

Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und *Gloxinia*

Von

Stefan Vogel, Mainz

Mit 17 Abbildungen im Text und 2 Tabellen

(Eingegangen am 9. März 1966)

Inhaltsverzeichnis		Seite
I. Einleitung.....		302
II. Auffindung von Duftstoffen in den Beintaschen von Euglossinen-Männchen		305
III. Wie die Prachtbienen-Männchen Blütenduftöl gewinnen und speichern.....		310
IV. Bau der männlichen Bein-Apparate und deren Rolle beim Blütenduft-Höseln		316
V. Duftstoffgewinn außerhalb von Blüten.....		325
VI. Charakteristik und Verbreitung der „Parfüm-Blumen“ in der neotropischen Orchideen-Flora.....		329
VII. <i>Gloxinia perennis</i> , eine Gesneriacee mit „Parfüm-Blumen“....		334
VIII. Chromatogramme von Duftstoff-Trachten		341
IX. Über den Paarungsschwarm der Euglossinen und die mutmaßliche Verwendung der Duftstoffe		344
X. Diskussion der Ergebnisse		350
Anhang: Neunachweise von Bestäubung durch futtersuchende Euglossinen; sonstige Beobachtungen		356
Zusammenfassung		357
Summary		358
Resumen		359
Literaturverzeichnis		360

I. Einleitung

Die Entomophilie in ihrer üblichen Form ist mit einem Angebot von Nahrungsstoffen verknüpft und bietet als solche keine grundsätzlichen Probleme mehr. Aber in neuerer Zeit hat sich manche, bisher für normal gehaltene Bindung zwischen Blume und Insekt als in Wirklichkeit nicht-nutritiv herausgestellt und gibt uns damit — wie auch die alte Frage der Täuschblumen — noch zahlreiche Rätsel auf. Ihre Klärung verlangt

ins einzelne gehende Kenntnisse des Instinktlebens der Bestäuber ebenso, wie solche der Blütenorgane und ist daher eine recht eigentlich biologische Aufgabe.

Auch die tropisch-amerikanischen Orchideen-Subtribus der *Catasetinae* und *Stanhopeinae* (*Gongorinae*) galten bisher zu Unrecht als normal bienenblütig (melittophil), mit der Besonderheit nur, daß man ihnen feste Lockspeise in Form eines sog. Futtergewebes zuschrieb.

Wie ich vor einigen Jahren auf Grund eigener Feldstudien (VOGEL, 1963b) und solcher von DODSON and FRYMIRE (1961a, b, c; DODSON, 1962a, b) nachwies, bieten die nektarlosen Blüten jener Orchideensippen in Wahrheit weder Lockspeisen noch überhaupt Nahrungsstoffe an. Wesentlich ist vielmehr ihr aromatischer Duft, der hier ausnahmsweise für sich allein die Bestäuber dauerhaft an die Blüte zu binden vermag. Das stets die Innenseite des Labellums überziehende, mit Speichermaterial angefüllte „Futtergewebe“ wurde als dessen Entstehungsort identifiziert und als spezielles Duftorgan (Osmophor) erkannt (VOGEL, 1963a, S. 694—713, 1963b, S. 313). Auf der Oberfläche dieser Drüse erscheint das Duftsekret meist in Form kleiner Terpentropfchen. Angelockt werden ausschließlich Bienenmännchen, und zwar durchweg Mitglieder der solitären bis semisozialen, neotropischen Tribus der Prachtbienen, Euglossini (Gattungen *Euglossa*, *Eulaema*, *Euplusia*, *Eufriesea*). Sie geraten beim Blütenbesuch in eigentümliche Erregung, ja in einen Rausch.

Beides führte mich zu der Annahme, es handle sich um sexuelle — „gamokinetische“ — Täuschblumen analog zu *Ophrys*, mit einem spontan instinkt-auslösenden Dufteffekt. Obwohl die Blüten keine Weibchen-Attrappen darstellen, wurde der Blütenbesuch, wenn nicht als Pseudocopula, so doch als eine dieser unmittelbar vorausgehende frustrane Balzhandlung gedeutet; eine auffallende Ähnlichkeit vieler *Catasetum*-Labellen mit Euglossinen-Brutzellen brachte ich mit der Gewohnheit der ♂♂ verwandter Apiden, ihre weiblichen Partner manchmal unmittelbar vor deren Brutzellen zu erwarten, in Zusammenhang.

Völlig ungeklärt blieb dabei die für das Verständnis des eigentlichen Motivs der ♂♂ — wie sich zeigen sollte — wichtige Rolle zweier ihrer sekundären, nur den Euglossinen eigentümlichen Geschlechtsmerkmale: der Tarsalquasten an den Vorderbeinen, welche, wie es schien, dazu beschaffen sind, eine lipophile Flüssigkeit zu übertragen, und der unförmig aufgeblähten Hinterschienen (VOGEL, 1963b, S. 330, Abb. 9 III). Mit den Vordertarsen bearbeiten die Tiere intensiv die Osmophoren-Oberfläche. An *Spathiphyllum cannaefolium* (Arac.), einem biologisch gleichwertigen Falle, gewahrte ich außerdem, daß die Bienen während des Schwirrflygs, mit dem sie ihre Blumenbesuche zu unterbrechen pflegen, Tarsalquasten und Tibialorgane in Berührung brachten. Es stand jedoch noch offen, ob dies ein allgemeingültiges Verhalten ist und in

welcher Richtung der Funktionszusammenhang verläuft, d. h. „ob eine Flüssigkeit aufgenommen und auf die Tibialorgane übertragen, oder umgekehrt, ob etwa Tibialsekrete . . . mit Hilfe der Quasten irgendwo (dem Copulationsobjekt ?) appliziert werden“. Das Tibialorgan konnte demnach entweder ein Sammelgerät oder eine körpereigene Drüse sein. Auch die Anatomie der getrockneten Insektenteile ließ hierüber eine Entscheidung nicht zu: da aber jedwede Form männlicher Sammel-tätigkeit bei den Apiden unbekannt war, glaubte ich, die Aufnahme von Fremdstoffen ausschließen zu können. Es blieb bei der Hypothese, die verdickten Schenkel beherbergten Drüsenorgane in Zusammenhang mit dem (bei den höheren Apiden meist sehr komplizierten) Balzverhalten, zu dessen Elementen ich auch das Scharren auf der Labellum-Oberfläche rechnete.

Der Fragenkomplex gewann inzwischen insofern an Bedeutung, als auf Grund neuer Bestäuberlisten von DODSON und DRESSLER (DODSON, 1964, 1965, S. 113) sich die Zahl einschlägiger Fälle beträchtlich vermehrt hatte. Nicht allein unter den Gongorinen-Gattungen finden die Autoren weitere Beispiele ausschließlichen Besuchs „bürstender“ Euglossinen-Männchen; auch bei den gesamten Huntleyinen, Lycastinen und Zygopetalinen scheint unser Prinzip vorzuherrschen und folglich mit der Stammesgeschichte umfangreicher amerikanischer Orchideensippen verknüpft zu sein.

Das Ziel meines letzten 7monatigen Aufenthaltes in Nieder- und Oberamazonien sowie im Bergland des südlichen Brasilien war es, neben der Erforschung anderer ökologischer Fragen, Neues über die Euglossinen-Blumen zu erfahren. Dazu gehörte die genauere Beobachtung der Prachtbienen-Ethologie, namentlich des Schwarmverhaltens, von Bau und Funktion der männlichen Bein-Apparate, eine eingehendere Analyse der Vorgänge beim Blütenbesuch sowie die Suche nach analogen Nicht-Orchideen. Schließlich bemühte ich mich um genügend fixiertes Bienenmaterial für anatomisch-zytologische Zwecke.

Nach wie vor ist es eine lohnende Aufgabe, die Prachtbienen an ihren heimischen Standorten experimentell und systematisch so zu erforschen, wie es bei den sozialen Apiden geschehen ist. Vor allem das unübersichtliche, unwegsame und feuchtheiße äquatoriale Waldland (die Euglossinen sind vorwiegend Waldbewohner) setzt aber solchem Unterfangen große Schwierigkeiten entgegen. Ich mußte mich im allgemeinen auf Einzelbeobachtungen beschränken, zu denen ungefähr 15mal in den verschiedensten Regionen Gelegenheit war, konnte jedoch meine Studien im Freiland-Orchidarium von Piracicaba (Staat São Paulo) ergänzen, dessen Kulturen zur Zeit der *Catasetum*-Blüte von wildlebenden Euglossinen aufgesucht werden. Es gelang im Verlauf der Reise, einige wichtige Fragen zu klären, über die hier berichtet wird.

Die Kosten der Gesamtunternehmung trugen die Deutsche Ibero-Amerika-Stiftung Hamburg, die Mainzer Akademie der Wissenschaften und Literatur, die Deutsche Forschungsgemeinschaft und der Conselho Nacional de Pesquisas, Rio de Janeiro. In Zusammenhang mit den vorliegenden Studien danke ich besonders den Herren Prof. Dr. F. BRIEGER und Dr. ALMIRO BLUMENSCHBIN herzlich für die Gastfreundschaft und Hilfe im Instituto de Genética der Escola Superior de Agricultura „Luiz de Queiroz“ in Piracicaba. Den Teilnehmern eines dort im Januar 1965 von F. BRIEGER inaugurierten Kolloquiums über Orchideen-Pollination, besonders den Herren Dr. C. DODSON (Miami), Dr. R. DRESSLER (Barro Colorado, Panamá), Prof. J. MOURE C. M. F. (Curitiba) und Dra. CARMINDA DA CRUZ-LANDIM (Rio Claro) verdanke ich wertvolle Anregungen. Mein Dank gilt außerdem den Herren Direktoren Dr. J. M. CONDURÚ vom Instituto de Pesquisas e Experimentais Agropecuárias do Norte in Belém do Pará und Dr. DJALMA BATISTA vom Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia in Manaus für ihre liebenswürdige Unterstützung während meines Aufenthaltes in ihren Instituten und deren Waldreservaten. Herr Prof. J. MOURE C. M. F., Depto. de Zoologia der Universität von Paraná, Curitiba, hatte die große Freundlichkeit, das von mir gesammelte Euglossinen-Material zu bestimmen bzw. zu überprüfen¹.

II. Auffindung von Duftstoffen in den Beintaschen der Euglossinen-♂♂

1. *Euglossa chalybeata*. — Am 30. IX. 1964, 10^h morgens bemerkte ich im fast blütenlosen, tiefschattigen Unterwuchs des amazonischen Hochwalds in Nordbrasilien (Reservat Mocambo bei Belém) erstmals schwärmende Prachtbienenmännchen. 2—3 Exemplare umkreisten schnellfliegend die Stammbasis einer kleinen *Geonoma*-Palme. Mein Reisegefährte Dr. HÜTHER konnte eine der Bienen fangen; die Art erwies sich zu *Euglossa chalybeata* FRIESE² (Subgen. *Glossura*) gehörig, eine mittelgroße (16 mm), goldgrün brillierende Euglossine. Mit dem Stereomikroskop prüfte ich zunächst ihre Tarsalborsten: sie waren fast trocken, mit Spuren fetten Öls. Auch das Indument der großen und kleinen Pfanne des 5 mm langen Tibialgliedes (vgl. Abb. 8 N, n) war ölgetränkt, so, wie ich es früher an getrocknetem Material gefunden hatte (VOGEL, 1963 b, S. 331).

Als ich nun die Chitinkapsel einer Hintertibie mittels Pinzette behutsam zusammendrückte, erschien zu meiner Überraschung auf der behaarten Furche ein 0,9—1 mm³ großer wasserklarer Tropfen von ölartiger, aber ziemlich dünnflüssiger Konsistenz. Sofort stand außer Zweifel, daß es sich um Duftstoff handelte: die Flüssigkeit verbreitete einen intensiv aromatischen Duft; er bestand in erster Linie aus menthol-, pineol- und eugenolartigen Komponenten. Auf einem Objektträger mit Wasser in Berührung gebracht, breitete sich die Probe als irisierender Film auf diesem aus, ohne sich mit ihm zu mischen. Den Inhalt der anderen

¹ Die Autorennamen sind nur bei der ersten Erwähnung genannt.

² n. MOURE wahrscheinlich z. T. synonym mit *Eugl. chlorosoma* COCKERELL.

Beintasche, etwa das gleiche Quantum, verwahrte ich auf einem anderen Glasstreifen bei Zimmertemperatur (30° C). Nach 24 Stunden fand ich den Tropfen bis auf geruchlose ölige Rückstände verdampft.

Daraus folgte: die Tibialorgane sind Duftstoff-Reservoirs und enthalten, mit geringer Beimischung fetten Öls, eine Substanz, die den Sekreten der *Catasetum*-Osmophoren offenbar stark ähnelt!

Es war damals jedoch nicht zu entscheiden, ob es sich um eigenproduzierte Sekrete oder um gesammelte Fremdstoffe handelt. Die auffallende Reinheit der aromatischen Substanz schien mir eigentlich mehr für autochthone Entstehung zu sprechen.

2. *Eulaema Meriana*. — Am 10. X. fing ich in der Umgebung von Belém noch ein Männchen von *Eulaema cingulata* FABRICIUS und 5 Tage später eines von *Euglossa cordata* L., dieses vor den Blüten einer *Gongora*-Art (Orchid.). Die Behälter beider Bienen fand ich so gut wie leer, jedoch verspürte man beim Aufpräparieren einer der *Eulaema*-Taschen Nelkenduft. Preßte ich die Chitinkapseln gelinde unter Fixierflüssigkeit, so perlte Luft aus den Mündungen; alsdann sich selbst überlassen, saugten sie, ihre Form elastisch wiedergewinnend, die Flüssigkeit ein.

Nach längerer Pause sichtete ich zwischen dem 23. XI. und 4. XII. im Unterholz primären Regenwalds in der Nähe der Rio Negro-Mündung (Reservat „Adolfo Ducke“, km 26 der Straße Manaus—Itacoatiará, Staat Amazonas) mehrmals schwärmende ♂♂ von *Eulaema Meriana* OLIVIER. (Die *Eulaema*-Arten gleichen großen Hummeln, sie glänzen kaum metallisch und tragen schwarze Sammetbehaarung, oft mit gelben und fuchsroten Querbinden.) Ich konnte nach und nach 8 Männchen erbeuten und ihre Tibialorgane sofort prüfen. Die Tibialglieder haben mit je 40 mm³ Gesamtvolumen die 17fache Größe derer von *Euglossa chalybeata*. Der Haarbesatz ihrer Mündungsregion war wieder wie auch die Tarsalquasten spurenweise mit fettem Öl benetzt. Bei sämtlichen Tieren trat unter Druck aus jeder Beintasche ein vollkommen klarer, farbloser, manchmal gelblicher Duftstofftropfen von je bis zu 30 mm³ Volumen aus; und zwar waren von den 16 Rezeptakeln 8 ganz voll, 4 ungefähr nur zur Hälfte und 4 zu $\frac{1}{4}$ gefüllt, bei annähernd gleichem Füllungsgrad beider Tibien des jeweiligen Individuums. War der Inhalt gering, so hatte er den genannten gelblichen Ton. Diese Tiere trugen also bis zum 30fachen der Duftstoffquantität von *Eugl. chalybeata* und absolut in beiden Schienen zusammen bis zu 60 mm³ Duftstoff!

Die frisch gefangenen Individuen zeigten einen ausgeprägten Körpergeruch nach Buttersäure; diesen Geruch haben auch die Weibchen. Er ist deutlich verschieden vom Duft des Beintascheninhaltes, der sich unter Umständen bereits bemerkbar machte, wenn man die Behälter direkt vor die Nase hielt: ihr Duftstoff war ausgesprochen wohlriechend, stark

süß, eine Mischung von Menthol- und Eukalyptus-Aroma, und hatte gleiche lipophile Eigenschaften wie bei *Euglossa chalybeata*. Er roch so stark, daß einige Personen, die den Raum betraten, in dem ich zwei Duftbehälter entleert hatte, erstaunt fragten, ob ich mit Parfüm umginge. Ich saugte mit kleinen Wattekügelchen die Terpentropfen auf und barg sie in kleinen verkorkten Glasröhrchen. Alle Wattestückchen haben sich inzwischen braungelb verfärbt, geben aber noch heute den originalen Duft ab. Von diesen und einer Reihe später gewonnener Duftölproben konnten nach meiner Rückkehr Chromatogramme hergestellt werden, über die in Kap. VIII berichtet wird. Übrigens stimmte der Geruch bei allen Tieren überein. Keins der Männchen trug ein Pollinium oder Spuren sonstigen Blütenbesuchs. Blühende Cataseten waren in der Gegend nicht zu entdecken: diese Fakten sowie die Reinheit des Terpenoids bestärkten mich in der Auffassung, daß körpereigene Produkte vorliegen.

3. Duftvorrat von *Euplusia purpurata* und *Euglossa analis*. — Aus derselben Region erhielt ich dann zwei weitere Euglossinen, deren Befund mich wieder schwankend machte. Am 2. XII. ging mir unter den Dachsparren unserer im Wald stehenden Baracke ein ♂ von *Euplusia purpurata* MOCSARY, eine blau und rot erzschimmernde Prachtbiene von 16 mm Länge, ins Netz. Ihre Hinterschienen fand ich zur Hälfte duftstoffgefüllt; der Inhalt roch deutlich verschieden von dem bei *Euglossa* und *Eulaema Meriana*, nämlich nicht süß, sondern herb, ähnlich Klettwurzelöl, aber auch an Fichtennadelöl erinnernd. Die große Pfanne des Reservoirs war hier nun mit einer gelblichen, schmierig-feinkörnigen Substanz bedeckt. Schon *Euglossa*-Arten, die ich in Columbien an *Spathiphyllum* gefangen hatte, trugen an gleicher Stelle ähnliche Krusten, die aus ölig verbackenem Pollen jener Aracee bestanden (l. c. S. 331). Bei *Euplusia purpurata* hatte der Belag ebenfalls vegetabilischen Ursprung: mit einer öligen Paste (Blütenwachs?) vermischt fanden sich Pollenkörner (Mimosaceen und unidentifizierter Pollen vielleicht einer Lecythidacee oder Gesneriacee), ferner aus Rinde stammende Steinzellen und tote Pflanzenhaare sowie massenhaft Pilzmyzel und Sporen (s. S. 326), auch hefeartige Organismen. Eindeutig ist dieses Material auch hier von anderen Körperstellen durch Beinbewegungen abgestreift worden.

Zwei Tage später beobachtete ich auf einem Kahlschlag folgendes: ein am Boden liegendes, morsches, dunkelbraunrotes Holzstück wurde fortgesetzt von zwei ♂♂ der kleinen azurblau glänzenden *Euglossa analis* WESTWOOD (Subgen. *Euglossa*) angefliegen. Ab und zu landeten sie darauf, wobei sie sich vis á vis aufstellten. Meistens stießen sie nur im Flug wiederholt auf das Holz herab, ohne es zu berühren. Besonders merkwürdig war, daß das Holzstück (und nur dieses) einen geradezu aggressiven Moderwenn nicht Moschusgeruch hatte. Ich bin später im Wald bisweilen

nochmals auf derartige Gerüche faulen Holzes gestoßen; Urheber könnte vielleicht ein Pilz sein. Von jener *Euglossa analis* fing ich ein Stück; seine Tibialtaschen waren mit Duftstoff vollgefüllt; in dem herben, nicht süßen Geruch waren Anteile von „Seifenparfüm“ und Fichtenaroma spürbar, nicht zu verkennen aber auch eine starke Komponente des erwähnten Modergeruchs. Zuerst skeptisch, wurde ich aber ganz überzeugt, als ich nach etwa 1 Monat das Gläschen mit der aufbewahrten Duftprobe öffnete: der Moderduft übertönte jetzt sogar völlig die restlichen Anteile, und dies ist bis heute so geblieben.

Hier war ein Zusammenhang zwischen Umweltgeruch und Tibialinhalt offensichtlich. Er ließ aber immer noch die Alternative offen: hatten die Tiere das Holzstück etwa selbst beduftet oder hatten sie das Aroma eben daraus gewonnen?

4. Exogene Herkunft der Duftfracht einer *Euglossa analis*. — Am 21. XII. fand ich am Ufer eines kleineren, in den oberen Rio Negro fließenden Igarapés bei Uaupés einige (noch) blühende Stauden von *Spathiphyllum cannaefolium* (DRYAND.) SCHOTT. An der gleichen Aracee hatte ich 8 Jahre früher in Ostcolumbien, 1000 km von dort entfernt, den Besuch zahlreicher *Euglossa*-Männchen¹ gesehen (l. c. S. 329).

Ich brauchte tatsächlich nicht lange zu warten, als auch hier vor einem der parfümduftenden Blütenkolben ein ♂ von *Euglossa analis* erschien (Abb. 1). Sein Verhalten glich völlig dem damals beobachteten: es ließ sich auf dem Kolben nieder und begann, die Oberfläche mit den Tarsalquasten gründlich abzuwischen. Die betreffenden Tarsen wurden dabei ähnlich gehalten, wie Seehunde ihre Flossen aufstützen. Langsam vorwärtsschreitend und die Unterlage eingehend mit den Antennen prüfend, bewegte das Tier die Quasten abwechselnd vor und zurück, wobei der Nachdruck in der etwa 0,5 sek. dauernden rückläufigen Bewegung lag. Das war in aufrechter Lage oder kopfüber möglich (vgl. Abb. 1 b, c). Die Biene unterbrach ihr Geschäft wiederholt nach jeweils 10—20 sek. durch Schwebeflüge. Ohne Genaueres auszumachen, konnte ich doch aufs neue erkennen, daß sie dabei mit flinken Beinbewegungen etwas nach rückwärts zu befördern schien. Schließlich eingefangen, wies das Tier zu $\frac{1}{4}$ gefüllte Rezeptakel auf. Die Duftstoffmenge genügte aber, um die völlige Übereinstimmung ihres Geruchs mit dem des *Spathiphyllum* erkennen zu lassen. An den folgenden Tagen tauchten in meinem Beisein noch zweimal Besucher an den Pflanzen auf, beide Male waren es kleine grüngoldene Euglossen aus der Verwandtschaft von

¹ Die damals neben *Euglossa cordata* von mir am häufigsten gefundene und nach den Typen DUCKES als *Eugl. bicolor* DUCKE bestimmte Art ist nach Auskunft von Herrn Prof. J. MOURE, der mit einer Revision der Familie beschäftigt ist, identisch mit *Eugl. viridis* PERTY (Subgen. *Cnemidium*).

Eu. cordata, die ich zwar fotografierte (Abb. 1 a, b, c), aber nicht in die Hand bekam.

