KNUTH, P., 1904: Handbuch der Blütenbiologie. Band **III**, 1. Leipzig: Engelmann.
- KULLENBERG, B., 1952: Nouvelles observations sur les rapports entre *Ophrys* et les insects. *Bull. Société sc. nat. du Maroc* **32**, 175.
- 1953: Scents among bees and wasps. *Entomologisk Tidskrift* **74**, 1. Stockholm.
- 1956: Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males I. *Zool. Bidrag fran Uppsala* **31**, 253—354.
- 1961: Studies in *Ophrys*-Pollination. *Zool. Bidr. Uppsala* **34**, 1—340.
- LOEW, E., 1895: Einführung in die Blütenbiologie. Berlin.
- MATTHES, D., 1962: Excitoren und Paarungsverhalten mitteleurop. Malachiiden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **51**, 375—546.
- POHL, F., 1927: Die anatomischen Grundlagen für die Gleitfallenfunktion der Blüten von *Stanhopea tigrina* und *St. oculata*. *Jahrb. Wiss. Bot.* **66**, 556—577.
- PORSCH, O., 1909: Neuere Untersuchungen über die Anlockungsmittel der Orchideenblüte. *Mitt. naturwiss. Verein f. Steiermark* **45**, 346—370.
- 1926: Über vogelblütige Orchideen I, *Biologia generalis* **2**, 107—136.
- 1955: Zur Biologie der *Catasetum*-Blüte. *Österr. Bot. Z.*, **102**, 117—157.
- SCHMID, G., 1912: Zur Ökologie der Blüte von *Hemantoglossum*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **30**, 464—469.
- SCHREMMER, F., 1960: Beobachtungen über die Bestäubung der Blüten von *Ophrys fuciflora* durch Männchen der Bienenart *Eucera nigrilabris* LEP. (PÉREZ). *Österr. Bot. Z.*, **107**, 1—17.
- SCHROTTKY, P., 1901: Biologische Notizen solitärer Bienen (sic!) von São Paulo. *Allg. Z. f. Entomolog.* **6**, 209—216.
- SCHULZ, W. H., 1902: Zur Kenntnis der Nistweise von *Euglossa cordata* L. *Allg. Z. f. Entomolog.* **7** (7/8), 153—154.
- VOGEL, ST., 1954: Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. *Botan. Studien* H. 1, Jena: Fischer.
- 1959: Organographie der Blüten kapländischer Ophrydeen mit Bemerkungen zum Koaptations-Problem. Teil I: *Disinae* und *Satyriinae*. *Abhandl. Akad. Wiss. und Lit. math.-nat. Kl. Mainz* H. 6, S. 267—401.

- VOGEL, ST., 1961: Die Bestäubung der Kesselfallen-Blüten von *Ceropegia*.  
Beitr. z. Biol. d. Pfl. **36**, 159—237.
- 1963: Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion  
der Osmophoren. Abh. Akad. Wiss. und Lit. Mainz, math.-nat. Kl. H. 10,  
Jahrg. 1962, S. 600—763.
- WERTH, E., 1956: Bau und Leben der Blumen. Stuttgart: Enke.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1955: Physiologie der Insekten. Übers. von M.  
LÜSCHER. Basel und Stuttgart: Birkhäuser.
- WILLIS, J. C., 1895: Contributions to the natural history of the flower,  
part II. Journ. Linn. Soc. London (Bot.) **30**, 289.