Jener Fund war zweifach aufschlußreich: bekanntlich hatten wir an der gleichen *Euglossa analis*, deren Tibialduft sich hier identisch mit dem süßen Geruch des von ihr besuchten Blütenstands zeigte, unweit Manaus eine hiervon ganz verschiedene Duftfracht gefunden, die ebenfalls zum Teil wie ein Objekt des Fangplatzes roch. Daß nun ein eigen-

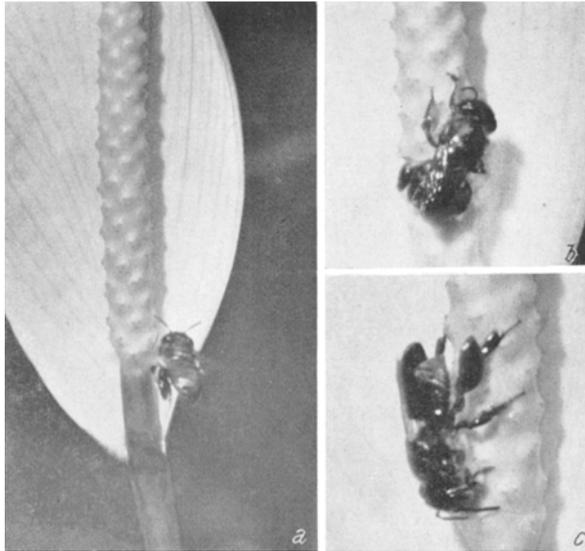


Abb. 1. *Spathiphyllum cannaefolium*, besucht von *Euglossa* aff. *cordata* (Uaupés, Alto Rio Negro). a Anflug, b, c Abreiben der Spadix-Oberfläche mit den Tarsalbüsten

produziertes Sekret derselben Spezies einmal so und einmal anders duften sollte, ist unwahrscheinlich. Hier war also die exogene Herkunft des Duftstoffes nicht mehr zweifelhaft.

Ebenso wenig konnte in Zweifel bleiben, woher das Duftprinzip stammte, fanden wir doch schon früher, daß auch *Spathiphyllum* zu jenen Pflanzen zählt, deren Blüten duftende Terpene in Form kleiner Tröpfchen absondern (VOGEL, 1963a, S. 670). Da diese hier auf der Kolbenoberfläche, näherhin den Pistillkegeln auftreten, müssen sie von den darüber hinwegstreifenden Quasten aufgesaugt werden. Findet man endlich ein identisches Duftöl in den Schenkelbehältern wieder, so konnte es nur durch Beinbewegungen dorthin gelangt sein.

Dadurch kam ich zur Überzeugung, daß der Duftstoff, den die Euglossen-♂♂ in den Schenkelbehältern aufbewahren, nicht eigenproduziert,

sondern tatsächlich fremden Ursprungs ist. Sie sammeln ihn, wie solitäre Weibchen oder Arbeiterinnen Pollen sammeln. Das Abbürsten der Duftquellen ist also nicht — wenigstens nicht direkt — ein Copulations-Vorspiel, sondern ein spezielles Verfahren des Duftgewinns. Spätere Befunde, über die unten berichtet wird, haben die Richtigkeit dieser Annahme bewiesen.

III. Wie die Prachtbienen-Männchen Blütenduftöle gewinnen und speichern

1. Allgemeingültigkeit des beobachteten Duftsammelverhaltens. Wenn wir im folgenden vom Blütenbesuch der Euglossinen-♂♂ sprechen, verstehen wir hierunter allein Anflüge zum Duftgewinn. Wohlbemerkt führen diese Tiere genau wie die Weibchen auch Nahrungsflüge aus, indem sie Nektarblumen mit dem Saugrüssel auf „klassische Art“ ausbeuten (s. Anhang, S. 356). ♂♂ auf Duftsuche lassen die Proboscis in Ruhelage. Da nicht einrollbar, wird diese ventral nachgeschleppt, wobei sie oft das Rumpfende weit überragt. Was nun die Duftflüge der ♂♂ an *Catasetinen* und *Stanhopeen* (*Gongorinen*) betrifft, so ist hinreichend belegt, daß sie sich in völlig gleicher Weise wie an *Spathiphyllum* abspielen. DODSON und Mitarb. erwähnen mehrfach das Abreiben der Labellumoberfläche und vergleichen es mit dem Gebaren eines scharrenden Hundes (DODSON, 1962b, S. 43). Die mir von Dr. DODSON freundlichst überlassene Fotografie einer *Eulaema tropica* L. an *Catasetum platyglossum* SCHLTR. zeigt deutlich die charakteristische Tarsalhaltung. Ich selbst konnte nun feststellen, daß die Tiere hierbei auch die zweite Bewegungsphase, das „Rückladen“ im Schwebeflug, regelmäßig ausüben. *Euglossa cordata* und *Eulaema cingulata*, die von einer im Garten des Museu Goeldi zu Belém im September blühenden *Gongora*-Art — weithin dem einzigen Exemplar — angelockt wurden, unterbrachen den Blütenbesuch periodisch, indem sie einige Sekunden lang in rasender Eile „strampelnd“ vor der Infloreszenz schwebten und sich gegenseitig zu verjagen suchten¹. Blütennähren beiderlei Geschlechts von *Catasetum luridum* (LINK.) LINDL., das 3—8 m hoch an Stämmen einer *Astrocaryum*-Palme auf der Ilha do Governador (Bucht von Guanabara) häufig vorkommt, sah ich im April von *Euglossa cordata* besucht². Im Fernglas waren dieselben Beinbewegungen zu erkennen (Abb. 2).

¹ Die gefangene *Euglossa* trug auf der Stirn festgekittete Pollenmasse, möglicherweise von einer Annonacee oder Rubiacee.

² Gleichzeitig wurden die Blüten von goldgrünen Schwebfliegen (*Volucella obesa*) umschwärmt, die den Euglossen äußerst ähnlich sehen. Bei oberflächlicher Beobachtung entstehen daher leicht Irrtümer. Die Fliegen sind blütenbiologisch bedeutungslos. — Dem Direktor des Herbarium Bradeanum, Herrn GUIDO PABST in Rio de Janeiro danke ich herzlich, daß er mich auf die Lokalität aufmerksam machte und ihren Besuch ermöglichte.

2. Untersuchungen im Orchidarium. — Die genauere Analyse der Funktionskette erlaubten mir blühende *Catasetinen* der Freilandkulturen in Piracicaba (S. Paulo), die ich von Mitte Januar bis Mitte Februar häufig kontrollierte. Betrat ich die Schattenanlage des Orchidariums, so traf ich dort bei schönem Wetter fast jedesmal zwischen 9 und 17^h wildlebende männliche Prachtbienen an. Es waren nie Weibchen zu sehen, und die ♂♂ bekundeten für die Hunderte von anderen dort ebenfalls blühenden Orchidaceen keinerlei Interesse. Nach Prof.



Abb. 2. *Catasetum luridum* mit ♂ Infloreszenz. Epiphyt auf *Astrocarium* spec. bei Tubiacanga, Guanabara. Ein *Euglossa cordata*-♂ schwebt unmittelbar vor dem Eingang einer Blüte (Pfeil). Die schmalen Blätter gehören zu *Cyrtopodium gigas* (VELL.) HOEHNE (Orchidac.)

BRIEGERS mündlicher Mitteilung finden sie sich alljährlich zur Zeit der *Catasetum*-Blüte dort ein, ohne daß bekannt wäre, wo sie sich sonst aufhalten. Ihre Blütentätigkeit pflegen sie zu unterbrechen, um jedesmal für $\frac{1}{2}$ bis 3 Std. mit unbekanntem Ziel zu verschwinden. Obwohl nach und nach etwa 20 Stück von *Euglossa* weggefangen wurden, füllte sich der Bestand immer wieder auf: offensichtlich wurden öfters neue Individuen aus der Umgegend von der Duftsphäre angelockt. Die beiden hier auftretenden Species bevorzugten jeweils bestimmte *Catasetinen* (es waren nur männliche Infloreszenzen vorhanden). An *Catasetum barbatum* LINDL., das im nördlichen Südamerika bis Mato Grosso verbreitet ist, sahen DODSON, DRESSLER und ich nur *Euglossa cordata*; diese Art besuchte auch ein *Cynoches*, Untergattung *Eucynoches*. *Catasetum fimbriatum* (MORREN) LINDL., das auch im Staate São Paulo wild vorkommt, wurde sehr selten von *Euglossa*, stets dagegen von *Euplusia nigrita* FRIESE frequentiert, einer schwarzhaarigen, vorn auf dem Pronotum goldgrün glänzenden, hummelgroßen Form. Auch *Catasetum* aff. *macrocarpum* (Nr. 19056,

Abb. 3) war Favorit dieser Art. *Euplusia nigrita* verhielt sich im wesentlichen wie *Euglossa cordata*, auf die im folgenden näher eingegangen wird.

Euglossa landete nur auf Blüten, die noch Pollinien enthielten oder bis vor kurzem besessen hatten, mithin bei voller Duftproduktion waren. *Cat. barbatum* gehört zu den Formen mit flacher, tief laziniater Lippe im ♂ Geschlecht. Die ♀ Lippe dieser extrem sexualdimorphen Art ist dagegen kapuzenförmig-ganzrandig. Das Pollinium-Katapult, dessen Antennen zwischen den zahlreichen pfriemlichen Zipfeln des Labellums verborgen sind, wurde selten ausgelöst, obwohl sich die Besucher stets auf die Lippe setzten; einmal abgeschossen, traf die Ladung jedoch meist sehr genau: mehrere Euglossen trugen ein Pollinarium (manchmal sogar zwei hintereinander) — und zwar stets median auf dem Vorderücken (Abb. 4, 5 c, g, h).

Die Schienenbehälter waren — soweit untersucht¹, nur in einem Fall ganz gefüllt, sonst meist $\frac{1}{4}$ voll oder ganz leer. Der Duft stimmte mit dem der *Catasetin* überein, schien jedoch nicht bei allen Individuen völlig gleich zu sein. Die Chromatographie (s. S. 341) zeigte keine deutlichen Unterschiede.

3. Duftstoff-Aufnahme mit den Tarsalquasten. — Die Tiere gewinnen den Duftstoff — gewöhnlich einzeln, seltener zu zweit auf derselben Blüte — indem sie einen Labellumzipfel nach dem anderen von basal nach distal sorgfältig mit den Vorderbeinen abstreifen, meist mit einwärtsgestellten Tarsen (Abb. 3 c, d, 5 e—g). Oft halten sie sich dabei mit den Mandibeln an anderen Zipfeln fest. Die Fühler sind ständig dem Objekt zugewandt: anscheinend prüfen sie fortwährend die Fündigkeit der Duftquelle. Alle 5—30 sec. fliegt das Tier auf und hält sich, an Ort schwirrend, in zirka 2—10 cm Entfernung, um danach in der Regel noch mehrmals dieselbe Blüte zu bearbeiten. Schon DODSON schildert diese Gewohnheit der Euglossinen (1962b, S. 49): "on each occasion, they enter, scratch the surface of the lip for about 60 seconds, leave the flower and hover for about 40—60 seconds, apparently checking for danger, and then reenter the flower". Ich halte den Schwebeflug jedoch nicht für eine spezielle Sicherung gegen Feinde. Die Bienen, sonst extrem schwer zu fangen, sind hierbei kaum weniger unvorsichtig als wie beim Sammelakt. Daß sie allerdings dabei die Umgebung genau beobachten, zeigt ihre Reaktion gegen Artgenossen: bisweilen kommt es im Umkreis der Blütenstände zu regelrechten Turnieren, in denen die Männchen sich jagen oder aufeinander zustoßen.

4. Deponierung des Duftöls während des Schwebeflugs. — Das eigentliche Motiv des Schwebefluges ist nun ohne Zweifel das erwähnte „Rückladen“. Ich habe diesen Vorgang als ein wichtiges Glied

¹ Auch Dr. DODSON und Dr. DRESSLER überließen mir hierfür frisch gefangene Tiere, wofür ihnen herzlich gedankt sei.



Abb. 3. ♂ Blüten von *Catasetum* aff. *macrocarpum*, besucht von *Euplusia nigrita* (*Piracicaba*). a, b Anflug, c, d Duftstoffgewinnung durch Abwischen der Labellumoberfläche mit den Vordertarsen (Pfeil)

in der Beweiskette zum Problem des so unglaublich anmutenden Duftsammelns besonders exakt mit Brillenlupe zu beobachten und auch fotografisch zu belegen versucht. Beigefügt sind in den Abb. 5 und 6 Dokumente, die aus zirka 150 freihändigen Elektronenblitz-Aufnahmen ausgewählt wurden¹. Wie man sieht, waren die Beinbewegungen zu flink, um selbst bei $\frac{1}{1000}$ sec. Belichtung völlig scharf fixiert zu werden. Immerhin sind die Hauptphasen des „Duftstoff-Höselns“ genügend erkennbar.

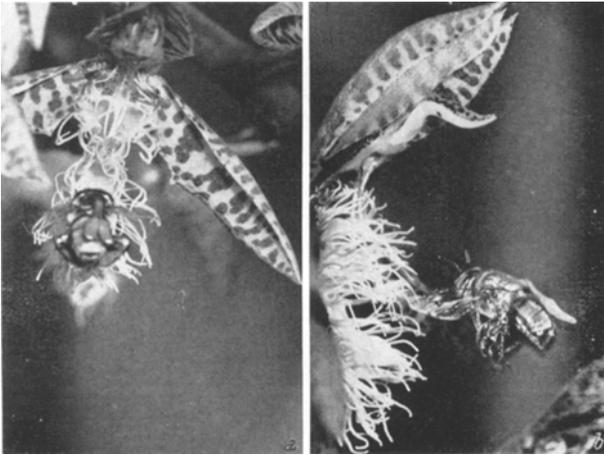


Abb. 4. *Catasetum barbatum*, ♂ Blüte, besucht von *Euglossa cordata* (Piracicaba). a Frontal-, b Seitenansicht. Die Biene trägt ein Pollinarium dieser Orchidee. An der Labelhumbasis sind die Antennen des Pollinien-Katapults sichtbar

Dazu braucht die Biene alle 6 Beine: es ist deshalb eine Naturnotwendigkeit, zum Schwebeflug überzugehen, um „freie Hand“ zu haben. Wie gesagt, berühren sich Vorder- und Hinterbeine. Aber der Kontakt ist fast nie direkt, sondern spielt sich, soviel ich erkennen konnte und auch den Momentaufnahmen zu entnehmen ist, in zwei Takten ab: in der ersten Phase streckt die Biene ihre Vorderbeine gleichzeitig derart abdominalwärts, daß deren Tarsen (mit den Quasten) für einen Moment hinter die Metatarsen der beiden Mittelbeine (jeweils der gleichen Seite) geraten (Abb. 5h, 6a, b, 7a). Während die Frontbeine darauf rasch in Ruhelage zurückschnellen, berühren sich im 2. Takt Mittel- und Hinterbeine, jede Seite für sich und simultan. Dabei werden die Metatarsen, die ja eben den Vordertarsen auflagen, jener Stelle der Hintertibien an-

¹ Kamera: Exakta mit 135 mm-Teleobjektiv Sonnar-Jena und 60 mm Auszugsverlängerung.

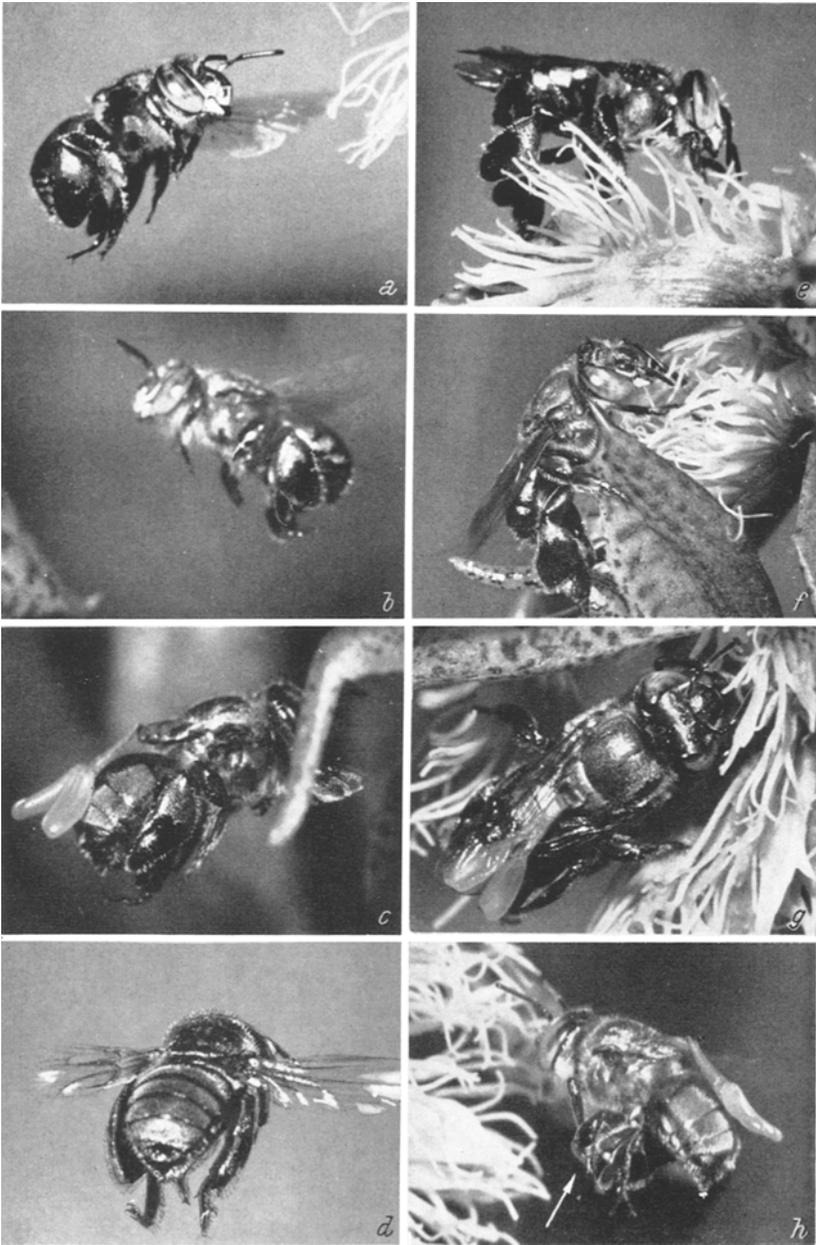


Abb. 5. *Euglossa cordata* am Labellum der ♂ Blüte von *Catasetum barbatum* (Piracicaba). *a—d* Anflug, alle Beine in Ruhehaltung. *e—g* Abwischen der Labellum-Fransen mit den Tarsalbürsten. Diese werden bei *h* im Schwebeflug am Metatarsus des Mittelbeines abgestreift (Pfeil). Die Individuen in *c*, *g* und *h* tragen Pollinarien. Originalgröße der Biene: 10 mm

gedrückt, wo sich deren behaarte Pfannen („Cicatrix“ der Diagnosen) befinden. Eine solche Position ist nur möglich, wenn die Beintaschen aus ihrer Normallage — parallel zur Körperachse, vgl. Abb. 6 c—h, 7 b, — in Transversallage gedreht werden. Diese charakteristische Querstellung der Hintertibien entspricht der schon früher von mir beobachteten und erwähnten (1963b, S. 329). Während der 1. Takt pro Schwebeflug nur 1—3mal abläuft, scheint sich der 2. öfters zu wiederholen. Der Gesamt Ablauf dieser Manipulation bietet sich jedenfalls unzweifelhaft als ein Transport nach hinten, nicht etwa im gegenläufigen Sinne, dar.

In Querlage führen die Hinterbeine noch eine weitere, auffallende Bewegung aus: sie „strampeln“ heftig auf und ab, was nicht anders denkbar ist, als daß hierbei jedesmal die Berührung mit den Mittelbeinen gelöst wird. Ob dieses Gebaren einen Zusammenhang mit dem Prozeß des Rückladens hat, habe ich nicht herausfinden können.

Was ist der Sinn des ganzen Vorgangs? Um ihn richtig zu verstehen, ist noch nähere Bekanntschaft mit den Beinapparaten unserer Euglossinen-Männchen notwendig.

IV. Bau der männlichen Beinapparate und deren Rolle beim Duftstoff-Höseln

1. Bau und Funktion der Tarsalquasten. — Kurz fassen kann ich mich mit Erwähnung der bereits erklärten Tarsalquasten (VOGEL 1963b, S. 330, Abb. 9 V). Es handelt sich um dichte, pinselförmige Haarbüschel, die, auf 5 Tarsalgliedern der Vorderbeine ventral inseriert, ein funktionelles Ganzes bilden. Sie saugen sich leicht mit lipoiden Flüssigkeiten voll; Wasser stoßen sie ab. Sie sind ohne Zweifel speziell für die Duftstoffaufnahme bestimmt.

Mikrotomschnitte zeigen, daß zwischen den sehr dicht nebeneinander auf der Cuticula entspringenden, feingefiederten Haaren keine Sensillen ausmünden. Die Fußglieder haben daher gewiß keinerlei chemorezeptorische Funktion (vgl. l. c. S. 328).

Da die Kapazität der Quasten begrenzt ist, müssen sie immer wieder in saugfähigen Zustand zurückgeführt werden. Dies geschieht während des periodischen Schwebeflugs. Allerdings dürfte der Füllungsgrad der Quasten nicht percipiert werden. Von diesem unabhängig, setzen in Abständen die Entleerungsbewegungen ganz mechanisch ein.

2. Rückwärtsbeförderung des Duftöls mit Hilfe der Mittelbeine. Die Mittelbeine aller von mir gesehenen Euglossinen-Arten — und zwar nur bei den Männchen und ohne morphologisches Äquivalent bei den ♀♀ — zeigen eine Art modifizierten Putzapparates, der hierbei als Hilfsorgan in Aktion tritt. Die basale Hinterkante des Metatarsus, jenes Glieds also, an dem die Tarsalbürsten abgestreift werden, weist

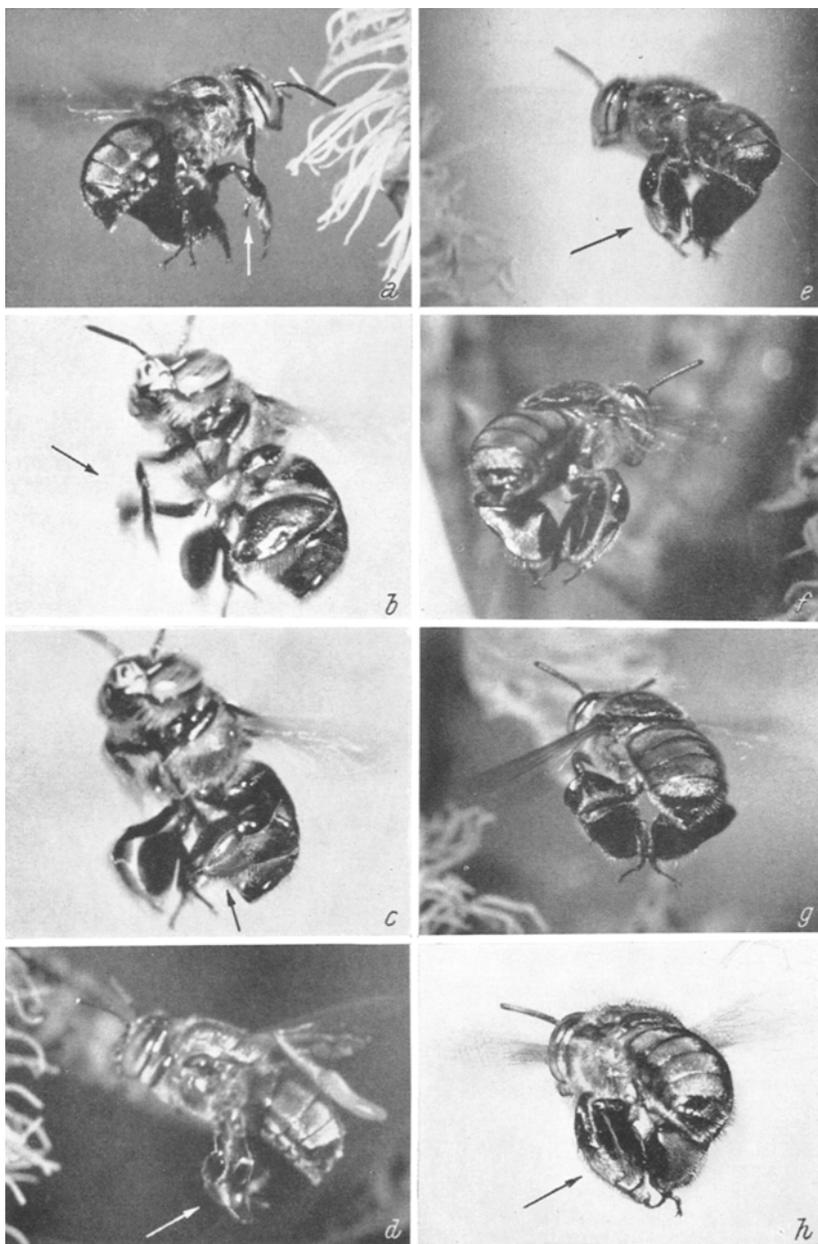


Abb. 6 wie Abb. 5, erste und zweite Phase des Duftstoff-Höselns. *a, b* die Tarsalbürsten werden im Schwebeflug am Metatarsus der Mittelbeine abgestreift (Pfeil). *c-h*: die Metatarsen der Mittelbeine werden den Pfannen der Hintertibien genähert (Pfeil). Die Rückansichten *e-h* zeigen die Querstellung der Hinterschienen bei diesem Akt (vgl. Abb. 5 *d*!)

eine \pm tiefe Kerbe auf, in deren Bereich die Beinhaare eigentümlich spezialisiert sind: zwischen normalen Borsten stehen hier je nach Art 3—6 starre, stark verdickte, wellenförmig verbogene Dornen (Abb. 7 c)¹. Ihr Sinn, wenn er sich auch direkter Beobachtung entzieht, ist uns schwer zu erraten. Zieht das Insekt eine vollgesogene Quaste durch das rechenartige Instrument hindurch, halten die Dornen das Duftöl zurück. Auf ähnliche Art kann man aus einem großen Pinsel Wasser abstreifen, indem man eine in der Längsachse schräg gedrehte Gabel hindurchzieht. — Das dabei gewonnene winzige Quantum Duftflüssigkeit haftet alsdann jener Flanke des Metatarsus an, die im gleich folgenden 2. Bewegungstakt mit der großen Pfanne des Duftbehälters am Hinterbein in Berührung kommt.

3. Deponierung im Tibialorgan. — Die dichtstehenden Haare der genannten Schenkeltaschen-Vertiefung, d. h. der großen Pfanne, verraten eine ganz ähnliche Struktur wie die Tarsalquasten-Haare. Wie diese extrem fein gefiedert, sind sie für lipoiden Flüssigkeiten äußerst imbibitionsfähig. Man darf annehmen, daß sie in erster Linie für den Empfang der zugeleiteten Duftölportionen bestimmt sind. Wie wir gleich sehen werden, mündet am basalen Ende der Pfanne ein Kanal, dem wir die Funktion zuschreiben, die Ausbeute dem Innern der Chitinkapsel zuzuleiten. Wenn nun eine solche Drainage existiert, muß der Haarbesatz zugleich als Filter wirken. Beim Duftsammeln geraten stets Verunreinigungen auf die Quasten: Pollen, Sporen, Blütenwachs, Staub usw. Via Mittelbein-Klemme nach hinten gebracht, landen sie schließlich auf der Pfannendecke. Wir haben hiermit die Erklärung für jene Krusten, die sich dort bei *Euplusia purpurata*, *Euglossa analis* und *Eu. cordata* fanden (S. 307). Andererseits wird auch die vorzügliche Reinheit des gespeicherten Duftöls hierdurch verständlich.

Wir kommen nun zum Bau des eigentlichen Duftreservoirs. Die Organisation des Tibialorgans hatte ich mangels geeignet fixierten Materials bisher weder deuten noch hinreichend beschreiben können. Unser Befund ging nur dahin, daß das Innenvolumen fast ganz von einem mit spongiösen Chitin-Trabekeln durchsetzten Beutel ausgefüllt ist, der durch einen „Doppelkanal“ mit der großen und kleinen äußeren Pfanne kommuniziert (vgl. schemat. Zeichnung, l. c. S. 330, Fig. 9 IV)². Von mir in Brasilien neu gesammelte fixierte Objekte sollen von zoologischer Seite noch vergleichend untersucht werden. Zur vorläufigen

¹ Die Tibia des Mittelbeins trägt beim Männchen als drittes sekundäres Geschlechtsmerkmal ein wohlumschriebenes, sammetartig kurzhaariges, glanzloses Areal von hemisphärischem Umriß. Seine Bedeutung ist unbekannt.

² Die früher abgebildete und untersuchte, auch ihrer Harzzellen wegen erwähnte Art heißt *Euplusia longipennis* FRIESE und nicht, wie a. a. O. irrtümlich angegeben, *Eulaema longip.* Vgl. die Erstbeschreibung des bisher unbekannt gewesenen ♂ dieser Spezies bei SAKAGAMI und STURM, 1965.

Orientierung habe ich einige Hintertibien von *Euglossa cordata* selbst querschnitten¹ bzw. sezirt und fand folgende Verhältnisse:

4. Bau des Duftstoffbehälters.² Die Innenwand der gesamten Chitinkapsel, mit Ausnahme der Pfannenböden, bekleidet eine normale

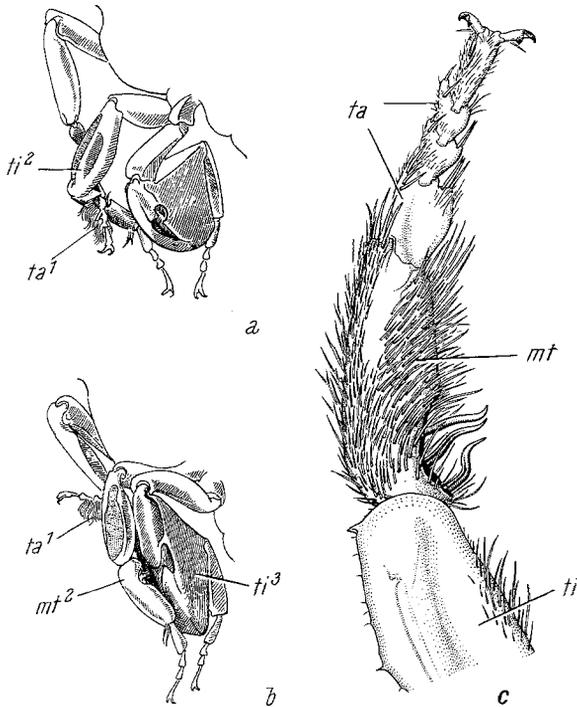


Abb. 7. *a, b*: Schema des Duftstoff-Höselns (Ansicht schräg von hinten links); *a* erster Takt: Abstreifen der Tarsalbürsten ta^1 am Metatarsus des Mittelbeines mt^2 ; *b* zweiter Takt: mt^2 wird der Pfanne der Hinterschiene (ti^3) angelegt. *c* Bau des (linken) Mittelbein-Metatarsus von *Euglossa cordata*, Ventralansicht. *ti* Tibia, *ta* Tarsalglieder, *mt* Metatarsus mit bedornter Einkerbung. Vergr. 14×

¹ Fixierung mit Formalin-Propionsäure-70%-Alkohol (5:5:90 RT). Das Mikrotomieren des extrem harten Chitins in Zusammenhang mit den Weichteilen machte erhebliche Schwierigkeiten. Befriedigende Ergebnisse erzielte ich durch mindestens 4wöchiges Einweichen in Seifenspirit, Stückfärbung in Hämatoxylin nach DELAF. und danach Paraffineinbettung über Methylchlorid statt Benzol nach H. BAUER. Beschädigungsfreies Eindecken in Caedax gelang nur nach Überziehen der Schnitte mit einem Zelloidinfilm vor dem Entparaffinieren (ROMEIS, 1948, S. 131). Herrn Dr. W. STEFFAN (Inst. f. Allg. Zoologie der Univ. Mainz) danke ich für freundliche Beratung.

² Hiezu vergleiche man die soeben erschienenen Arbeiten von SAKAGAMI (1965) und CRUZ-LANDIM et al. (1965), die leider nicht mehr berücksichtigt werden konnten.

einschichtige, lebende Epidermis. Unter der Vorderkante der Tibia ziehen sich innen die Bündel regulärer Beinmuskeln vom Ansatz des Femur bis zu dem des Metatarsus entlang (Abb. 8). Der Hauptteil des restlichen Innenraums, diesem in der Form weitgehend angeglichen, füllt ein im leeren Zustand lufthaltiger Beutel aus. Er ist offenbar bis auf seinem Ansatz in der Pfannenregion allseits von Körperflüssigkeit umgeben und ohne festen Kontakt mit dem Außenepithel. Die Beutel-

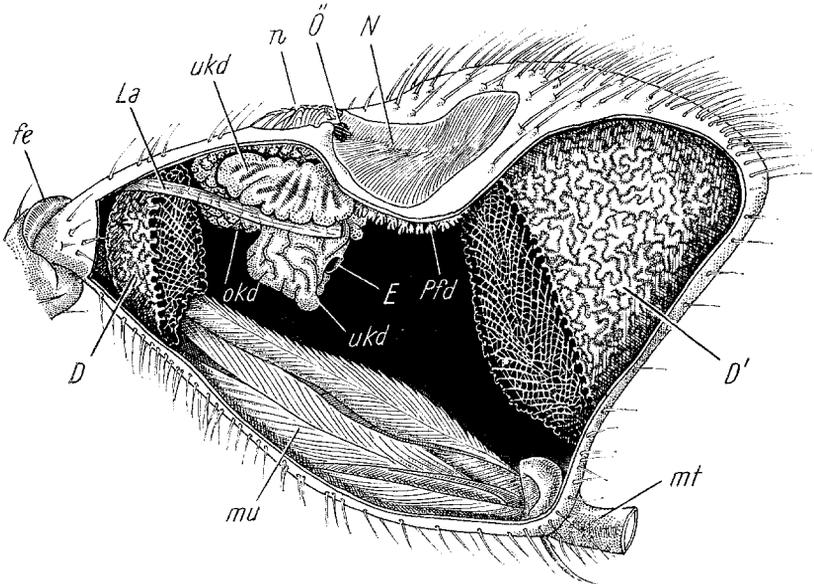


Abb. 8. Innenansicht der geöffneten Hinterschiene von *Euglossa cordata*. Der den Innenraum völlig ausfüllende Duftstoffbehälter wurde zuvor bis auf die Reste *D* und *D'* herausgenommen. Schwarz: ventrale Innenwand; deren Epidermis weggelassen. *N* große Pfanne, *n* beschuppter Napf, *Ö* äußerer Eingang und *E* innere Mündung des runden Kanals im Reservoir, *okd* oberer, *ukd* unterer Kanaldrüsen-Komplex, *Pfd* Pfannen-Drüsen, *La* Blutgefäß (?), *mu* Beinmuskulatur, *mt* Metatarsus, *fe* Femur

hülle besteht außen aus nichtdrüsigem, flachzelligem Epithel, innen aus einer diesem fest anliegenden dünnen Chitinmembran. Die Wandung ist nicht flach, sondern eng-mäandrisch skulpturiert. Auf der einwärts gewandten Seite dieser geschlängelten Wölbungen sind im Abstand von zirka 60μ eigenartige chitinige Gebilde aufgereiht, allem Anschein nach echte Haare (Setae). Sie wurzeln in der Membran mit einem geschichteten, verdickten Stumpf, ragen dann ein kurzes Stück unverzweigt empor, um sich weiter oben nach Art eines Tannenbaums vielwirtelig zu verästeln. Ihr hohler Schaft und viele der sehr feinen Seitenäste sind mit denen der

Nachbarhaare verwachsen. Da nun die Hunderte von Haaren radial nach dem Beutelzentrum konvergieren und dieses erreichen, entsteht ein

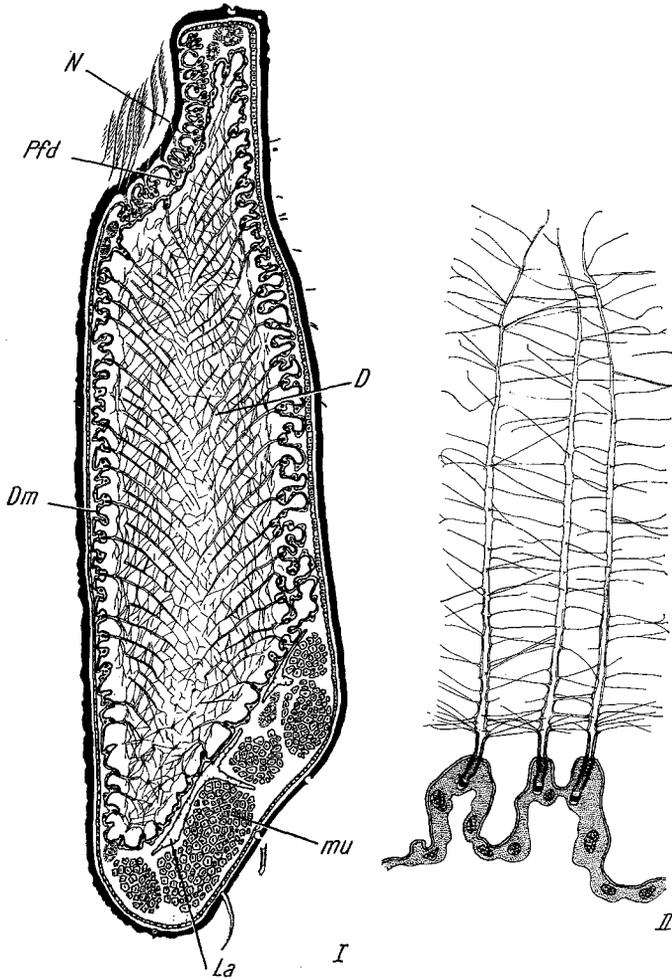


Abb. 9. I Duftstoff-Behälter von *Euglossa cordata*; Querschnitt durch die Schiene in Höhe der Pfanne (bei der Präparation leicht seitlich zusammengedrückt). II drei einzelne Haare des Kapillar-Apparates, im Epithel der Wandmembran wurzelnd (Vergr. 200×). *N* große Pfanne, *Pfd* Pfannen-Drüsen, *D* Lumen des Behälters, *Dm* dessen Membran, *mu* Beinmuskulatur, *La* Blutgefäße (?)

äußerst feines Maschenwerk, das das Rezeptakulum völlig ausfüllt und ihm jene schwammartige Struktur verleiht (Abb. 8 und 9).

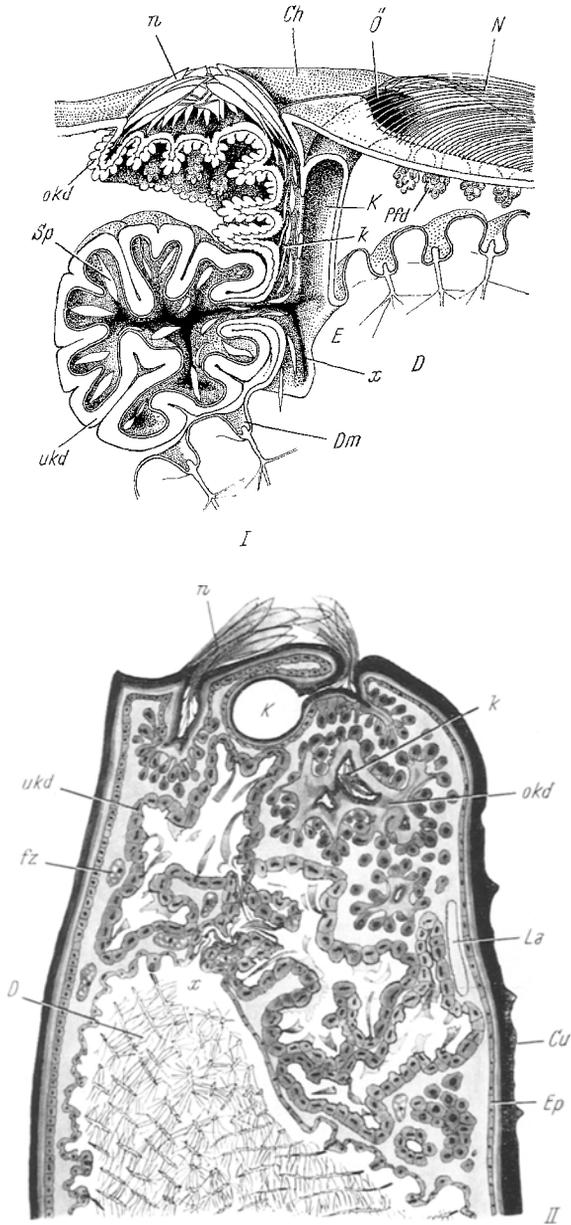


Abb. 10. Bau des Drüsen-Komplexes am Duftstoffbehälter von *Euglossa cordata*. I Schematische Rekonstruktion des Drüsen- und Kanalsystems im Längsschnitt (die Drüsen sind aus Gründen der Übersichtlichkeit stark vereinfacht und — wie auch die Beschuppung — in Wirklichkeit viel umfang-

Die Sektion frischer Schienen hatte mir gezeigt, daß dieses im Leben schmutzig olivgrüne Organ den Duftstoff enthält. Dank seiner Innenstruktur entwickelt es starke Kapillarkräfte und wirkt somit tatsächlich wie ein Schwamm. Der Beutel läßt sich zwar ohne Schaden zusammendrücken — hierdurch kann man ja das Duftöl auspressen — und gewinnt danach wieder elastisch die alte Form zurück. Er ist also stabil genug, um sich im leeren Zustand, anstatt zu kollabieren, mit Luft zu füllen. Es gibt aber keinerlei Muskel, der dazu bestimmt sein könnte, den Beutel im Leben aktiv zu komprimieren. Die Entleerung des Duftstoffes — und daß es zu einer solchen kommt, kann gar nicht bezweifelt werden — muß daher durch ein anderes Prinzip erfolgen.

5. Akzessorische Drüsen des Tibialorgans und ihre vermutliche Funktion. Während die Wand des Rezeptakels, wie gesagt, keine Drüsen enthält, sind solche in der Pfannenregion in drei Komplexen vorhanden. Sie stehen zweifellos in funktionellem Zusammenhang mit dem Duftsammelapparat.

a) Der innere Boden der großen Pfanne ist mit einer Vielzahl kleiner mehrzelliger Drüsenpakete besetzt, die an massiv erscheinenden, aber von feinen Kanälen durchsetzten Chitinzapfen hängen. Die Abführkanäle durchdringen die Cuticula und münden an der Basis der gefiederten Pfannenhaare aus. Dieser Drüsenkomplex hat keine direkte Verbindung mit dem Reservoir (Abb. 8, 9, 10 *I Pfd*).

b) Die zwei anderen, sehr zerklüfteten Drüsenaggregate kommunizieren beide mit der kleinen Pfanne, dem Reservoir und dessen röhrenförmiger Zuleitung auf folgende Weise (Abb. 10 *I, II*):

Von ihrer Mündung am proximalen Ende der großen Pfanne bis hinab zum Beutel führt eine runde, ziemlich glatte und spärlich behaarte Chitinröhre von 90 μ Durchmesser (*K*). Deren Wand ist nun nicht völlig geschlossen, sondern hat von Anfang bis Ende eine \pm weit spaltförmig offenbleibende Längsnaht, die zu einer breiten Längsfalte mit sehr engem, spaltförmigem Lumen führt (*k*). Dieser Spaltkanal wird der ganzen Länge nach noch zusätzlich durch einen dichten Besatz mit spatelförmigen Chitinschuppen verengt. Er mündet außen getrennt von dem röhrenförmigen Ductus, und zwar in Form eines halbmondförmig ver-

reicher; nichtdrüsiges Epithel weggelassen). *II* Obere Hälfte des Tibialorgans, Querschnitt im Bereich der Kanaldrüsen, nach gefärbtem Mikrotomschnitt. *n* Napf mit Chitinspateln, *K* runder Kanal, *k* beschuppeter Spaltkanal, Lumen bzw. dessen Auszweigungen, *okd* obere, *ukd* untere Kanaldrüsen, *Pfd* Pfannendrüsen, *fz* Fettzellen, *La* Blutgefäß (?), *D* Lumen und *Dm* Wandung des Behälters mit Haaren, *x* spaltförmige Mündung des Sammelraumes von *ukd*, *E* Mündung des Kanals *K* im Behälter, *Cu* äußere Cuticula, *Ep* lebende Epidermis, *Sp* Chitinspateln

breiterten Ringspaltes, der zugleich die Peripherie der kleinen Pfanne bildet. Diese Mündung ist unter dem dichten Dach von großen Chitinspateln (*n*) versteckt, die die kleine Pfanne bedecken und somit kontinuierlich in die inneren Kanalschuppen übergehen. (Beide Kanalmündungen sind aber auch außen, ihrer genetischen Einheit entsprechend, noch durch eine geschlossene Naht verbunden, die von der kleinen zur großen Pfanne verläuft.)

Der eine Drüsenkomplex umkleidet nun im Innern der Tibia derart den Spaltkanal, daß diesem von der Mündung bis hinab auf $\frac{3}{4}$ seiner Länge zahlreiche scheinbar massive Chitinzapfen und auch größere Arme mit engem beschupptem Lumen ansitzen, die mit relativ kleinen Drüsenzellen besetzt sind. Aus jedem Zellinnern führen mehrere feinste Chitindröhrchen in die Zapfen, welche anscheinend nichts anderes darstellen als dichte Bündel derartiger Röhrchen, die schließlich in die Spalträume führen (Abb. 10 *okd*).

Der andere Drüsenkomplex mündet spaltförmig teils ins unterste Viertel der Längsfalte, teils direkt ins Reservoir. Hier handelt es sich um ein spärlich tracheen-umsponnenes weitlumig-azinöses System ganz andersartiger Struktur: ein großzelliges Drüsenepithel ohne Spezialkanälchen sitzt einer dünnen Chitinmembran lückenlos auf. Diese umschließt einen hirnförmig zerklüfteten Sammelraum; am distalen Ende jeder einzelnen Zotte sitzt merkwürdigerweise eine große, lanzettförmige, längs in das Lumen hineinragende Chitinschuppe (Abb. 10 *ukd*, *Sp*); zahlreiche weitere finden sich im Haupt-Ausführgang.

Ginge man von der Hypothese einer körpereigenen Duftstoffproduktion aus, so würde man diese natürlich zuerst den Kanaldrüsen zuschreiben, deren Produkt sich dann im Beutel ansammelt. Es ist jedoch schwer vorstellbar, daß ihre geringe Größe, verglichen mit der enormen Kapazität des Beutels von 1—30 mm³, ausreichen sollte, um einen derart voluminösen Behälter mit ihrem Sekret zu füllen.

Was haben die Drüsen wirklich zu bedeuten? Die beiden Pfannen sind ständig mit fettem Öl getränkt. Hierfür dürften zumindest die Hautdrüsen der großen Pfanne und die oberen Kanaldrüsen verantwortlich sein. Vielleicht dient der ganze Komplex akzessorischer Drüsen dazu, dem Duftstoff fettes Öl zuzusetzen. Wie eingangs erwähnt, verdunstet der ausgepreßte Duftstoff mit einem öligen Rückstand. Da die Osmoporsekrete meist frei von fetten Ölen sind, dürfte dieser Bestandteil kaum von Blüten stammen. Wir haben schon früher die Möglichkeit erörtert, daß die Odorantien unter Umständen durch körpereigenen Fettzusatz analog dem Enfleurage-Verfahren der Parfümgewinnung fixiert werden: d. h. der Duftstoff wird durch Lösung in Fett angereichert und stabilisiert, seine Flüchtigkeit herabgesetzt.

Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß von einem der Kanaldrüsen-Aggregate kleine Mengen körpereigenen, spezifischen Duftstoffes dem exogenen Parfüm zugefügt werden.

6. Füllung und Entleerung des Duftbehälters. — Auch über den Mechanismus von Füllung und Entleerung des Beutels können wir vorläufig nur Annahmen machen. Es gelang mir, die Reservoirs getrockneter Euglossinen ganz zu füllen: Setzte ich auf die große Pfanne mittels einer Kapillare tropfenweise eine lipoide Flüssigkeit (Methylbenzoat) auf, so versickerte sie sehr schnell, offensichtlich vom Schwamm des Beutels angesaugt. Eine so rasche Ableitung ist nur über den weitlumigen Kanal denkbar. Möglicherweise entweicht auch die Luft auf diesem Wege. Man darf vermuten, daß auch in vivo der Speichervorgang so abläuft.

Demgegenüber scheint mir die Duftabgabe über die Chitinspatel der kleinen Pfanne (Abb. 10 n) zu erfolgen — analog den Duftschuppen der Schmetterlinge. Durch seinen Schuppenbesatz muß nämlich der zuführende Spaltkanal — inklusive der Drüsenlumina — wie ein Docht wirken, der zwischen Pfanne und Rezeptakel ein kapilläres Kontinuum aufbaut. So kann das Duftöl — durch die akzessorischen Drüsen modifiziert — ohne Zuhilfenahme zusätzlicher Mechanismen und ohne aktive Extrusion von selbst bis zum Emissionsort hochsteigen.

Es handelt sich in dem Tibialorgan also um einen recht ausgefallenen, wenn nicht einmaligen Apparat. Die ♀ Hintertibie der Euglossinen läßt eine entsprechende Anlage auch nicht andeutungsweise erkennen. Sie ist zwar verbreitert, aber wie bei den Hummeln blattförmig als typische Corbicula ausgebildet. Da das Innere des Duftbeutels und seiner Anhangsorgane eine Chitinmembran auskleidet, die obendrein echte Haare trägt, dürfte es sich als ektodermale Einstülpung — etwa analog dem Tracheensystem — ausdifferenzieren. Sehr ungewöhnlich ist dabei, daß die Haare untereinander verwachsen. Die Homologie des Rezeptakels mit dem nichtdrüsigen Reservoir einer versenkten Hautdrüse (vgl. Schema bei WEBER, 1949, Fig. 54 d, S. 61) ist deutlich und legt die Entstehung aus einem solchen nahe.

Wie die Tibia-Strukturen, so ist übrigens auch das zugehörige „Rücklade-Verhalten“ bei ♀♀ und ♂♂ nicht ganz homolog: bekanntlich gelangt der Pollen (bei *Apis* und *Bombus* wenigstens) durch Wechselwirkung der rechten und linken Beine in die Corbiculae. (BELING, 1931; ZANDER-WEISS, 1964, S. 143). Beim Duftstoff-Höseln der Euglossinen-Männchen arbeiten rechte und linke Gliedmaßenreihe dagegen — wie wir sahen — streng für sich.

V. Duftstoffgewinn außerhalb von Blüten

Bevor wir auf die Blütenaktivität der Euglossinen-Männchen zurückkommen, muß auf einen merkwürdigen Umstand hingewiesen werden:

jene beziehen offenbar nicht nur aus Blüten, sondern auch aus anderen Quellen Duftstoffe. Diese Tatsache ist für die Deutung des Duftsammelns überhaupt, seines Ursprungs und für die der Entstehung von „Parfüm-Blumen“ nicht unwesentlich.

1. Duftgewinn aus Holz? — Seitdem über die exogene Herkunft der Duftfracht kein Zweifel besteht, nehme ich an, daß die bei Manaus beobachteten *Euglossa analis*-♂♂ das Holzstück wirklich auf Moderduft ausgebeutet hatten; zum mindesten stammte der Inhalt ihrer Schienenbeutel wenigstens teilweise aus irgendeiner Moderduftquelle. (Denn eine sekundäre Beduftung des Holzstücks durch mitgeführte exogene Aromen ist immerhin denkbar.) War nun das bewußte Holz selbst Objekt des Duftgewinns — woher stammte dann sein eigenartiger Geruch? Es gibt folgende Möglichkeiten:

- a) Primärer Duftstoffgehalt der Holzsorte,
- b) Auf dem Holz abgesetzte Duftspur bestimmter Säugetiere (deutliche Moschuskomponente!),
- c) Geruchsbildung durch saprophytisches Pilzmyzel.

Für c) scheint der Fund großer Hyphen- und Sporenmengen auf den Schienenpfannen einer *Euplusia purpurata* (S. 307) zu sprechen. Das Myzel war fein zerstückelt und daher eindeutig sekundär abgelagert. Außer einzelligen waren reichlich 4zellige Sporen markanter Form vorhanden, deren Zugehörigkeit zu der rindenbewohnenden saprophytischen Pilzgattung *Coryneum* (Melanconiaceae) sehr wahrscheinlich ist. Die beigemischten Steinzellen zeugen ebenfalls davon, daß auch dieses Individuum Rinde bearbeitet hatte.

Gegen die Annahme einer Ausbeutung auch feinst verteilter Duftspuren bestehen keine grundsätzlichen Bedenken. Die immer leicht ölgetränkten Tarsalquasten können zur Absorption selbst minimaler Mengen taugen. Die faserige Oberfläche des Holzes ließ vermuten, daß die Bienen es mit ihren Vorderkrallen dabei aufkratzen.

Scharren auf Holz habe ich anderwärts tatsächlich gesehen. Anfang Dezember traf ich in demselben Waldgebiet drei ♂♂ von *Eulaema Meriana* (zwei davon erbeutete ich später; sie hatten geringe Mengen der gleichen mentholoiden Duftfracht wie bei allen anderen bei Manaus gefangenen Artgenossen) bei der Beschäftigung an, ein 50 cm horizontal über dem Boden stehendes, etwa 5 mm dickes totes Zweiglein mit den Vorderbeinen abzuschaben. Die Bienen arbeiteten einzeln, einmal zu zweit, und die 3 Stück erschienen nach einigen weiten Flugschleifen innerhalb einer halben Stunde wiederholt an demselben Ästchen. Die dünne Rinde war auf etwa 5 cm Länge bis auf das weißliche Holz abgeschülft — jedoch: ich konnte hier nicht den geringsten Duft verspüren. Hat das Holzscharren etwa noch eine andere Bewandnis?

DUCKE (1902, S. 417) bezeugt, *Eulaema polyzona* MOCSÁRY-♂♂ in Pará „... öfters an faulem Holze ... schwärmend“ angetroffen zu haben.

Dr. DODSON hat in Peru an Holz scharrende Eulaemen gesehen. Nach seinen mündlichen Angaben handelte es sich in einem Fall um Bretter, die mit einer starkkriechenden Flüssigkeit künstlich imprägniert worden waren!

2. Duftgewinn aus Harz. Auf genau den gleichen Moder/Moschus-Geruch, der bei *Euglossa analis* gefunden wurde, sind auch die Männchen von *Eulaema nigrita* LEPELETIER erpicht. Diese fast rein schwarz-samtene, hummelgroße, bis Sta. Catarina verbreitete Art beobachtete ich im Bergwald des Itatiaia (Serra da Mantiqueira, Staat Rio de Janeiro). Einige dort Anfang März gefangene Individuen transportierten identischen Beintaschen-Duftstoff, der, obwohl gering an Menge, von solcher Erziebigkeit war, daß er den getrockneten Insekten noch heute deutlich anhaftet. Auch hier gelang es nicht, die Herkunft des Geruchs herauszufinden. Seiner langen Haltbarkeit nach zu urteilen, ist es jedenfalls kein Terpen, sondern wahrscheinlich ein Steroidkörper.

Es sei gleich angefügt, daß andere Individuen derselben Art in derselben Gegend und zur gleichen Zeit völlig verschieden riechende Duftfrachten hatten, nämlich zwei Sorten: Coniferenduft und Kümmel-Menthol-Geruch. In diesen beiden Fällen war ich Zeuge der Duftgewinnung. Während das letztgenannte Parfüm von Blüten stammte (wir kommen unten darauf zurück), wurde der Terpentinauft tatsächlich aus Harz gewonnen. Im Bereich des Itatiaia-Nationalparks wachsen einzeln alte Bestände einer Cupressoidee, die ich als *Chamaecyparis nutkaënsis* SPACH bestimmte. Sie wurde vor etwa 70 Jahren dorthin importiert und angepflanzt, z. B. bei Maromba in etwa 1000 m und bei Macieiras in 1850 m Höhe. Am 23. Februar und den folgenden Tagen beschäftigten sich in den Regenspauzen mehrere *Eulaema nigrita*-♂♂ mit frischeren Harzausflüssen eines bestimmten *Chamaecyparis*-Baumes in Brusthöhe. Sie rieben das oberflächlich erhärtete Harz in der an Blüten üblichen Weise mit den Tarsalbürsten ab. Man konnte sie zu verschiedenen Tagesstunden antreffen; periodisch verschwanden sie und kehrten in längeren oder kürzeren Abständen zurück. Diese bei Maromba gefangenen Stücke bargen Terpentinauft; die sehr geringe Menge ließ allerdings auf äußerste Unergiebigkeit der Duftquelle schließen, die dessenungeachtet eine ständige Anziehungskraft ausübte. In Macieiras wurde ich am 2. März zuerst durch lautes Brummen auf die Eulaemen aufmerksam. 3—4 Individuen waren hier an verschiedenen Stellen 3—5 m hoch am Stamm eines *Chamaecyparis*-Baumes tätig. Aus der Distanz war nichts Genaues auszumachen. Dies war mittags gegen 14^h; als ich um 17.30^h wieder vorbeikam, umkreisten die Insekten noch immer den Stamm.

Terpengewinn aus frischem, duftendem Harz ist vielleicht möglich, wenn winzige Tropfen ätherischen Öls durch die Erstarrungskruste dringen. Ein Aufkratzen der Kruste erfolgte jedenfalls nicht.

Dieser Befund ist auch deshalb bemerkenswert, weil er zeigt, daß die Bienen Duftquellen in Gebrauch zu nehmen verstehen, die ihrer angestammten Umwelt ursprünglich fehlen. Allerdings kommen am Itatiaia die Coniferen *Araucaria angustifolia* O. Ktze. und *Podocarpus Lambertii* Klotzsch spontan vor.

Mit dem Harzsammeln der Euglossinen-Weibchen (s. S. 357) zu Nestbau-Zwecken hat diese Tätigkeit der ♂♂ wohl mit Sicherheit nichts zu tun.

3. Zur Heterogenität der Duftstoffquellen. — Aus den angeführten Beobachtungen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

a) Die Euglossinen suchen Parfümquellen auch außerhalb von Blumen und beuten sie auf gleiche Weise aus. Es läßt sich fragen, ob das Duftsammeln nicht primär eine breite Grundlage in allen möglichen organischen Duftquellen habe und a priori nicht mit einer den Nahrungsflügen vergleichbaren Spezialisierung auf Blüten verbunden sei. Der Sammeltrieb kann erst sekundär die Entstehung besonderer „Parfüm-Blumen“ veranlaßt haben, die sich die duftgierigen Hymenopteren als äußerst zuverlässige Bestäuber dienstbar machten: mit einem überoptimalen Duftstoff-Angebot treten sie gegenüber Duftquellen, die den Männchen normalerweise zu Gebote stehen, in erfolgreiche Konkurrenz. So gesehen, wäre die Möglichkeit des Gewinns von Blütenduftstoffen eine Ausnahmesituation. In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, daß die ♂♂ der beiden (bei den Euglossinen) parasitierenden Euglossinen-Gattungen¹ *Exaerete* und *Aglaë* bisher noch niemals auf Blüten (jedoch auch sonst nicht) duftstoffsammelnd angetroffen worden sind, obwohl sie offensichtlich wohlentwickelte Tarsalquasten und Tibialorgane besitzen.

b) Die von Euglossinen bevorzugten Geruchsstoffe gehören einem breiten Spektrum von Duftsorten an. In ihm herrschen jedoch Qualitäten vor, die vom aromatischen bis zum „animalischen“ Typ reichen. Selbst ein und dieselbe Art sammelt ganz unterschiedliche Aromen. Einige Exemplare von *Eulaema nigrita* trugen Mischdüfte: Menthol- und Modergeruch zugleich. Entsprechendes zeigte auch *Euglossa analis*. Sogar ein Individuum kann also je nach Angebot einmal diesen, einmal jenen Duftstoff aufnehmen. Die Sicherheit, mit der sie neue Quellen spontan finden, und die Beharrlichkeit, mit der sie selbst an unergiebigem Fundorten danach suchen, legen eine lebenswichtige Bedeutung dieses Verhaltens nahe.

¹ Beide Genera dieser Kuckucksbienen sind einwandfrei als Euglossinen erkannt (Subtribus Exaeretini, vgl. Moure 1950, 1964); früher wurden sie, wie von mir l. c. angegeben, fälschlich zu den Nomadinen gestellt.

VI. Charakteristik und Verbreitung der „Parfüm-Blumen“ in der neotropischen Orchideen-Flora

1. „Parfümblumen“ als eigener Bestäubungstyp. Wenn es als gesichert gelten kann, daß die männlichen Prachtbienen in den von ihnen nicht ernährungsbedingt angeflogenen Blumen tatsächlich Duftstoff suchen, muß die ökologische Natur solcher Blumen neu definiert, und kann die Frage nach ihrer Verbreitung neu gestellt werden. Das eigentlich botanische Interesse liegt in dem Umstand, daß es sich hierin nicht um beliebige, heterogene Blütentypen handelt, sondern um eine eigene, hierauf spezialisierte Blumenklasse, die kurz „Parfüm-Blume“ genannt sei. Ihr Wesen besteht in völligem Schwund von Nektarien oder von Nektarsekretion, an deren Stelle die Darbietung aromatischer Geruchsstoffe in meist fluider Form tritt. Sie sind darüber hinaus so beschaffen, daß sie auf keine anderen Insekten denn Euglossinen-Männchen Anziehungskraft ausüben. Als exemplarisch habe ich bisher die beiden unter sich nicht eng verwandten Subtribus *Catasetinae* und *Stanhopeinae* (= *Gongorinae*) behandelt (VOGEL, 1963a, b) und auch hier schon mehrfach erwähnt (Gattungen *Catasetum*, *Cycnoches*; *Stanhopea*, *Gongora* und *Coryanthes*). Es sind das bekanntlich jene Orchidaceen, deren besonders stark entwickelte Duftdrüsen man bisher für Futtergewebe gehalten hatte. Der Nachweis des nicht-nutritiven Prinzips dieser Orchideenblüten und die Tatsache ihres ausschließlichen Männchen-Besuchs hatte mich zunächst dazu geführt, sie als „gamokinetische Täuschblume“ im Sinne von *Ophrys* zu mißdeuten. Es wird unten erläutert, weshalb wir nach wie vor an der Annahme festhalten müssen, daß diese Blumentätigkeit der Euglossinen-♂♂ ein Element ihres Balzverhaltens ist; die Verhältnisse scheinen freilich komplizierter zu sein, als zunächst vermutet.

Schon die recht große Mannigfaltigkeit der Düfte bzw. die sehr komplexen Duftgemische (vgl. VOGEL, 1963a, S. 705) jener Orchideengruppen hatten in gewissem Widerspruch gestanden zu der Theorie, daß diese Stoffe als Sexualpheromone wirken sollten. Es sind auch mehrere Beispiele sehr different duftender Blüten bekannt, die von derselben Spezies besucht werden. Von der Erkenntnis des Duftsammelns aus gesehen, beginnt diese Breite des Geruchsspektrums nun verständlicher zu werden; da sich eben zeigte, daß selbst ein und dasselbe Bienenmännchen für ganz heterogene Duftstoffe zu haben ist. Außerdem wird durch diese Variationsbreite des Duftes der Kreis theoretisch möglicher „Parfüm-Blumen“ erheblich erweitert.

Tatsächlich ist die Frage, ob auch außerhalb der genannten Subtribus starkduftende Blüten ohne Nektar von *Euglossa*-♂♂ bestäubt werden, positiv zu beantworten. In neuerer Zeit haben DODSON und DRESSLER

(DODSON, 1965) nicht nur auch bei der Catasetinengattung *Mormodes* und weiteren Stanhopeinen-Genera, sondern bei Angehörigen von 5 anderen Subtribus den Besuch „bürstender“ Prachtbienen-♂♂ beobachtet, wobei wir also ausdrücklich von *Sobralia*, *Bletia*, *Aspasia*, *Rodriguezia*, *Cattleya*, *Maxillaria* und *Trichocentrum* absehen, an deren Blüten, ebenfalls von den genannten Beobachtern, der Besuch beider Geschlechter der Euglossinen zu Nahrungszwecken gesehen worden ist¹.

Wenn etwa bei den intensiv duftenden *Lycaste*-Arten Euglossinen-♂♂ anfliegen, so gibt es für sie in den nektarlosen Kronen kaum eine andere Möglichkeit als die des Duftstoffsammelns. Die sonst vorhandene Alternative der Pollenausbeutung fällt sowohl von seiten der Pflanze, deren Pollinien dazu ungeeignet sind, als auch von seiten der Bienen weg, da Männchen niemals Pollen eintragen. Betrachtet man zur richtigen Zeit die Labellum-Basis, z. B. von *Lycaste aromatica*, *L. Skinneri* oder *L. macrophylla* bei 80facher Vergrößerung im Auflicht, so findet man wirklich feine Duftstofftröpfchen wie bei den Catasetinen, allerdings viel spärlicher als dort. Ein osmogenes Epithel läßt sich ebenfalls nachweisen, wengleich es strukturell weniger hervortritt wie dort. Von der Absonderlichkeit vieler Catasetinen- und Gongorinenblüten hat *Lycaste* nichts; sie ist normal blumenhaft gefärbt und gestaltet.

Das hier Gesagte gilt auch für die meisten anderen der neugefundenen Euglossinen-Blumen.

Die beiden Kriterien: osmogenes Gewebe, d. h. Osmophoren und Nektarlosigkeit genügen allein nicht zur Definition einer „Parfüm-Blume“. Nektarlosigkeit ist in der neotropischen Orchideen-Flora auffallend weit verbreitet; vielleicht die Mehrzahl produziert keinen Saft. Die Gründe dieses auch bei südasiatischen Orchidaceen häufigen Phänomens sind noch so gut wie unbekannt. Mit Sicherheit lassen sich die vielen nektarlosen zum Teil auch mit Osmophoren ausgestatteten Pleurothallidinen ausscheiden, da es sich bei ihnen größtenteils um übelriechende myophile Täuschblumen handelt. Auch die Nektarlosigkeit fast aller Maxillariinen (einige Maxillarien bieten statt Nektar bekanntlich Pollen-Imitationen und ähnliches) und Oncidiinen sowie die bei Epidendrinen vorkommende Nektarien-Verödung stehen wohl nur in Einzelfällen in Zusammenhang mit einer Adaptation an Euglossinen-Männchen. Soweit Beobachtungen über sie vorliegen, weisen diese auf echte Täuschblumen hin, die andere Hymenopterengruppen zu Bestäubern haben. Ein gewürzartig-aromatischer Geruch ist bei ihnen selten.

2. Die Zygopetalinen, Huntleyinen und Lycastinen als Parfümblumen und die Bedeutung ihres Kallus. Es bleiben im wesentlichen diese drei unter sich eng verwandten Subtribus übrig. Auf sie fallen nahezu alle übrigen bisher gemeldeten Euglossinen-♂♂-Besuche, und mit einer Ausnahme (*Xylobium*) sind bei ihnen auch bisher keine

¹ Hierzu wurde von mir 1963b, S. 319 irrtümlich die nektarlose *Pescatorea* gezählt (s. Tabelle 1, S. 333).

anderen Bestäuber bekanntgeworden als Prachtbienen. Soweit mir bei hierher gehörigen Arten Stichproben möglich waren, fand ich fast stets \pm starken aromatisch-gewürzhaften Geruch (Zimt, Muskat, Gewürznelke, Anis usw.) kombiniert mit Abscheidung liquiden Duftsekrets und Fehlen jeglichen Nektars oder Saffhalters¹. Die genannten Subtribus zeichnen sich außerdem fast allgemein durch einen stark entwickelten Lippenkallus aus. Das Fehlen von Nektar veranlaßte DARWIN (1877, S. 232), in derartigen Höckern, an denen viel herumgerätselt worden ist, Futtergewebe zu sehen, und noch PORSCH (1955) folgte dieser Ansicht. Sie ist jedoch, worauf auch DODSON (1965, S. 73) mit Recht hinweist, nie durch Beobachtungen bestätigt worden. Ohne Zweifel kommen derartige Effigurationen bei nektarführenden Orchideen viel seltener vor. Bei den „trockenen“ Oncidiinen-Blüten bereits wohlentwickelt, erreichen sie hier ihre voluminöseste Ausprägung, meist in Form längsgefurchter oder gefächerter Wülste, so besonders bei *Pescatorea*, *Huntleya*, *Bollea*, *Zygopetalum* (Abb. 11). Die Häufigkeit derartiger Schwielen bei nektarlosen Blüten wenigstens der drei genannten Subtribus dürfte darin begründet sein, daß diese Wucherungen als duftstoffabgebende Organe vikariierend an Stelle von Nährsaft getreten sind. Bei den Gattungen *Warszeviczella*, *Cochleanthes*, *Zygopetalum* und *Stenia* habe ich Duftstoff-Abscheidung allein auf dem Kallus gefunden, der sich stets durch glatte, speckige Oberfläche von dem papillösen Rest-Labellum und den anderen Tepalen unterscheidet. Wenn sie auch innen parenchymatisch und nur peripher von osmogenem Epithel bekleidet

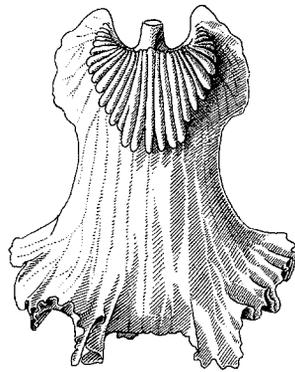


Abb. 11. *Zygopetalum Makayi* HOOK. Labellum mit fächerförmigem Kallus

¹ Einige interessante Ausnahmefälle bestätigen die Regel: in den Gattungen *Batemannia* (*B. Colleyi* LINDL.) und *Cochleanthes* (*C. marginata* [ROHB. fil]. R. SCHULT.-GARAY) sowie *Warszeviczella* kommt es zum Wiederauftreten von Saftdarbietung, aber — anscheinend gemäß dem DOLLOschen Gesetz — nicht in Form eines üblichen Labellum-Nektariums, sondern von spornartiger Ausbildung der seitlichen Sepalen. In diesen finden sich bei *Batemannia* Nektar, bei den anderen Gattungen zuckerhaltige Trichomdecken. Als Parallellfall sei *Oncidium ornithorrhynchum* H. B. K. genannt, soweit bekannt, einzige Art einer notorisch nektarlosen Gattung, die zur Darbietung von Futterstoff in Form fetten Öls in Seitenöhrchen des Labellums zurückgekehrt ist (nicht von Nektar, wie zunächst — VOGEL, 1963a, S. 723, Fußnote — angenommen). — Ob der bei einigen *Bifrenaria*-Arten (*Lycastinae*) vorkommende Mentum-Sporn Nektar enthält, ist mir nicht bekannt.

sind, so kann man die Schwielen daher doch im weiteren Sinn als Osmophoren betrachten. Ihre fächerartig-rinnige Skulptur entspricht übrigens aufs vollkommenste der Bewegungsform duftstoffsammelnder Euglossinen. Als Angelpunkt, auf den sich das Interesse der Besucher konzentriert, stehen die Kallus-Schwielen denn auch stets so, daß die Klebscheibe des Rostellums den Körper des ausbeutenden Insekts an definierter Stelle berührt.

In beigefügter Tabelle I sind die nachgewiesenen oder vermuteten Parfüm-Blumen unter den Orchideen mitsamt den verfügbaren Daten über Nektarverhältnisse, Kallusbildung, Duft und Duftstoff-Abscheidung zusammengestellt.

In Anbetracht des mehr programmatischen Zwecks begnügt sich diese Übersicht mit Angabe der (wahrscheinlich in sich einheitlichen) Gattungen,

Tabelle I. Übersicht über die neotropischen Orchidaceen-Genera, in denen nektarlose, duftstoff-darbietende Blumen nachgewiesen oder zu erwarten sind

Subtribus und Gattung	Bestäubung durch ♂-Euglossinen nachgewiesen	Blüten nachweislich ohne Nektar und ohne Safthalter	Labellum trägt Höcker oder Kallus	Starker aromatischer Duft bekannt	Sekretion flüssigen Duftstoffes nachgewiesen
1. Catasetinae					
<i>Catasetum</i>	+	+	+	+	+
<i>Mormodes</i>	+	+	—	+	
<i>Cynoches</i>	+	+	+	+	+
2. Gongorinae					
<i>Gongora</i>	+	+	+	+	+
<i>Cirrhaea</i>	+	+	+	+	+
<i>Coryanthes</i>	+	+	+	+	+
<i>Stanhopea</i>	+	+	+	+	+
<i>Acineta</i>	+	+	+	+	
<i>Kegeliella</i>	+	+	+		
<i>Peristeria</i>	+	+	+	+	
<i>Sevekingia</i>	+	+	+		
<i>Trevoria</i>			+		
<i>Houlletia</i>		+	+	+	
<i>Lycomormium</i>			+		
<i>Paphinia</i>			+		
<i>Schlimia</i>			+	+	
<i>Lacaena</i>			+		
<i>Eriopsis</i>			+		
<i>Polycycnis</i>		+	+	+	
<i>Lueddemannia</i>			+		
<i>Kegelia</i>			+		
<i>Coeliopsis</i>			—	+	
<i>Neomooria</i>					

(Fortsetzung der Tabelle 1)

Subtribus und Gattung	Bestäubung durch ♂-Euglossinen nachgewiesen	Blüten nachweislich ohne Nektar und ohne Saffhalter	Labellum trägt Höcker oder Kallus	Starker aromatischer Duft bekannt	Sekretion flüssigen Duftstoffes nachgewiesen
3. Oncidiinae					
<i>Notylia</i>	+	+	+		
<i>Lockhartia</i>	+	+	+		
<i>Trichopilia</i>	+		+	+	
4. Lycastinae					
<i>Bifrenaria</i> ²	+		+	+	
<i>Lindleyella</i>			+		
(<i>Xylobium</i>) ¹		+	+	+	
<i>Lycaste</i>	+	+	+	+	+
<i>Anguloa</i> ³		+	+	+	
<i>Batemannia</i> ^{4, 2}	?	—	+	+	—
<i>Stenocoryne</i>		—	+	—	—
5. Zygopetalinae					
<i>Zygopetalum</i>	+	+	+	+	+
<i>Colax</i>		+	+	+	
<i>Aganisia</i>			+	+	
<i>Acacallis</i>		+	+	+	
<i>Paradisianthus</i>			+		
<i>Koellensteinia</i>			+		
<i>Menadenium</i>			+		
<i>Galeottia</i>		+	+	+	+
<i>Warreella</i>			+		
<i>Chaubardia</i>			+		
6. Huntleyinae					
<i>Pescatorea</i>	+	+	+	+	
<i>Bollea</i>		+	+		
<i>Huntleya</i>	+	+	+		
<i>Promenaea</i>		+	+	+	
<i>Kefersteinia</i>	+	+	+	+	—
<i>Chondrorhyncha</i>	+		+		
<i>Cheiradenia</i>			+		
<i>Warszewiczella</i> ²		+	+	+	+
<i>Cochleanthes</i> ²	+	+	+	+	+
<i>Stenia</i>		+	+	+	+
7. Cyrtopodiinae					
<i>Cyrtopodium</i>	+	+	+		
<i>Warrea</i>		+	+		

— = negativer Nachweis; Lücke: Verhältnisse unbekannt; ¹ als Bestäuber *Trigona* nachgewiesen; ² vgl. Fußnote S. 331; ³ von LOEW (1892, in KNUTH, 1904) wahrscheinlich irrtümlich als nektarsezernierend angegeben; ⁴ Bestäuber von mir in Columbien beobachtet, aber nicht mit Sicherheit als Euglossine erkannt.

auch wenn die einschlägigen Quellen nur über eine oder wenige Arten Auskunft geben. Auch ist auf das Zitat der Einzelnachweise verzichtet; Blütenbesuch durch Euglossinen wurden größtenteils von DODSON, FRYMIRE und DRESSLER beobachtet; die sonstigen Daten wurden aus DARWIN (1877), LINDEN (1885—1901), SCHLECHTER (1927), DUNSTERVILLE and GARAY (1959) und PAREYS Blumengärtnerei (1960, S. 569, Band II) sowie eigenen Notizen entnommen.

Neben den vollständig aufgeführten Subtribus 1, 2, 4, 5 und 6 findet man auch einige Genera der (sonst blütenbiologisch andersartigen) Oncidiinen (Nr. 3) und Cyrtopodiinen (Nr. 7) in der Liste, für die ebenfalls Prachtbienen-♂-Nachweise der obengenannten Autoren vorliegen. Während diese Gattungen vom Erscheinungsbild der übrigen nicht wesentlich abweichen, fällt *Notylia* durch ihre Kleinblütigkeit auf. Die dichtstehenden Blüten werden von den über die Ähre hinwegkriechenden Bienen der Reihe nach abgewischt, wobei Pollination erfolgt. Die mehrfachen Beobachtungen DODSONS (1965, S. 118) werden auch durch den Fund eines *Notylia*-Pollinariums in der Pflanze des Tibialorgans eines von mir in Columbien gefangenen ♂ von *Eulaema mocsáryi* FRIESE bestätigt.

Da die Zygopetalinen, Lycastinen und Huntleyinen in ihren entscheidenden Blütenmerkmalen große Einheitlichkeit zeigen, erscheint die Voraussage nicht zu gewagt, daß sich diese Sippen bei weiterer Erforschung größtenteils als nektarfreie, duftstoffführende Euglossinenblumen erweisen werden. Eingeschlossen die Catasetinen und die — ebenfalls zum Teil noch ungenügend bekannten — Gongorinen, bilden diese Orchideen mit nahezu 500 Arten ein umfangreiches, charakteristisches, rein neotropisches Element, das wahrscheinlich en bloc in enger Korrelation zu den duftstoffhöselnden Prachtbienen entstanden ist.

VII. *Gloxinia perennis*, eine Gesneriacee mit Parfüm-Blumen

1. Ein isolierter Fall unter den Dicotylen. — Daß Blütenanpassung an duftstoffsuchende Euglossinen auch außerhalb der Orchidaceen vorkommt, lehrte schon das oben beschriebene Beispiel von *Spathiphyllum cannaefolium*. Ferner haben DUCKE (1902, S. 326), DODSON (1961a, S. 10) und neuerdings auch BENNETT (3 *Eulaema*-Arten auf Trinidad, 1965, S. 82) an *Anthurium*-Infloreszenzen nur männliche Prachtbienen beobachtet. Daher gehören sicherlich auch Arten dieser Araceengattung zu den Parfüm-Blumen. DODSON gibt außerdem den Besuch „bürstender“ Euglossinen-♂♂ an Blüten gewisser nicht näher genannter Myrtaceen und Leguminosen an (1965, S. 15). Diesen ersten Hinweisen auf das Vorhandensein unseres Blumentyps auch bei Dicotylen sei hier ein lehrreiches Beispiel hinzugefügt: die Gesneriacee *Gloxinia perennis* (L.) FRITSCH (= *G. maculata* L'HERIT.).

Das Genus *Gloxinia*¹, nach FRITSCH (1895, S. 174) mit etwa 7 Arten von Mexiko bis Brasilien und Peru verbreitet, bildet mit der nächstverwandten *Achimenes* und fünf weiteren Gattungen die rein neotropische Tribus Gloxinieae. *G. perennis* (Heimat: Brasilien, Peru, Columbien) wird in europäischen Warmhäusern und als Gartenpflanze auch im heißen Amerika kultiviert. Es ist eine perennierende, etwa 50 cm hohe Schattenpflanze mit traubigen Infloreszenzen. Die hellvioletten, 3,5 cm langen und am Saum zirka 3 cm breiten, weitglockigen Blüten stehen einzeln in den Achseln schuppenförmiger Brakteen. Die 4 miteinander verklebten Staubbeutel sind unter dem Dach der Blütenröhre so angeordnet, daß sie nototrib ausstäuben. In der ♀ Phase — es herrscht Proterandrie — schrumpfen die Filamente, und die reife Narbe tritt an die Stelle der Antheren. Die 2(—4 ?)-tägige Anthese endet mit dem Abfallen der Corolle. Höchstens 2 Blüten sind jeweils offen.

Schon bevor ich die Pflanze im Freiland in Brasilien zu sehen bekam, hatte ich auf ihre „Euglossa-Blütigkeit“ anhand von Pflanzen des Mainzer Bot. Gartens geschlossen. Den Ausschlag hatten 3 Merkmale gegeben: a) die Blüte duftet stark aromatisch wie gewisse Catasetinen, b) sie besitzt ein den Duftstoff flüssig abscheidendes Osmophor bei gleichzeitig c) gänzlichem Schwund des Nektariums.

Was den Duft betrifft, so ist er um so auffallender, als es sich bei den Gesneriaceen um eine sonst ganz geruchsarme Familie handelt. Wie bei den Orchideen ist dieser ausgefallene Duft von *Gloxinia* kein typischer Blütenduft. Von DECAISNE (zit. nach PORSCH 1955, S. 122) wird *G. maculata* charakterisiert als „cum odore gravi nec verum ingrato“. Ich empfinde ihn, übereinstimmend mit den Angaben in PAREYS Blumen-gärtnerei (1960, S. 569) als Kümmel-Menthol-Geruch, wie ihn auch viele Cataseten haben. Ja, es liegt, wie die Chromatographie erweist, zum Teil Identität vor (s. S. 343). Schon CRÜGER (1865, S. 129), der Erstbeobachter der Euglossinen, wies auf die Übereinstimmung des Duftes einiger Gongorinen und von *Catasetum* mit dem von *Gloxinia* hin, ein Vergleich, auf den PORSCH (1955, S. 121) zurückkommt, ohne jedoch diese Analogie biologisch zu begründen.

2. Bau des Osmophors. — Die Duftquelle ist ein etwa 70 mm² großer Drüsenfleck von dunkelroter Farbe; er kleidet die Innenseite einer breiten, seichten Aussackung der unteren basalen Corollwand aus (Abb. 12 a). Gegenüber der sammetartigen (in Umgebung der Antheren drüsenhaarigen) übrigen Tubus-Innenwand ist die osmophore Oberfläche kahl, speckig glänzend und glatt. Man könnte sie leicht für ein Nektarium halten. Bei starker Vergrößerung erkennt man darauf, in regelmäßigen Abständen von ungefähr 0,85 mm verteilt, zahlreiche zirka 0,65 mm große Tröpfchen des Sekretes, eines lipophilen, nicht fluoreszierenden Terpe-

¹ Die in der Gärtnerei fälschlich „Gloxinie“ genannte Gesneriacee ist nicht die in Rede stehende, sondern *Sinningia speciosa*. Trotz gewisser Ähnlichkeit mit jener in der Blütenform haben die Sinningien Nektarblumen klassisch-entomophiler Prägung.

noids. Dieses scheint nicht stark flüchtig zu sein, da man auch noch in frisch abgefallenen Kronen Tröpfchen und Duft findet.

Das Duftorgan gliedert sich wie viele andere Osmophoren histologisch in eine epidermale Emissions-Schicht und in eine Speicherzone (Abb. 13). Das

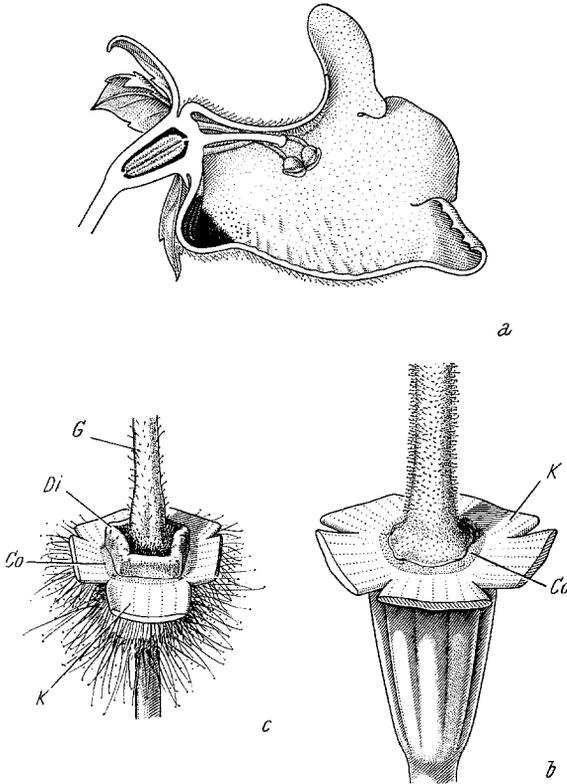


Abb. 12. *Gloxinia perennis*. *a* Blüte im Längsschnitt, mit Osmophor (dunkel) in der abaxialen Aussackung. *b* und *c* Vergleich der Blütenbasis von *Gloxinia perennis* (*b*) und *Achimenes grandiflora* (*c*). Corolle abgefallen, Kelchzipfel abgeschnitten. Der bei *Achimenes* stark entwickelte Discus *Di* fehlt bei *Gloxinia* vollkommen. *G* Griffel, *Co* Narben der Corolle, *K* Kelch

Emissions-Epithel bilden hexagonale Säulenzellen, die fünfmal höher sind als breit ($120 \times 700 \mu$)¹. Darunter liegen, die Hälfte des Blattquerschnitts einnehmend, etwa 8 Schichten Speicherzellen, die in der subepidermalen Lage schwach palisadenartig gestreckt, im übrigen rundlich sind. Wie zu

¹ Angaben für Material aus Brasilien. Das Osmophor der in Mainz gezogenen Gloxinien hat nur $100 \times 460 \mu$ große Säulenzellen und etwa die halbe Zahl von Speicherzellschichten, die nur $\frac{1}{3}$ des Gesamtquerschnitts beanspruchen.

erwarten, enthält das gesamte Drüsengewebe zu Beginn der Aktivität Stärke, und zwar in einfachen, runden, zirka $40\ \mu$ großen Körnern; diese füllen die Speicherzellen gänzlich, die Epithelzellen etwa in der unteren Hälfte aus¹. Der Stärkevorrat verschwindet auch hier während der 2tägigen Sekretion bis auf geringe, stark korrodierte Reste, wird also fraglos in die Duftstoffsynthese einbezogen (vgl. VOGEL, 1961, 1963a). Die Säulenzellen zeichnen sich auch durch eine dunkelrote, anthozyanhaltige Vakuole und einen zirka $34\ \mu$ großen (auffallend heterochromatinarmen und kaum vergrößerten) Drüsenkern mit 1 Nucleolus aus. Vermutlich haben sie Duftsynthese- und Ausscheidungsfunktion zugleich. Das Drüsengewebe ist gegenüber anderen

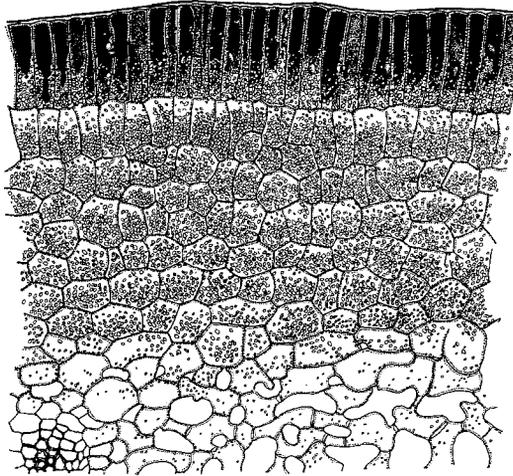


Abb. 13. *Gloxinia perennis*. Längsschnitt durch das Drüsengewebe des Osmophors zu Beginn der Duftemission. Oben anthocyanhaltiges Säulenepithel, in der Mitte Stärke-Speicherschicht, unten Schwammparenchym

Osmophoren relativ plasmaarm. Es ermangelt auch — vermutlich wegen seiner Kleinheit und Kurzlebigkeit — besonderer Innervation und Durchlüftungsstrukturen. Die der Unterseite zugewandte Hälfte des Blattquerschnitts besteht aus stärkelosem Schwammgewebe, das in den nichtdrüsigen Coroll-Regionen das gesamte Mesophyll einnimmt. Die obere Epidermis bildet dort $200\ \mu$ hohe Papillen aus und ist Träger der hellviolettten Blütenfarbe.

3. Reduktion des Nektariums. — Obwohl in den Diagnosen von einem „ringförmigen Discus“ bzw. einem „5-drüsigen Fruchtknoten“ die Rede ist (FRITSCH, l. c.; ENDLICHER, 1836, S. 722; MOORE, 1957, S. 142), habe ich niemals mehr als ganz geringfügige, behaarte Erhebungen in Fünffzahl an der Griffelbasis erkennen können. Da sie nichtdrüsig und gänzlich funktionslos sind, unterliegt es keinem Zweifel, daß es bei *Gloxinia*

¹ Der Reichtum des Osmophors an Nährstoffen zieht im Gewächshaus (wie auch die *Catasetum*-Osmophoren!) häufig Schnecken und Asseln an, die das Drüsengewebe akkurat aus der Blüte herausnagen.



Abb. 14/a—h

*perennis*¹ zu einer totalen Rückbildung der Nektarsekretion gekommen ist. Das macht auch ein Vergleich mit *Achimenes* deutlich, welche, obwohl nächstverwandt, osmophorlose, nektarhaltige Vogel- und Falterblumen mit wohlentwickeltem Discus hat (Abb. 12 b, c). Die nahe Nachbarschaft von Nektarblumen, die bei den mehr isolierten Euglossinen-Orchideen zu fehlen scheint, hat phylogenetisches Interesse; ist doch hier eine „Parfüm-Blume“ offenkundig jüngeren Alters und aus klassisch-entomophilen Sippen hervorgegangen.

Nektarschwund war dabei kompensativ gekoppelt mit der Entstehung eines Osmophors, und zwar muß diese de novo erfolgt sein, denn verwandte Strukturen, selbst Duftbildung, scheinen der näheren Verwandtschaft von *Gloxinia* vollkommen zu fehlen.

Einige Ähnlichkeit mit *Gloxinia* haben die völlig discuslosen Corollen der (gleichfalls tropisch-amerikanischen) Gattung *Monopyle* (Tribus Bellonieae). Es wäre daher von Interesse, ihr blütenbiologisches Verhalten nachzuprüfen. An trockenen Blüten dreier in Columbien gesammelter Arten ließ sich jedoch keine osmophorähnliche Aussackung nachweisen.

4. Nachweis der Pollination. — Auf meine Anregung hin hat Dr. DRESSLER freundlicherweise im Winter 1964/65 in Panamá auf den Insektenbesuch bei *Gloxinia perennis* geachtet. Seine mündlichen Angaben bestätigen unsere Erwartung. Die Besucher eines in Summit Gardens (Canal Zone) angetroffenen Beetes waren tatsächlich Euglossinen, und zwar ♂♂ von *Eulaema Meriana*. DRESSLER konnte sehen, daß die dufthaltige Aussackung der Blüte von den Tieren auf genau gleiche Art gebürstet wird wie bei Orchideen. Ein gelber Pollenfleck auf dem schwarzen Pronotum verriet reguläre Bestäubung.

Kurze Zeit nach Dr. DRESSLERS Bericht hatte ich selbst Gelegenheit, *Gloxinia* im Freien zu beobachten. In der Nähe des Verwaltungssitzes des schon erwähnten Nationalparks Itatiaia (Staat Rio de Janeiro) entdeckte ich Mitte März, leider am Ende meines dortigen Aufenthaltes, einige Pflanzen als Gartenflüchtlinge in einem schattigen Waldstück; sie hatten gerade zu blühen begonnen. Auch hier — 35 Breitengrade von Panamá entfernt — waren die Besucher ausschließlich Euglossinen, nämlich *Eulaema nigrita*-♂♂, eine Art, die — wie auf S. 327 berichtet — in derselben Region auch bei der Ausbeutung von Harzduft angetroffen

¹ *Gloxinia fimbriata*, deren kräftig entwickelter Discus von FRITSCHE (l. c. S. 139, Abb. 64B) abgebildet wird, rechnet man heute zu *Achimenes*.

Abb. 14. *Gloxinia perennis*, besucht von *Eulaema nigrita* ♂ (Itatiaia). a, b Anflug; bei a sieht man im Blütengrunde das Osmophor, welches in c von der Biene abgerieben wird. d, e durch Duftwirkung berauschte Bienen beim Blütenbesuch abrutschend, f *Eulaema* nach Blütenbesuch, mit Pollenfleck auf dem Pronotum, g Abladen der Tarsalbüsten, h der Metatarsen im Schwirrfly

worden war und zum Teil außerdem modrig-muffige Duftstoffe trug. *Gloxinia* war übrigens die einzige Pflanze am Itatiaia, an der ich Blütenbesuch dieser *Eulaema* sah.

Bei meinen bisherigen Freilandbeobachtungen war das Blütenverhalten der Euglossinen von einer \pm mageren Duftausbeute bestimmt gewesen. Hier konnte ich erstmalig Wirkungen des Überflusses erleben. Ich traf — jedenfalls während der nur 2tägigen Beobachtungszeit, die mir zur Verfügung stand — ständig Prachtbienen an, zu welcher Tageszeit ich auch erschien. Einmal wurden die Blüten von 5 Männchen gleichzeitig bearbeitet. Zum einzelnen Besuchsakt ließen sich die Bienen, jeder Vorsicht bar, bis zu einer Minute Zeit. Sie landeten erst an dem konkaven Mittelsegment des Saums, krochen dann zum Osmophor und rieben die rote Drüsenfläche ab, genau wie bei *Catantop* geschildert. Wie dort unterbrachen sie die Duftgewinnung, um im Schwirrflug 3—6 cm vor dem Schlund zu verweilen. Die Antennen werden dabei ganz ruhig gehalten und nach vorn gestreckt. Regelmäßig setzen die die Beförderung des Duftstoffs besorgenden Beinbewegungen ein (Abb. 14 *g—h*). Abermals wird dieselbe Blüte bearbeitet, in regulärem Wechsel mit Schwebeflug, bis endlich eine andere Blüte an die Reihe kommt. Auch hier funktionierte der Bestäubungsapparat: beim Einschlüpfen und „Scharren“ streift das Tier entweder Narbe oder Antherenkomplex. Als dessen Abdruck war der zirka 9 mm² große Pollenfleck dann auf dem Bienenrücken zu sehen (Abb. 14 *f*). Schließlich konnte man, als Folge der Duftintensität, jene Rausch-Symptome beobachten, von denen die amerikanischen Autoren wiederholt berichteten (ref. bei VOGEL, 1963b, S. 320). Die Landung besonders dufttrunkener Männchen wirkt tölpelhaft. Sie ergreifen zwar den Unterlippensaum, sind aber oft nicht imstande, den Tubus emporzuklimmen. Sie rutschen dann in die konkave Unterlippe zurück. Die Aufnahmen *d—e* geben einen Eindruck von dieser Unbeholfenheit. Solche Individuen versuchen übrigens sinnlos, auch außerhalb der Osmophoren zu bürsten. Dr. DODSON glaubt, die toxische Wirkung der Terpene setze an Sinnesorganen der Vorderbeine an. Wie früher ausgeführt (l. c. S. 328), ist ein unmittelbarer Einfluß auf die Antennen oder das Tracheensystem wahrscheinlicher.

Alle 6 Tiere, die ich untersuchen konnte, hatten nur wenig Parfümtracht. Nur in zwei Fällen konnte ich reinen *Gloxinia*-Duft wahrnehmen, die übrigen Proben zeigten ihn nur undeutlich oder gar nicht, was auch die Chromatogramme bestätigen (s. unten). Stattdessen überwog die „muffige“ Komponente. Diese Individuen hatten wohl vorher die Moderduft-Quelle ausgebeutet ähnlich wie die an *Chamaecyparis* gefangenen. Der geringe *Gloxinia*-Anteil ist in Anbetracht des eben begonnenen Blühens verständlich. Gewiß bedarf es einer sehr großen Zahl von Blüten, um die Rezeptakel ganz zu füllen.

VIII. Chromatogramme von Duftstoff-Trachten

Wie erwähnt, konnten von einigen Euglossinen-Arten an Ort und Stelle Parfümproben entnommen werden. Ihr guter Erhaltungszustand gestattete noch nach einem Jahr ihre chromatographische Analyse. Die Resultate ergeben noch keine Auskunft über die chemische Zusammensetzung der Terpene. Da sie jedoch Rückschlüsse auf den Blüten-

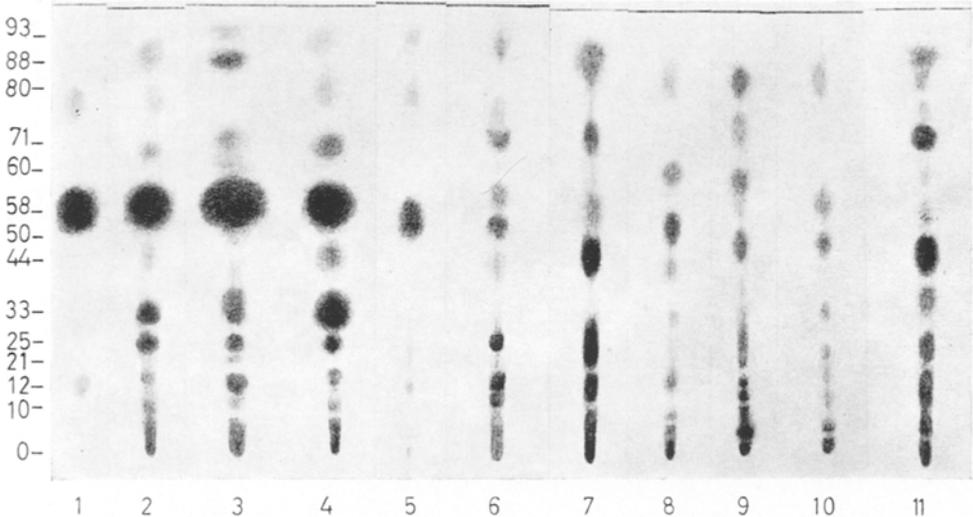


Abb. 15. Chromatogramme von Euglossinen-Duftstoff-Trachten und Osmophor-Sekreten. Näheres im Text. 1 Sekret von *Catasetum macrocarpum* (Mainz), 2, 3, 4 Duftstoffe dreier ♂♂ von *Eulaema Meriana* (Manaus), 5 Sekret von *Gloxinia perennis* (Mainz), 6—10 Duftstoffe verschiedener ♂♂ von *Eulaema nigruta* (Itatiaia), davon Nr. 6 mit *Gloxinia*-Sekret, 7 Harzduftsammler. 11 Duftstoff von *Euglossa cordata* (Piracicaba).

Skala: R_f -Werte $\times 100$

besuch bestätigen, die wir oben schon aus Geruchsvergleichen gezogen haben, sei im folgenden auf sie eingegangen.

1. Methode. Die Chromatogramme¹ wurden mit der Dünnschicht-Methode auf Kieselgel-G-beschichteten Glasplatten (nach STAHL) hergestellt. Zum Auftragen eluierten wir die in Wattepföpfchen unter Verschluss aufbewahrten Duftproben mit Petroläther. Die beste Trennschärfe wurde mit einem Gemisch von 70 RT Petroläther, 30 RT Äther und 2 RT Essigsäure als Fließmittel erzielt. Die Entwicklung der Platten erfolgte durch Besprühen mit Schwefelsäure-Anisaldehyd-Reagens (STAHL, 1962, S. 498) und

¹ Herrn Apotheker SAYED MOHY EL-DIN, Inst. für Allgem. Botanik der Universität Mainz, danke ich für die sorgfältige Ausführung der Chromatogramme.

nachfolgendes Erhitzen bei 100° C im Trockenschrank für 5—10 Minuten. Die Flecken erscheinen dann in brillanten, aber nicht beständigen Farben. Farbangaben beziehen sich auf 24 Stunden alte Chromatogramme, die *Rf*-Werte auf das oben genannte Fließmittel.

2. Vergleichende Analyse der Duftstoff-Trachten. Die Auftrennung der einzelnen Duftproben ergab folgendes:

a) *Eulaema Meriana* (Manaus). Die gesammelten Duftstoff-Trachten stimmen im allgemeinen überein. Sie zeigen 14 Komponenten, die sowohl differente *Rf*-Werte als auch eine bunte Vielzahl von Reaktionsfarben ergeben. Das chromatographische Bild ist ganz dasjenige komplexer ätherischer Pflanzenöle.

Es herrscht darin eine unbekannt sich tiefviolett anfärbende Substanz von *Rf* = 0,58 (Abb. 15, 2—4) absolut vor. Die ultramarinblaue Komponente 0,33 ließ sich anhand von reiner Vergleichssubstanz (Firma Dragoco, Holzminden) als Citronellol bestimmen. Ebenso ist der Fleck 0,25 (olivgrün) entweder Borneol oder Campher. Diese Terpene kommen in vielen Blütendüften vor. Menthol war nicht nachweisbar.

Höchst aufschlußreich ist die Tatsache, daß die Duftspektren, obwohl im Geruch ununterscheidbar, bezüglich des Anteils gewisser Komponenten voneinander abweichen (Abb. 15, 2—4). Der orangegelbe Fleck 0,44 findet sich in größerer Menge nur in Probe 4, bei den anderen nur spurenweise. Die gleiche Probe enthält die grüne Komponente 0,88, und Probe 2 eine hellrote mit gleichem *Rf*-Wert zusätzlich.

Wir können aus dieser Heterogenität der Dufttrachten schließen, daß die einzelnen Individuen mehrere verschiedene Quellen und diese anteilmäßig ungleich ausgebeutet hatten.

Da *Eulaema Meriana* als Pollinator von *Catasetum*-Arten bekannt ist, trennten wir auf demselben Chromatogramm versuchsweise auch das Duftsekret von *Catasetum macrocarpum* (♂) auf, das von Mainzer Gewächshaus-Pflanzen stammte. Das Resultat war positiv: Der *Catasetum*-Kardinal-Duftstoff¹ stimmte mit der Hauptkomponente 0,58 in Steighöhe und Reaktionsfarbe völlig überein (Abb. 15, 1).

Verfrüht wäre der Schluß, dieser Stoff der Eulaemen von Manaus stamme mit Sicherheit von *Catasetum*, geschweige denn *C. macrocarpum* — zumal die Tiere frei von Pollinien waren. Fest steht nur, daß sich unter den von *Eulaema Meriana* damals besuchten Blüten irgendeine Sorte befand, die dieses offenbar besonders begehrte Terpenoid abscheidet und den Tieren seinerzeit als Hauptquelle diente. Wir wissen in diesem Fall jedoch nicht, wieweit die NebenkompONENTEN des *Eulaema*-Parfüms

¹ Identisch mit dem Hauptduftstoff meiner früheren Analyse dieser Art (1962, S. 706, Tabelle 9b); dort wegen anderen Fließmittels mit *Rf* = 0,65. Weitere Komponenten traten bei dem damals untersuchten Exemplar weit stärker hervor als bei dem jetzt verwendeten.

von der gleichen Pflanzenart stammen bzw. wieweit sich das komplexe Spektrum als ein Gemisch von Duftölen verschiedenster Provenienz erklärt.

Daß das genannte Terpen eine besondere Attraktionswirkung unter anderem auf *Eulaema Meriana* ausüben muß, läßt sich auch daraus schließen, daß — laut Vergleichs-Chromatogramm — *Gloxinia perennis* den gleichen Kardinal-Duftstoff abscheidet (Abb. 15, 5). Die Bestäubung von *G. p.* durch *Eulaema Meriana* hat, wie oben erwähnt, DRESSLER in Panamá beobachtet.

b) *Euplusia purpurata* (Manaus). Das Spektrum hatte zirka 10 Bestandteile mit einem (grün anfärbenden) Hauptstoff bei 0,59. Fahnenbildung beeinträchtigte hier die Trennschärfe. Aus gleichem Grunde ergab leider auch *Euglossa analis* (Manaus) kein klares Bild. Übereinstimmungen mit a) waren bei beiden nicht festzustellen.

c) *Euglossa cordata* (Piracicaba). Die Duftladungen von 7 ♂♂ hatten weitgehend unter sich gleichartige Spektren von zirka 12 Komponenten (Hauptstoffe bei 0,34 — violett, 0,44 und 0,70 — beide spangrün, 0,90 — blaugrün). Darunter findet sich ein kleiner Fleck des Hauptstoffes von a); im übrigen weicht das Spektrum gänzlich von a) ab. Das Duftspektrum von *Catasetum barbatum* ist noch unbekannt.

d) *Eulaema nigrita* (Itatiaia). Die Trachten weichen als Ganzes wiederum weitgehend von den vorgenannten ab. Von den 9 Proben stimmten nur je 2 Paare überein; alle weiteren waren von diesen und untereinander fast gänzlich verschieden und zeigten insgesamt ungefähr 24 Einzelelemente. Die Parfüms der Harzduftsammler waren besonders reich an schwarzbraun anfärbenden Substanzen. Gleiche Reaktionsfarbe mit Anisaldehyd/ H_2SO_4 , aber nicht dieselben *Rf*-Werte, zeigen α -, β -Pinen und Phellandren. Wahrscheinlich handelt es sich um die diesen verwandten *Chamaecyparis*-Terpene.

Der Vergleich der Dufttrachten der an *Gloxinia* gefangenen Exemplare mit *Gloxinia perennis*-Sekret (Material aus Mainz) gibt ähnlichen Aufschluß, wie ihn schon die Geruchsverhältnisse am Standort boten: nur bei 2 Proben ist der violette Kardinalstoff 0,58 von *Gloxinia* in mäßiger Quantität nachzuweisen, bei den übrigen scheint er ganz zu fehlen. Die Mitbestandteile wechseln stark je Individuum. Ob der Modergeruch im Chromatogramm sichtbar wird, ist fraglich. — In diesem Ergebnis spiegelt sich die Tatsache, daß die Tiere die frisch erblühte *Gloxinia* eben erst auszubeuten begonnen hatten, nachdem ihnen vorher verschiedene andere Duftquellen gedient hatten.

Die Chromatogramme bestätigen somit, was bereits geruchsmäßig hervortrat, nämlich daß die Duftstoff-Trachten sowohl artweise verschieden sind als auch individuell differieren können. Das letztere ist zugleich ein weiterer Beweis für ihre exogene Herkunft.

Für spätere Forschungen liefert dieses Verfahren unter anderem einen gut brauchbaren Schlüssel, um den Blütenbesuch duftsammelnder Männchen einer bestimmten Population anhand der Duftspektren ihrer Trachten nachzuweisen. Es geschähe dies auf analoge Art, wie die Pollenfrachten der ♀♀ Auskunft geben über die ausgebeuteten Pollenlieferanten. Eine vorläufig noch unerfüllte Voraussetzung dazu ist freilich, daß man die Blütenduft-Spektren der Flora des betreffenden Reviers kennt.

IX. Über den Paarungsschwarm der Euglossinen und die mutmaßliche Verwendung der Duftstoffe

Aus den angeführten Beobachtungen ergibt sich ein faszinierendes Problem: was geschieht mit den vegetabilischen Duftstoffen im Hinterbein der Prachtbienen-Männchen?

Den vollständigen Sachverhalt kann erst die Zukunft lehren. Aus Gründen, die unten diskutiert werden, müssen wir annehmen, daß die Duftstoffe im Balzzyklus eine Rolle spielen. Es seien daher Beobachtungen vorausgeschickt, die Licht auf das Paarungsverhalten der Euglossinen werfen.

Die Euglossinen-♂♂, welche ich außerhalb duftstoff- oder nahrungsbedingter Blütentätigkeit antraf, zeigten mindestens in 3 Fällen ein Verhalten, das unzweifelhaft als Vorgang im Rahmen des Paarungsschwarms zu deuten ist.

1. Beobachtungen an *Euglossa chalybeata* und *Eulaemacingu-lata*. *Euglossa chalybeata*-Individuen, die mir im September bei Belém do Pará den ersten Beweis der Duftstofffüllung des Tibialorgans lieferten, umkreisten — wie schon erwähnt — dicht über dem Erdboden die Stamm-basis einer kleinen Waldpalme, indem sich 2—3 Tiere gegenseitig in raschem Fluge jagten.

Leider wurde mir nirgends nochmals die Gelegenheit zuteil, das Schwärmen in der Gattung *Euglossa* zu sehen. Möglicherweise waren aber auch die das moderduftende Holzstück anfliegenden, „turnier-kämpfenden“ ♂♂ von *Euglossa analis* im Brunstflug begriffen. Die zweite um Belém balzend angetroffene Euglossine war *Eulaema cingu-lata*, eine einheitlich schwarze, hummelgroße Prachtbiene mit hinten fuchsrotem Abdomen (Abb. 17). Am 8. Oktober bemerkte ich im Igapó (Sumpfwald) auf dem Territorium des Instituto Agronômico gegen 11^h, wie ein ♂ dieser Art etwa 4 m über dem Erdniveau auf einem glattrindigen, 40 cm dicken Baumstamm saß und dabei kaum hörbar mit den Flügeln schwirrte. Das Benehmen des Tieres hielt ich zunächst für zufällig. Nach etwa einer halben Minute flog es laut brummend ab, entzog sich meinem Blick in weiten Schleifen, kehrte aber nach wenigen Minuten auf denselben Platz zurück. Das „Ventilieren“ wiederholte sich und wechselte noch mehrmals mit Umkreisen des Standplatzes ab.

Am 10. Oktober sah ich das gleiche unweit davon in einem etwa 16 Jahre alten Sekundärwald (Capoeira). Der hier auserkorene Platz lag 3 m hoch an einem ebenfalls glatten, aber viel dünneren Stamm. Hier konnte ich das Männchen mit dem Glas im Profil beobachten: der (nach oben weisende) Kopf war der Rinde dicht genähert, der Hinterleib hingegen stark abgespreizt dank stützbeiniger Haltung der Hintergliedmaßen. Ich konnte erkennen, daß das „Ventilieren“ nach 2—3 Sekunden jeweils regelmäßig für 1—2 Sekunden unterbrochen wird, ohne daß sich das Tier dabei vom Flecke rührt. Es umkreiste hier nach dem Auffliegen



Abb. 16. „Ventilation“ von *Eulaema Meriana*-♂♂ an Baumstämmen bei Manaus. Ansichten von unten in Teleaufnahmen. *a* Flügelfächeln auf flechtengemustertem Stamm (Flügel mit Blitzschatten); *b* und *c* Tiere, die im Ventilieren gerade einen Moment innehalten

den Stamm in engen Kurven, setzte sich erneut auf fast denselben Platz, ventilierte usw. Nach mehrfacher Wiederholung dieses Turnus verschwand es endlich aus dem Gesichtskreis, kehrte aber nach 5 Minuten auf denselben Fleck zurück, wobei ich es wegging. Ich erkletterte den Stamm und beroch den Sitzplatz, nahm aber nichts wahr. Die Duftbehälter (S. 306) des Tieres bargen nur geringe Spuren einer nelkenduftenden Essenz.

Am 24. Oktober beobachtete ich im Garten des Museu Goeldi nochmals ein *Eulaema cingulata*-♂, das sich weitgehend identisch verhielt. Hier befand sich der immer wieder angeflogene „Ventilierplatz“ 5 m hoch auf einem *Theobroma*-Stamm, ebenfalls im Laubschatten.

2. Das Schwärmen und „Ventilieren“ von *Eulaema Meriana*.
— Die Balzflüge dieser Art im Unterholz natürlichen Hochwalds bei

Manaus (vgl. S. 306) wiesen genau die gleichen Verhaltenselemente auf wie bei *Eul. cingulata*, insbesondere das Ventilieren, das ich zwischen dem 23. und 30. XI. etwa zehnmal in den Vormittagsstunden verfolgen konnte¹. Alle erwähnten Männchen mit meist vollen Duftreservoirs wurden hierbei bzw. im Schwarmflug gefangen und nicht an Blumen. In der Nähe der Ventilierplätze saugten Weibchen dieser Art 10 m hoch im Mittelstockwerk des Waldes an Blüten des Apocynen-Baumes *Lacmellea lactescens* (KUHLM.) MARKGRAF. Andere sah ich in denen von *Loreija Spruceana* TRIANA (Melastomatac.) Pollen eintragen. Exemplare von *Eu. Meriana*, deren Geschlecht ich nicht feststellen konnte, bemerkte ich dort auch auf Nektarsuche an der epiphytischen Gesneriacee *Codonanthe* spec. und einer weißblütigen *Manettia* (Rubiace.). Außer dem auf S. 326 erwähnten Holzscharren, das unter Umständen selbst ein Bestandteil der Balz ist, habe ich sonst nicht gesehen, daß sich ♂♂ an einer anderen Stelle auch nur niedergelassen hätten als zum Ventilieren auf senkrechten Baumstämmen. Das scheint also ihre Hauptbeschäftigung zu sein.

Die Ventilierplätze lagen in 1,8—3 m Höhe an schwächeren glatten Stämmen (Abb. 16 a), die teils relativ frei (aber nie in der Sonne) standen, teils sonst irgendwie, wie es schien, herausstachen, sei es dank auffälliger Muster corticicoler Flechten, sei es infolge leuchtender Farben jung hervorbrechenden Laubes der tieferen Äste. Ich achtete noch genauer auf die Beinhaltung: die Vorderfüße ruhen in Höhe des niedergedrückten Kopfes auf der Unterlage. Die Antennen stehen ruhig seitwärts abgespreizt. Die Mandibeln werden nicht zum Festhalten benutzt. Da das Tier hinten ganz steifbeinig steht (nur die letzten Tarsenglieder sitzen auf) weist die Körperachse schief von der Unterlage weg (Abb. 16 b, c). Merkwürdigerweise scheinen die Mittelbeine die Sitzfläche gar nicht zu berühren, sondern werden dem Rumpf in caudaler Richtung angelegt. Beim Ventilieren verharrte das Tier mit Ausnahme der Flügel reglos, namentlich mit den Frontbeinen; aber jedesmal, wenn es nach den intermittierenden Pausen zu dem leise summenden Schwirren ansetzte, machte es, die Hinterbeine von der Unterlage lösend, einen kleinen Hopser. Der Sitzplatz blieb bei (bis zu 6maliger) Wiederholung des Turnus nicht exakt der gleiche, sondern wies einen Streubereich von bis zu 50 cm² auf. Einen Geruch der Oberfläche konnte ich auch hier nicht wahrnehmen. Vor dem Niedersetzen sah ich zweimal jene Tretebewegungen der Hinterbeine, die sonst das „Rückladen“ begleiten.

Interessant ist nun, daß hier mehrere ♂♂ im Spiele waren: Während ein Tier ventilierte, erschien ein zweites, worauf das erste sofort aufflog

¹ Schon DÜCKE erwähnt, daß sich die ♂♂ der *Eulaemen* schon mittags zurückziehen (1901, S. 28). Auch scheint er das Ventilieren beobachtet zu haben, da er l. c. S. 62 für *Euglossa dimidiata* (= *Eulaema Meriana*) notiert: „♂ setzen sich gerne an Baumstämme“.

und sich mit dem Ankömmling jagte. Dieser steuerte denselben Platz an, landete aber nicht. Da die Tiere einander glichen, war es auch sonst nicht möglich zu entscheiden, ob die nach längerer Abwesenheit auf demselben Platz ankommenden Stücke nicht etwa verschiedene Individuen waren, die nacheinander dieselbe Geländemarke anfliegen. Ein andermal spielte sich das gleiche ab, wobei sich sogar 3 Männchen auf einer Stelle einfanden, die zuvor deren einem als Ventilierplatz gedient hatte. Tief brummend und erregt setzten sie nun in einer wirbelnden, flachelliptischen oder achterförmigen Reigenkurve einander nach, bis sie sich zwischen den Stämmen verloren. Daß die Tiere eine bestimmte Bahn gleichsinnig abpatrouillieren, ergibt sich aus der Art, wie sie zum Teil ins Netz gingen: nachdem ich ein *Eulaema*-♂ verfehlt hatte, das im Wald scheinbar zufällig einherflog, wartete ich einmal am Orte mit Erfolg. Ein (2. ?) Tier erschien nach kurzer Zeit auf derselben Fluglinie. Ein andermal kam nach Wegfangen eines solchen Männchens auf dessen Route ein zweites daher. Wahrscheinlich handelte es also um in sich geschlossene, von mehreren ♂♂ beflogene Schwarmbahnen. Unbekannt ist mir geblieben, ob mehrere Ventilierplätze zu einer Schwarmbahn gehören bzw. welche Lagebeziehung sie dazu einnehmen.

Wie früher ausgeführt, war der Füllungspegel der Duftbehälter dieser Individuen durchweg hoch, und man konnte hier den Duft schon von außen riechen. Es war jedoch dazu nötig, die Beine zu isolieren; ein kräftiger buttersäureähnlicher Körpergeruch der frisch gefangenen Individuen (Alarmduft ?) überdeckt sonst völlig den Parfümgeruch.

Am Rande sei noch ein — infolge Zeitmangels leider unvollständiges — Experiment vermerkt, für das ich die beiden Duftladungen eines erbeuteten Tieres opferte. Ein mit dem Parfüm imbibiertes Filtrierpapierkügelchen wurde mittels Insektennadel regengeschützt an einen Baumstamm unweit des Fangplatzes gesteckt und insgesamt 4 Stunden lang beobachtet, ohne daß sich etwas ereignete. Als ich die Stelle abends nochmals aufsuchen konnte, fand ich das Duftpapier völlig zerzaust und zerfasert. Den Beweis, daß Euglossinen die Urheber waren, konnte ich nicht mehr erbringen.

3. Hypothese zur Anwendung der Parfüms. — Wollen wir den Sinn des Duftsammelns der Euglossinen deuten, müssen wir uns zunächst an dem orientieren, was wir über die Rolle derartiger Substanzen bei Apiden wissen.

Daß solche etwa als Nahrung für Imagines oder Brut dienen, ist nie beobachtet worden und angesichts der chemischen Natur der Terpene unwahrscheinlich.

Dagegen wäre ihre Verwendung als Fungistaticum im Futterbrei der geschlossenen Brutzellen denkbar. Nochmals sei DUCKES Befund erwähnt, daß Larvenbrot von *Euplusia smaragdina* PERTY aromatisch duftete. Da die Männchen, und zwar auch die der Euglossinen, nicht

an der Brutpflege teilnehmen (vgl. DODSON and FREYRE, 1961a, S. 7, 16; 1961c, S. 150) kommt jedoch auch diese Möglichkeit kaum in Betracht.

Ihre Hauptbedeutung haben terpenoide Stoffe natürlich auch bei den Apiden auf olfaktorischem Gebiet, d. h. als soziale oder sexuelle Riechstoffe.

Während der sog. Volksduft der Honigbiene und die informative Blütenduft-Hülle der Suchbienen passive Gerüche sind, wird der arttypische Sterzelduft — nach BOSCH und SHEARER (1962) das aliphatische Terpen Geraniol — von der Nassanoff-Drüse der Arbeiterinnen aktiv abgeschieden. Er dient dem Heimfinden unerfahrener Sammelbienen (RENNER, zit. nach LINDAUER, 1962, S. 48). Die Suchbienen mancher Meliponiden markieren fründige Flugstrecken mit dem Duftstoff ihrer Mandibeldrüsen (LINDAUER und KERR, 1960). Bei Gefahr scheinen sie einen besonderen Alarmduft zu emittieren.

Bei zahlreichen Apiden ist ein Sexuallockstoff der Königin bzw. der ♀♀ bekannt (KULLENBERG, 1961). Schließlich wurden bei Hummeln, bei *Eucera* und anderen solitären Apiden auch artspezifische Geruchsstoffe der Männchen entdeckt, die in der Mandibeldrüse entstehen. Sie werden nach FRANK (1941), HAAS (1946, 1949, 1952, 1960), KRÜGER (1951) und STEIN (1956) zur Markierung der zirkulären Schwarmbahnen (Hodopoiese) verwendet und sollen dabei zugleich auch andere paarungsbereite ♂♂ herbeiziehen (HAAS, STEIN, 1956, S. 451). Die Schwarmbahnen der Männchen stellen, soweit bekannt, den Treffpunkt der Geschlechter zur Copula dar.

Mustern wir diese Duftvorkommen im Hinblick auf die von den Euglossinen-♂♂ gespeicherten Terpenoide, so dürften als Anwendungsbereich alle Arten sozialer Information entfallen, sofern sie mit der Brutfürsorge oder dem Stockzusammenhalt zu tun haben (Volksduft, Futterquellenanzeige, Futterbahnmarkierung, Heimfinden usw.). Die Euglossinen bilden keine Staaten; lediglich die Brutzellen werden von mehreren ♀♀ aneinandergelagert. Soweit man solche Kolonien beobachtet hat, verlassen die reifen ♂♂ ihr Nest ohne Rückkehr und führen abgesehen von der Balz ein Einzeldasein. Daß der beiden Geschlechtern eigene Körpergeruch der Euglossinen möglicherweise ein Alarmduft ist, wurde schon bemerkt.

Damit bleibt eigentlich nur die Anwendung von Duftstoffen im Schwarmflug der ♂♂ vergleichbar. Bei den bisher daraufhin untersuchten Hymenopteren, namentlich den den Euglossinen am nächsten stehenden Bombinen, handelt es sich um eigenproduzierte Spürdüfte vom Typ der ätherischen Öle. STEIN, welcher bei *Bombus lapidarius* das aliphatische Terpen Farnesol fand (1963, S. 305), hat die Vermutung geäußert, dieses in Blüten häufige Duftöl könnte von den Hummelmännchen mit dem Futter aufgenommen und dann in den Mandibeldrüsen gespeichert werden. Bekanntlich ist die Fähigkeit des tierischen Organismus, Terpene zu synthetisieren, sehr begrenzt. So wurden bisher nur einige aliphatische Terpene als animalische Produkte nachgewiesen.

Es verdichtet sich nun eine zunächst phantastisch anmutende Deutung zu höchster Wahrscheinlichkeit, die ich bereits früher anführte: daß bei den Prachtbienen eine Substitution sonst autochthoner, eigenproduzierter Sekrete des Paarungszyklus durch vegetabilische Fremdstoffe eingetreten ist.

Ein bisher gegen diese Hypothese sprechendes Hauptargument, das allgemeine Fehlen regelrechter Sammeltätigkeit bei Apiden-Männchen, müssen wir uns bequemen fallen zu lassen. Eindeutig weichen die Euglossinen-♂♂ von dieser Regel ab, wenngleich das Duftsammeln schon rein äußerlich wenig mit dem Gebaren nahrungssuchender ♀♀ gemein hat. Ein sozialer Fürsorgetrieb dürfte hier jedenfalls völlig aus dem Spiel bleiben. Der Balzritus muß es sein, der den ♂♂ die mühsame Aneignung von Blütenduftölen vorschreibt. Der Vorteil dieses Instinktes liegt vielleicht in einer sowohl quantitativen wie qualitativen Erweiterung des Duftpotentials, wird es doch um einen weiten Kreis intensiv aromatischer zyklischer Terpene bereichert.

An zwei fixierten ♂♂ von *Euglossa cordata* präparierte ich die Mandibeldrüsen frei. Ich fand sie sehr kräftig entwickelt, obwohl man ihre Atrophie erwarten sollte. Da sie bei Apiden jedoch auch andere Sekrete außer Duftstoffen erzeugen, muß deren Ersatz durch exogene Aromen nicht notwendig mit Schwund der Drüsen einhergehen.

4. Das Ventilieren — Markierung von Schwarm-Territorien? — Innerhalb des Balzverhaltens gibt es im wesentlichen zwei Möglichkeiten der Duftanwendung: Direkte Attraktion von ♀♀ und Markierung der Schwarmbahn (Hodopoiese) oder eines Territoriums.

Lockten die Schienen-Duftstoffe unmittelbar ♀♀ an, müßten dies auch die Blüten tun, die sie produzieren, was bekanntlich nicht der Fall ist. Einen Ausweg böte nur die Hilfsannahme, den Fremdstoffen könnte ein eigener, männchenspezifischer Geruch beigemischt sein.

Ist das „Ventilieren“ der hodopoietische Beduftungsakt? Man wird einwenden, daß die Unterlage nicht duftete. Eingehendere Überprüfung könnte indes zu positiven Resultaten führen. Es gelang HAAS (1949, S. 300), KRÜGER (l. c. S. 74) u. a. sowie mir selbst auch bei Hummelbahnen ziemlich selten, die Duftspur mit der Nase wahrzunehmen, da die für ♂♂ bereits wirksame Menge zu klein ist. Haltung und Gebaren der ventilierenden Prachtbienen-Männchen suggerieren übrigens weniger eine Beduftung der Unterlage als die Emission einer Duftwolke. Der Ventilationsstrom gleitet von vorn nach hinten an den Hinterbeinen vorbei, deren merkwürdig stelzende Pose mit einer verdunstungsfördernden Exponierung der vermutlich duftabgebenden kleinen Pflanze des Schienenorgans verbunden ist. Eine andere Bedeutung des fast lautlosen Flügelschwirrens scheint mir schwer möglich.

Wenn die Arbeiterinnen der Honigbiene am Stockeingang Sterzelduft abgeben, ventilieren sie zugleich und nehmen auch sonst eine recht ähnliche Haltung an: das Abdomen anhebend, exponieren sie die dort befindliche Nassanoff-Drüse (vgl. Abbildung bei ZANDER-WEISS, 1964, S. 65, Tafel XIV, 1). Das bei Meliponiden-Nestern zu beobachtende Ventilieren der Arbeitsbienen dient vielleicht nicht nur der Luftzirkulation, sondern auch hier der Verbreitung eines Sterzelduftes. Wie ich in Paraná an einer *Trigona*-Art sah, saßen diese Flügelfächler scharenweise abseits des Eingangs auf dem das Nest bergenden Baumstamm.

Bei dem „Ventilieren“ der Euglossinen kann es sich um ein dem „Sterzeln“ homologes Verhaltenselement handeln, das jedoch nur bei den balzenden Männchen, „individualisiert“, auftritt.

Auch DODSON (mündlich) hat die Reigenkurven im Wald schwärmender Euglossinen-♂♂ beobachtet und dabei einmal sogar eine Copula gesehen. Die paarungswilligen jungen Weibchen suchen offenbar wie die meisten Hummelköniginnen die Schwarm-Territorien auf, um die ♂♂ dort zu treffen. Wie bei *Bombus* führen auch die Prachtbienen-Schwarmbahnen zur Aggregation von ♂♂. Sicherlich ist aber die Euglossinen-Balz mit der der Hummeln nur begrenzt vergleichbar. Die duftstoff-autarken *Bombus*-♂♂ zeigen weder das Ventilieren noch jene Aggressivität gegen ihresgleichen, die bei den Prachtbienen besonders auffällt.

Die bisher bekannten Fakten reichen nicht dazu aus, die Deutung des Abduftens noch weiter zu detaillieren. Bewahrheitet sie sich, so werden sich für den Zoologen eine Vielzahl neuer Fragen erheben; insbesondere ob die ♂♂ untereinander mit ihrer Parfümsorte oder -Intensität in Wettstreit treten; welche Vorzugs-Duftspektren die verschiedenen Euglossinen-Arten haben; ob trotz der Duftvielfalt Spezifität möglich ist; ob dem Brunstflug eine Duftstoff-Sammelphase vorausgeht oder ob der Vorrat laufend ergänzt wird; was bei Mangel an Duftquellen geschieht; ob der Duftstoff-Sammeltrieb saisonbedingt ist; und schließlich, warum die duftenden Blüten nicht zugleich dieselbe ethologische Rolle spielen wie der Standplatz der diesen Duft wieder emittierenden Männchen.

X. Diskussion der Ergebnisse

1. Bestätigung und Korrektur früherer Annahmen. — Die Anpassung bestimmter Blüten an den Duftstoff-Sammeltrieb von Hymenopteren-♂♂ stellt ein ganz neuartiges blütenbiologisches Phänomen dar. Aus der Perspektive der vorliegenden Befunde sind daher unsere bisherigen Vorstellungen vom Pollinationsprinzip der Euglossinenblumen in einigen wichtigen Punkten revisionsbedürftig.

Unter dem Eindruck der Ergebnisse KULLENBERGS an *Ophrys* glaubte ich ursprünglich auch in den nektarlosen Blüten der Catasetinen und Stanhopeen Täuschblumen sehen zu müssen, die mit spezifischen Sexual-

düften Euglossinen-♂♂ trügerisch anlocken. Im Osmophorenduft wurde folglich eine Imitation des ♀-Lockduftes, in der Scharrbewegung der Besucher auf der Drüsenoberfläche ein Vorspiel zur Copula vermutet.

Die genauere Beobachtung lebender Bienen hat meine frühere Annahme eines Funktionszusammenhangs auch des Schienenorgans mit dem Blütenbesuch bestätigt, zugleich aber gezeigt, daß die eben genannte Interpretation nicht richtig ist.

Mit den Tarsalquasten, die die Wirkungsweise eines Saugpinsels haben, nehmen die Bienen Duftflüssigkeit auf. Auch wenn man sich über dieses Organ schon früher Gedanken gemacht hätte, wäre sein Zweck kaum einsichtig gewesen. Erst seitdem an manchen Blüten-Osmophoren die Abscheidung liquider Duftöle entdeckt wurde, ist die Existenz eigener Duftsammelorgane bei Insekten überhaupt denkmöglich. Zwar war schon eher bekannt, daß soziale Apiden Spuren von Blütenduft-Atmosphäre passiv in ihrem Haarkleid mitführen und im Stock als Information verwenden (STEINHOFF, 1948). Neu ist aber eine aktive Aufnahme flüssiger Riechstoffe.

Direkte Beobachtung lehrte weiter, daß jene Stoffe mit Hilfe der Mittelbeine auf die Pfannen der Hinterschienen befördert und schließlich in einem Behälter gespeichert werden. Auch die Anatomie dieses Organs weist es als Speicher aus, bei dem körpereigene Sekretion von seiten akzessorischer Drüsen höchstens eine untergeordnete Rolle spielt. Der Inhalt des Rezeptakulums stammt unzweifelhaft größtenteils von außen. Das geht auch aus der Verschiedenartigkeit seines Geruches und der Chromatogramme hervor.

Wenn also die Düfte der „Parfüm-Blumen“ nicht bloß der Attraktion dienen, sondern regelrecht gesammelt werden, kann man kaum länger von Täuschung reden: wird doch damit offensichtlich ein reelles Entgelt geboten. Das systematische Einsammeln eines Duftstoffes ist auch kaum mit einer Pseudocopula oder der Paarung vorausgehenden Balzhandlung zu vereinbaren. Gegen direkte „Gamokinese“ vom Typ *Ophrys* sprach schon früher das Fehlen optischer Weibchen-Attrappen in den Euglossinenblumen.

2. Unspezifität der gesuchten Duftstoffe. — Die unmittelbare Auslösung eines Copulations-Instinktes hätte eigentlich einen Duftstoff zur Voraussetzung gehabt, der nach Art eines Pheromons streng spezifisch wirkt. Die Varianz der Düfte selbst unter Pflanzenarten, die von der gleichen Prachtbienen-Spezies bestäubt werden, war bereits ein Schwachpunkt der Hypothese. Ich erklärte sie mit dem Argument, der eigentlich wirksame Faktor könne eine zwar stets vorhandene, aber oft für unser Empfinden von variablen Begleitgerüchen überlagerte Komponente sein. Innerhalb eines ziemlich weiten Rahmens, der sowohl moschusartige, süßaromatische, terpentinartige und gewürzhafte Düfte umfaßt, scheint

aber das Angebot an Geruchsstoffen von den ♂♂ in Wirklichkeit bereitwillig angenommen zu werden; die Vorzugsdüfte einer Art können wahrscheinlich gebiets- oder saisonweise wechseln. Ja selbst Duftquellen außerhalb von Blüten wissen die Tiere zu nutzen. Wie mit Hilfe von DODSONS und DRESSLERS Beobachtungen gezeigt werden konnte, ist die Zahl der „Parfümblumen“, teilweise von herkömmlichem Habitus, größer, als ursprünglich geschätzt: außer den bisher bekannten zeichnen sich auch drei weitere artenreiche Subtribus der Orchidaceae und *Gloxinia* als Sippen ab, die offenbar von vornherein in Wechselbeziehung zu dieser Eigenart der Euglossinen entstanden sind.

3. Bedeutung der Euglossinen für die Evolution der einschlägigen Orchideensippen. Wie weit eine Bestäuber-Spezifität zur Artbildung beigetragen hat, könnten vergleichende Besucher-Inventuren derselben Pflanzenart in getrennten Gebieten klären. DODSON (1962a, S. 23) zeichnet ein recht überzeugendes Bild von der Aufgliederung des Genus *Stanhopea* unter wiederholter alternativer Adaptation an die kleinen *Euglossa*- oder die großen *Eulaema*- bzw. *Euplusia*-Arten. Ähnliches zeigt *Cynoches* (DODSON and FRYMIRE, 1961a, S. 23). *Catasetum barbatum* wurde in Piracicaba nur von *Euglossa*, nie von *Euplusia* besucht, *C. fimbriatum* und andere vice versa. Dies entspricht, auf der Basis der „Parfüm-Blume“, einer Aufgliederung in Bienen- und Hummelblumen (Makromelitophilie). Obwohl — wie schon früher dargelegt — auch Spezifität der Euglossinenbesucher auf Artniveau beobachtet wird (Monotropie), so dürften sich die jeweils anfliegenden Bestäuberarten auf breiterer Beobachtungsgrundlage als austauschbar erweisen, so wie sich das z. B. bei *Gloxinia perennis* in Panamá (*Eul. Meriana*) und Südbrasilien (*Eul. nigrita*) zeigte, sowie an einigen *Catasetum*-Arten, an denen oft mehrere Euglossinen-Arten von Hummelformat nebeneinander erscheinen. Die Zahl der (z. Zt. gültigen) Euglossinen-Arten ist mit 95 weit geringer als die der von ihnen wahrscheinlich bestäubten Orchideen.

Man kann daraus folgern, daß die Euglossinen zwar als Lebensgrundlage dieser Pflanzensippen in Verbindung mit deren geographischer Isolation ihre Evolution ermöglichten, aber nicht direkt als Züchter der Vielzahl der Blütenformen, -farben und Duftgemische hingestellt werden dürfen, die offenbar das Ergebnis eigenständiger Vermannigfaltigung der Pflanzen sind. Das folgt auch umgekehrt daraus, daß die einzelne Prachtbienenart weder auf olfaktorischem noch optischem Gebiet eng umrissene Ansprüche stellt. Optische Indifferenz wird besonders eindrucksvoll von den geschlechtsdimorphen *Catasetin* demonstriert, deren Allogamie trotz totaler Formverschiedenheit der ♂ und ♀ Blüten gesichert ist.

Damit soll nicht gesagt sein, daß — abgesehen vom Pollinationsmechanismus — manche eigenartige Strukturen, besonders die Ähnlich-

keit vieler *Catasetum*-Labelle mit Euglossinen-Brutzellen, keinen ökologischen Sinn haben könnten. Da dieses Phänomen fünffach konvergent auftritt, kann es kaum Zufall sein. Allerdings hat seine Deutung als „Nest-Mimese“ (VOGEL, 1963b, S. 324) durch den Nachweis des Duft-sammelns stark an Wahrscheinlichkeit verloren, da ja der Blütenbesuch keiner Weibchen-Erwartung entspricht. Bessere ethologische Kenntnis der Prachtbienen wird vielleicht Licht auf die Frage werfen, ob hier ein vorgebildetes optisches Schema angesprochen wird oder nicht.

4. Zum Problem des Parasitismus. — Da die „Parfüm-Blumen“ keine Täuschblumen, sondern mutualistischer Art sind, ist es auch nicht länger zugänglich, ihr Anlockungsprinzip als Parasitismus zu charakterisieren. Im Gegenteil scheint es fast so, als stillten sie das anderweitig nur mühsam befriedigte Duftstoffbedürfnis der ♂♂ mit einem Überangebot. Da dieses jedoch oft zu Vergiftungserscheinungen führt, wird die Grenze vom Mutualismus zum Parasitismus leicht überschritten, weil die Tiere im hemmungslosen Verlangen nach Instinktbefriedigung offensichtlich die Selbstkontrolle verlieren. Als „parasitär“ können besonders jene Arten gelten, die dazu übergegangen sind, ihre Besucher mittels Fallmechanismen und unter Ausnutzung von deren Benommenheit zur Pollination zwingen, ohne sie zu einer eingehenden Ausbeutung der Osmophoren kommen zu lassen (*Cynoches*, *Stanhopea*, *Coryanthes*).

5. Sexuelle Natur des Anpassungsverhältnisses. — Wenn sich das Anlockungsprinzip der Parfümblumen auch nicht parasitär als Pseudocopula-Auslöser in den Sexualzyklus der Bienen einschaltet, bleibt es doch ein bedingt sexuelles. Es ist nur an anderer Stelle, und zwar — mit den eben genannten Einschränkungen — „legitim“, in das Balzverhalten der ♂♂ eingefügt. Deren Parfümsammeltrieb, als ein Teilelement des Sexualinstinktes, macht sie zu zuverlässigen Bestäubern, da der Besitz von Riechstoffen wahrscheinlich Voraussetzung zur Copula und damit zur Erfüllung ihrer Existenz ist. Im „Ventilieren“ glaube ich den Akt sehen zu dürfen, der von mir schon früher als Möglichkeit der Duftanwendung hingestellt worden war, nämlich die Markierung des Brunstflug-Territoriums.

Aus diesen Gründen verwundert es nicht, wenn sich das erregte, aggressive und auch bei Unergiebigkeit der Duftquelle insistierende Vorgehen der duftsammelnden ♂♂ stark unterscheidet von dem Blütenverhalten nahrungssuchender Bienen.

6. Ökologische Sonderstellung des Blütenduftes. Die Duftstoffe der Parfümblumen stellen sowohl darin, daß sie selbst Objekt der Ausbeutung sind, als auch darin, daß sie als solches zugleich olfaktorisch anlocken, blütenbiologisch gesehen ein Novum dar. Da mit ihrer Attraktionswirkung somit eine Belohnung verknüpft ist, läßt sich ihr Effekt nicht mehr unbesehen als spontan ansprechen. Wohl ist er auf

Tabelle 2. Liste beobachteter Blütenbesuche von nahrungssuchenden Euglossinen

Name und Familie der Pflanze	Besucher und Geschlecht, soweit bekannt	Ausbeutung von	Ort	Datum
Amaryllid.				
<i>Eucharis Bakeriana</i> BENTH.	<i>Euglossa Vogeli</i> n. sp. ♂ ined. MOURE	Nektar ?	La Tagua, Río Caquetá, Columbien ³	11. V.
Marantac.				
<i>Monotagma tomentosum</i> K. SCHUM. ...	<i>Euglossa</i> 2 spec. Subgen. <i>Euglossa</i>	Nektar	La Rastra, Río Ortegua, Columbien	23. IV.
<i>Monotagma lacuum</i> (POEPP. and ENDL.) K. SCHUM.	<i>Euglossa Vogeli</i> ♂♂	Nektar	Villavicencio Río Ortegua Sierra Macarena, Columbien	5. II. 22. IV.
<i>Ischnosiphon</i> ² <i>ellipticus</i> sp. nov. IDROBO	<i>Eulaema</i> spec.	Nektar	Río Ortegua Uaupés, Río Negro Uaupés, Río Negro	14. III. 21. IV. 21. XII. 21. XII.
<i>Ischnosiphon obliquus</i> (RUDGE) KOERN. <i>Ischnosiphon</i> spec. <i>Calathea insignis</i> PETERS.	<i>Eulaema Meriana</i> <i>Euglossa</i> Subgen. <i>Glossura</i> <i>Aglaë caerulea</i> ♂ LEFFLET. & SERVILLE	Nektar Nektar Nektar	Sierra Macarena, Columbien	8., 17. III.
Zingiberac.				
<i>Dimerocostus uniflorus</i> (POEPP.) K. SCHUM.	<i>Euglossa consimilis</i> ♂ MOURE & SAKAGAMI <i>Ecacete smaragdina</i> ♀	Nektar Nektar ?	Río Humea Florencia ³ , Columbien	4. II. 30. V.
Papilionac.				
<i>Centrosema</i> ² spec. <i>Centrosema</i> sp. Nr. 207 <i>Centrosema</i> sp. Nr. 170	<i>Euglossa cordata</i> ♀ <i>Euglossa</i> Subgen. <i>Glossura</i> <i>Eulaema cingulata</i> ♀ <i>Euglossa cordata</i> ♀	Nektar Nektar Nektar und Pollen	Belém do Pará Belém do Pará Río Amapari Terr. Amapá	3. X. 15. XI. 4. XI.

Caesalpiniae.								
<i>Cassia</i> ² sp. Nr. 159	<i>Eulaema</i> spec. ♀	Pollen	Rio Amapari Terr. Amapá	3. XI.				
<i>Swartzia longestipitata</i> DUCKE	<i>Euglossa</i> Subgen. <i>Glossura</i> ♀	Pollen	bei Manaus, Amazonas	28. XI.				
Malpighiac.								
<i>Banisteria</i> ?	<i>Euglossa</i> Subgen. <i>Glossura</i>	?	Belém do Pará	5. X.				
<i>Byrsonima</i> spec.	<i>Eulaema Meriana</i> ♀	Pollen	Uaupés, Rio Negro	24. XII.				
Melastomatac.								
<i>Loreija Spruceana</i> TRIANA	<i>Eulaema Meriana</i> ♀	Pollen	bei Manaus	3. XII.				
Lecythidac.								
<i>Eschweilera</i> ¹ sp.	<i>Euglossa</i> Subgen. <i>Glossura</i>	Pollen	Belém do Pará	2. X.				
Apocynac.								
<i>Tabernaemontana rigida</i> (herb. Manaus)	<i>Eixaerete</i> spec. ♀	Nektar	bei Manaus	1. XII.				
<i>Prestonia</i> sp. Nr. 599	<i>Eixaerete dentata</i> L. ♀	Nektar	Iguaçu, Paraná	10. II.				
<i>Lacmellea lactescens</i> (KUHLM.) MARKGRAF	<i>Eulaema Meriana</i> ♀	Nektar	bei Manaus	1. XII.				
Rubiac.								
<i>Cephaelis colorata</i> ² HOFFMGG.	<i>Aglae caerulea</i> ♂	Nektar	bei Belém	15. XI.				
<i>Manettia</i> sp. Nr. 250	<i>Eulaema</i> spec.	Nektar	bei Manaus	23. XI.				
Solanac.								
<i>Solanum</i> ² sp. Nr. 558	<i>Euphusia violacea</i> BLANCHARD ♀	Pollen	Iguaçu, Paraná	3. II.				
<i>Solanum toxicarium</i> LAM.	<i>Euglossa</i> Subgen. <i>Glossura</i>	Pollen	Belém	25. X.				
Gesneriac.								
<i>Codonanthe</i> spec.	<i>Eulaema Meriana</i> <i>Eulaema cingulata</i>	Nektar	bei Manaus	28. XI.				

¹ Teleskopbeobachtung in 10—20 m Höhe. ² Euglossinenbesuch an derselben Gattung schon von DUCKE (1901, 1902) notiert. Für die Bestimmung der Marantaceen danke ich Herrn Dr. JESUS IDROBO (Univers. Nacional, Bogotá). ³ Beobachtung Dr. HELMUT STURM.

jeden Fall primär spontan und wirkt trotz seiner Inspezifität direkt auf den angeborenen Auslösemechanismus, doch kann später die Erfahrung mitwirken. Das fast mechanische Abbürsten auch nicht mehr fündiger Parfümblumen ist indessen eine Erscheinung, die immer noch für eine permanent spontane, sklavische Triebausslösung spricht. Nur löst der Duft — außer der Annäherung aus unter Umständen großer Distanz — eben nicht Paarungs-, sondern Duftsammelverhalten aus.



Abb. 17. *Centrosema* spec., von nektarsaugender *Eulaema cingulata* (♀) besucht (Serra do Navio, Amapá). Infolge von Resupination liegt das Schiffchen oben; im Moment des Blütenbesuchs treten die Antheren aus dessen Spitze hervor (im Bild sichtbar) und bestäuben das Insekt nototrib

liebe für die psychophilen Nektarblumen (Stieltellerform) der Marantaceen, Apocynaceen und Rubiaceen, meist Angehörigen der Krautschicht in der Hylaea, wird erneut bekräftigt. Sie vertreten teilweise sogar die Stelle der im tropischen Amerika blütenbiologisch anscheinend wenig aktiven Tagfalter.

Im Gegensatz dazu sind die Pollenlieferanten typisch melittophile, auch von anderen Hymenopteren entsprechender Größe bestäubte Blüten. Sie liefern teils auch Nektar (z. B. *Centrosema*, vgl. Abb. 17), teils nur Pollen (*Solanum*, *Loreija*, *Cassia*, *Swartzia*). Bei reinen Pollenblumen beobachtete ich stets das unter den neotropischen Apiden allgemein auffallend verbreitete Pollensammeln durch Vibration: die Tiere (naturgemäß nur höselnde ♀♀) schütteln die Antheren aus, indem sie, an den Blüten festgekrallt, diese unter laut tutender Vibration der Flugmuskulatur in Schwingung versetzen. Die Prachtbienen-♀♀ sind

Anhang:
Neunachweise von Bestäubung
durch futtersuchende
Euglossinen;
sonstige Beobachtungen.

An verschiedenen Orten Brasiliens habe ich Prachtbienen auf Nahrungsflügen angetroffen. Pflanzen- und Bienenarten, so vollständig benannt wie bisher identifiziert, sind mit ergänzenden Daten zusammen mit meinen unveröffentlichten älteren Beobachtungen aus Columbien in Tabelle II vereinigt.

Wie schon früher vermutet (VOGEL, 1954, S. 73) und dann bestätigt (1963 b, S. 319), fliegen die Euglossinen ihres langen Rüssels wegen Falterblumen an, wenn sie auf Nektarsuche sind. Den Rüssel strecken sie vor dem Niedersetzen nach vorn. Ihre Vor-

Feuchtsammler. Ihre Pollenfrachten gleichen denen der Hummeln. Weder die genannten Nektar- noch die Pollenblumen sind, soviel bisher bekannt, reine „Euglossinen-Blumen“ in der Art der Parfümblumen.

Angefügt seien noch folgende Zufallsbeobachtungen an Euglossinen:

Feinster weißer Tonbrei (Ablagerung von Waldquellen) wurde bei Manaus von *Eulaema Meriana* ♀♀, um Belém neben dieser auch von *Eulaema polyzona* für den Bau der Brutzellen mit den Corbiculae verfrachtet (Nov., Okt.).

Beim Sammeln von Harzbröckchen sah ich im November ein ♀ von *Euglossa* aff. *analis* am Stamm eines unbekanntes Baumes im Hochwald bei Manaus.

Ein ♀ von *Euglossa cordata* wurde bei Uaupés (Rio Negro) beim Auflecken von Schweiß gefangen.

Ein ♀ von *Euaerete smaragdina* GUÉRIN. sah ich gegen 10^h vormittags in Ruhehaltung auf der Unterseite eines Baumblattes in 2 m Höhe (Belém). Es hatte mit den Mandibeln die Blatt-Mittelrippe ergriffen und schwebte im übrigen vollkommen frei. Diese Schlafhaltung wird auch von anderen Apiden berichtet.

Ein Exemplar von *Eulaema Meriana* (♂?) hing gegen 17^h im Hochwald bei Manaus in gleicher Haltung mit den Kieferzangen an einem Blattrand in 4 m Höhe; die Beine führten Putzbewegungen aus.

Ein ♀ von *Euglossa chalybeata* GUÉR. (Subgen. *Glossura*) saß flügel-fächernd mit den Beinen auf der Unterseite eines *Heliconia*-Blattes, dabei den Vorderrumpf hochstellend und den über körperlangen Rüssel mehrmals nach vorn streckend (wohl Reinigung). Am Rio Mamoré bei Guajaramirim, Terr. Acre.

Zusammenfassung

1. Beobachtungen des Verf. in Brasilien erweitern und berichtigen die Kenntnis der eigenartigen Beziehungen zwischen neotropischen Orchideen und Prachtbienen-Männchen (Euglossini).

2. Der vermutete Zusammenhang zweier auf Euglossinen-♂♂ beschränkter Organe mit dem Besuch bestimmter Blüten wird bestätigt: die sog. Tarsalquasten der Vorderbeine dienen zum Aufsaugen exogener ätherischer Öle, das sog. Tibialorgan der Hinterbeine ist ein mit akzessorischen Drüsen versehener, nach dem Kapillarprinzip arbeitender Duftstoffspeicher. Beide Organe und der dem Pollenhöseln der ♀♀ analoge Sammelvorgang werden analysiert. Ein Individuum kann bis zu 60 mm³ Duftstoff mit sich führen. Dieser wird durch die körpereigenen Drüsen wahrscheinlich modifiziert.

3. Die zum Duftgewinn besuchten Blumen sind stets nektarlos und bieten den Besuchern nur die von ihnen begehrten Duftöle; diese wirken spontan anlockend und sind zugleich Ausbeutungsobjekt.

4. Derartige Blüten bilden eine eigene, neue Blumenklasse, die der Parfümblumen. Sie haben in der Regel ausgeprägte Osmophoren (Duftdrüsen), die Terpene auffallend gewürzhaften, aromatischen oder terpeninartigen Geruchs flüssig abscheiden.

5. Auf Grund eigener Studien und von Beobachtungen C. DODSONS und Mitarb. gehören außer den gesamten Orchideen-Subtribus der Catasetinae und Gongorinae wahrscheinlich auch die Mehrzahl der Lycastinen-, Huntleyinen- und Zygopetalinen-Arten dem genannten Typ an. Die Duftstoffe entstehen meist auf den Labellum-Schwielen.

6. Gleichartig angepaßt ist die Blüte von *Gloxinia perennis* (Gesneriac.). Ihr Osmophor und ihre Pollination werden beschrieben.

7. Nach Ausweis der Chromatographie enthalten Duftstoff-Trachten von Prachtbienen-Männchen jeweils bis zu 14 Komponenten; auch variieren die Parfüms einer einzelnen Art. Ein Individuum kann heterogene Duftsarten höseln, und neben Blüten werden auch nicht florale Duftstoff-Quellen genutzt. In einigen Trachten wurde der Hauptduftstoff von *Catasetum macrocarpum* bzw. der mit diesem identische von *Gloxinia perennis* gefunden.

8. Die vegetabilischen Duftöle treten bei den Euglossinen wahrscheinlich an die Stelle der bei den übrigen Apiden-♂♂ körpereigenen Riechstoffe, die zur Markierung von Balzflug-Territorien dienen. Das „Ventilieren“ der ♂♂ wird als vermutlicher Akt des Duftlegens geschildert.

9. Da Ernte und Gebrauch der Duftöle zum Balzverhalten der Prachtbienen gehören, schalten sich die Parfümblumen zwar in den Sexualzyklus ihrer Bestäuber ein; sie sind jedoch keine Täuschblumen, die unmittelbar Kopulationsverhalten auslösen.

10. Eine Übersicht teilt neu beobachtete klassisch-entomophile Pflanzen mit, die von nahrungssuchenden Euglossinen meist beider Geschlechter bestäubt werden.

Summary

Our knowledge of the peculiar relations existing between neotropic Orchids and male Euglossine bees is amplified and corrected by the autor's observations in Brazil. The presumed connection of two organs restricted to Euglossine males only, with the visit of certain flowers has been confirmed: so-called "Tarsalquasten" (tarsal tufts) of front legs serve for sucking up exogenous aromatic oils while the "Tibial-Organe" of hind legs store these scent substances by capillarity forces. Both organs and the manner of scent gathering are explained. One bee is able to store up to 60 mm³ of scent oil.

The flowers visited in search for scent substances do not produce nectar, offering to the visitors merely the terpene liquids desired. These are attractantia directly acting on instincts, and object of exploitation simultaneously. Flowers of that type form a proper class of "Perfume-Flowers". Those usually have large scent glands (osmophores) in which liquid terpenes of strikingly aromatic, resinous or spicy smell are produced. The autor's studies, and observations of C. Dodson and co-workers show that besides the whole Orchid Subtribus Catasetinae and Gongorinae also the majority of Lycastinae, Huntleyinae, and Zygopetalinae have to be regarded as belonging to the Perfume-flower type. *Gloxinia perennis* (Gesner.) whose osmophore and pollination are described, is equally adapted.

Chromatographically analyzed scent substance loads, carried by Euglossine males, show up to 14 components pro sample; the perfumes of a given species vary; one individuum may carry heterogeneous scent loads, and besides perfume flowers also nonfloral scent sources are exploited. Some analyzed samples contained the main scent component of *Catasetum macrocarpum* resp. that of *Gloxinia perennis* which is proved to be identical with the former.

The vegetal terpenoid oils are supposed to substitute, amongst the Euglossine bees, the selfproduced smell substances of other male Apide bees being used for scenting the mating flight territory. The "ventilation"-attitude of ♂♂ as the presumptive scenting act is described. Because gathering and utilization of flower scent substances are part of the mating behaviour of Euglossini, the "perfume flowers" integrate the sexual cycle of the bees. They do not work by deceit, however, in the sense of releasing frustrane copulation movements. Finally a list of new cases of pollination by food gathering male and female Euglossine bees is given.

Resumen

Novas observações feitas pelo autor no Brasil estendem e retificam os nossos conhecimentos sobre as relações estranhas entre orquídeas neotropicais e os machos das abelhas do tribo Euglossini. A conexão suposta de dois órgãos restritos aos machos dos Euglossini com a atividade floral foi confirmada: as escovas especializadas das pernas frontais (Tarsalquasten) servem para enxugar gotas de terpenes florais; no órgão nas tíbias das pernas trazeiras (Tibialorgan) se trata dum receptáculo capilar esponjoso para armazenar o perfume. Ambos aparelhos e a maneira de colher perfumes são descritos. Um individuo pode armazenar até 60 mm³ destes óleos aromáticos. — As flôres visitadas à procura de perfume nunca produzem néctar, senão oferecem aos visitantes somente as substâncias de cheiro precisadas. Estas mesmas atraem os machos, sendo objeto de exploração simultaneamente. Tais flôres pertencem à uma própria classe floral de «flôres de perfume». Teem geralmente glândulas grandes odoríferas (osmóforos) que exsudam terpenes líquidos de cheiro doce, resinoso, ou aromático. Na base de estudos do autor e de observações de C. DODSON e colab., pertencem, além das inteiras subtribus Catasetinae e Gongorinae, provavelmente também a majoridade das Lycastinae, Huntleyinae, e Zygopetalinae ao tipo mencionado. A flôr de *Gloxinia perennis* (Gesner.) é igualmente adaptada. A sua polinização e o seu osmóforo são descritos. — Según à análise cromatográfica, as cargas de perfume colheitas pelos machos contêm até 14 elementos terpenoídeos por amostra; os perfumes duma certa espécie variam, uma abelha sabe colher distintas qualidades de perfume, e, além de flôres, fontes de cheiro não-florais são exploradas. Encontrou-se nalgumas cargas o elemento principal do cheiro de *Catasetum macrocarpum* ou isso de *Gloxinia perennis* (o qual se provou idêntico com aquêlo do primeiro). — Os óleos cheirosos de origem forasteiro, na família dos Euglossini provavelmente substituem os perfumes de produção própria nas outras famílias das Apidae que servem aos machos para marcar o território de enxameagem. A atitude de «ventilação» dos ♂♂ é descrita como o verosímil ato da re-emissão de perfume. A colheita e a utilização dos óleos de cheiro sendo partes dos preludios da copulação dos Euglossini, as «flôres de perfume» teem-se adaptado ao ciclo sexual dos seus polinizadores; no entanto, não são «flôres de engano» no sentido que provo-

cassem o instinto da copulação diretamente. Por fim, uma lista apresenta novos casos de polinização ordinária por Euglossini de ambos sexos à procura de alimento.

Literaturverzeichnis

- BELING, J. (1931): Beobachtungen über das Pollensammeln der Honigbiene. *Archiv f. Bienenkunde* **12**.
- BENNETT, F. (1965): Notes on a nest of *Eulaema terminata* SMITH (Hymenoptera, Apoidea) etc. *Insectes Sociaux* (Paris) **12**, 81—91.
- BOCH, R., and D. SHEARER (1962): Identification of Geraniol as the active component in the Nassanoff pheromone of the honey bee. *Nature* (London) **194**, 704—706.
- CRUZ-LANDIM, C. da, et al. (1965): Órgão tibial des machos de Euglossini. Estudo ao microscópio óptico e eletrônico. *Rev. Brasil. Biol.* **25**, 323—342.
- 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. Übersetzt von V. CARUS. Stuttgart.
- DODSON, C. and G. FRYMIRE (1961a): Natural Pollination of Orchids. *The Florida Orchidist* **4** (Nr. 4, 5, 6), 28pp.
- (1961b): Natural Pollination of Orchids. *Missouri Bot. Gard. Bull.* **49**, 133—153.
- (1961c): Preliminary Studies in the Genus *Stanhopea* (Orchidaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **48**, 137—171.
- DODSON, C. (1962a): The Importance of Pollination in the Evolution of the Orchids of Tropical America. *Amer. Orch. Soc. Bull.* **31**, 525—534, 641—649, 731—735.
- (1962b): Pollination and Variation in the Subtribe Catasetinae (Orchidaceae). *Ann. of the Missouri Bot. Gard.* **49**, 35—56.
- (1964): Orchids and their Pollinators in Tropical America. Unpublizierte hektographierte Schrift.
- (1965): Agentes de Polinización y su Influencia sobre la Evolución en la Familia Orquidaceae. Universidad Nacional de la Amazonia Peruana Instituto General de Investigación. P-3010 Iquitos.
- DUCKE, A. (1901): Beobachtungen über Blütenbesuch, Erscheinungszeit usw. der in Pará vorkommenden Bienen. *Z. für system. Hymenopterologie und Dipterologie* (herausgeg. v. KONOW) **1**, 25—32, 49—67.
- (1902): Beobachtungen über Blütenbesuch usw. Teil II. *Allg. Zeit. Entomol.* **7**, 321—326, 360—368, 400—405, 417—422.
- DUNSTERVILLE, C., and L. GARAY (1959): *Venezuelan Orchids Illustrated*. London: André Deutsch.
- ENDLICHER, ST. (1836): *Genera Plantarum* usw. Wien.
- FRANK, A. (1941): Eigenartige Flugbahnen bei Hummel-♂♂. *Z. vergl. Physiol.* **28**, 467—484.
- FRITSCH, K. (1895): Gesneriaceae, in: *Die Natürl. Pflanzenfam.*, herausg. von A. ENGLER und K. PRANTL, Band IV, 3b, Leipzig.
- HAAS, A. (1946): Neue Beobachtungen zum Problem der Flugbahnen bei Hummel-♂♂. *Z. Naturforschung* **1**, 596—600.
- (1949): Arttypische Flugbahnen von Hummel-♂♂. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 281—307.
- (1952): Mandibeldrüse als Duftorgan bei einigen Hymenopteren. *Z. Naturforschung* **39**, 484.

- HAAS, A. (1960): Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden. *Z. Tierpsych.* **17**, 402—416.
- KNUTH, P. (1904): Handbuch der Blütenbiologie. Bd. III, 1. Leipzig.
- KRÜGER, E. (1951): Über die Bahnflüge der ♂♂ der Gattungen *Bombus* und *Psithyrus*. *Z. Tierpsychol.* **8**, 61—75.
- KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys*-Pollination. *Zool. Bidr. Uppsala.* **34**, 1—340.
- LINDAUER, M., and W. E. KERR (1960): Communication between the workers of stingless bees. *Bee World* **41**, 29—41, 65—71.
- LINDAUER, M. (1962): Ethology. *Ann. Review of Psychology* **13**: 35—70.
- LINDEN, L., (und E. RODIGAS) (1885—1901): *Lindenia*: Iconographie des Orchidées. Ghent.
- MOORE, H. (1957): *African Violets, Gloxinias and their relatives*. New York: Macmillan.
- MOURE, J. (1950): Contribuição para o conhecimento do género *Eulaema* LEPELETIER (Hym.-Apoidea). *Dusenya* **1**, 181—200, Curitiba.
- (1964): A key to the parasitic Euglossine bees etc. *Rev. Biol. Trop.* **12**, 15—18.
- PAREY's Blumengärtneroi (1960), herausgeg. von F. ENKE, 2. Aufl., Band II. Berlin und Hamburg.
- PORSCH, O. (1955): Zur Biologie der *Catasetum*-Blüte. *Österr. Bot. Z.* **102**, 117—157.
- ROMEIS, B. (1948): *Mikroskopische Technik*, 15. Aufl. München.
- SAKAGAMI, SH. (1965): Über den Bau der männlichen Hinterschiene von *Eulaema nigrita* LEPELETIER. *Zool. Anzeiger* **175**, 347—354.
- SAKAGAMI, SH., und H. STURM (1965): *Euplusia longipennis* (FRIESE) und ihre merkwürdigen Brutzellen aus Columbien. (Hymenoptera: Apidae). *Insecta Matsumurana* **28**, 83—92.
- SCHLECHTER, R. (1927): *Die Orchideen*. 2. Aufl. Berlin.
- STAHL, E. (1962): *Dünnschicht-Chromatographie*. 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- STEIN, G. (1956): Beiträge zur Biologie der Hummel (*B. terrestris*, *B. lapidarius* u. a.) *Zool. Jahrb. Abtlg. System. Ökol. Geogr.* **84**, 439—462.
- (1962): Über den Feinbau der Mandibeldrüse von Hummel-Männchen. *Z. Zellforsch.* **57**, 719—736.
- (1963): Über den Sexuallockstoff von Hummelmännchen. *Naturwiss.* **50**, 305.
- STEINHOFF, H. (1948): Untersuchungen über die Haftfähigkeit von Duftstoffen am Bienenkörper. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 38—57.
- VOGEL, ST. (1954): Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippen-gliederung, dargestellt an Hand der Flora Südafrikas. *Bot. Studien*, H. 1, Jena.
- (1961): Die Bestäubung der Kesselfallen-Blüten von *Ceropegia*. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.* **36**, 159—237.
- (1963a): Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. *Abh. Akad. Wiss. und Lit. Mainz, math.-nat. Kl.* Nr. 10, Jahrg. 1962, Wiesbaden, 165 pp.
- (1963b): Das sexuelle Anlockungsprinzip der *Catasetin*- und *Stanhopeen*-Blüten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. *Österr. Bot. Z.* **110**, 308—337.
- WEBER, H. (1949): *Grundriß der Insektenkunde*, 2. Aufl. Jena.
- ZANDER, E., und K. WEISS (1964): *Das Leben der Biene*. Stuttgart.