



DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Blütenbiologische Beobachtungen an ausgewählten Rubiaceen des
Esquinas-Regenwaldes (Costa Rica)

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat)

Verfasserin / Verfasser: Stefanie Csekits
Matrikel-Nummer: 9100989
Studienrichtung /Studienzweig (lt. Studienblatt): Biologie / Botanik
Betreuerin / Betreuer: Prof. Michael Kiehn

Wien, im Oktober 2008

Inhalt

Inhalt

Abstract

1. Einleitung

1.1 Motivation

1.2 Allgemeine Information

1.2.1 Die Geschichte der Bestäubungsbiologie

1.2.2 Blütenmerkmale der Rubiaceen

1.2.3 Blütenbiologie Neotropischer Rubiaceen

1.2.4 Bestäubungssyndrome und Bestäuber

1.2.4.1 Bestäubungssyndrome

2. Studiengebiet, Material und Methoden

2.1 Studiengebiet

2.1.1 Geographie

2.1.2 Klima

2.1.3 Vegetation

2.1.4 Esquinas Regenwald

2.2 Feldarbeit

2.2.1 Bestimmung von Pflanzen

2.2.2 Bestimmung von Insekten und Vögeln

2.3. Morphologische Untersuchungen

2.3.1 Infloreszenzen und Blütenvermessungen

2.4 Phänologische Untersuchungen

2.4.1 Blühperioden

2.4.2 Lebensdauer von Einzelblüten

2.5 Belohnung für Blütenbesucher

2.5.1 Duft

2.5.2 Nektar

2.5.2.1 Nektarmenge

2.5.2.1 Nektar Zuckerkonzentration

2.6 Blütenbesucher

2.7 Reproduktionssystem

2.7.1 Bagging-Experimente

2.7.2 Narbenempfängnisbereitschaft

2.7.3 Pollen/Samenanlagen Rate

3. Ergebnisse

3.1 Diverse Blütenbiologische Untersuchungen

3.1.1 Bestäubungssyndrome der Rubiaceae in der Golfo Dulce Region

3.1.2 Heterostyle Arten

3.1.3 Lebensdauer von Einzelblüten

3.2 *Isertia haenkeana*

3.2.1 Morphologie

3.2.1.1 Vegetativer Bau

3.2.1.2 Reproduktive Pflanzenteile

3.2.1.2.1 Infloreszenzen

3.2.1.2.2 Gelbblühende Form von *Isertia haenkeana*

- 3.2.1.2.3 Blüte
- 3.2.1.2.4 Pleiomerie
 - 3.2.1.2.4.1 Sonderfall fusionierte Blüte
- 3.2.2 Phänologie
 - 3.2.2.1 Entwicklung innerhalb der Population
 - 3.2.2.2 Entwicklung der Blüte
 - 3.2.2.2.1 Zeitliche Abläufe während der Anthese
 - 3.2.2.2.2 Der legitime Blütenbesuch
 - 3.2.2.3 Früchte und Samen
 - 3.2.2.3.1 Infukteszenen
 - 3.2.2.3.2 Früchte
 - 3.2.2.3.3. Samen
- 3.2.3 Belohnungen für Blütenbesucher
 - 3.2.3.1 Nektar
- 3.2.4 Blütenbesucher
 - 3.2.4.1 Hymenopteren
 - 3.2.4.2 Ameisen
 - 3.2.4.3 Tagfalter
 - 3.2.4.4 Kolibris
 - 3.2.4.5 Nektarräuber
 - 3.2.4.6 Milben
- 3.2.5 Reproduktionssystem
 - 3.2.5.1 Bagging-Experimente
 - 3.2.5.2 Narbenempfängnisbereitschaft
 - 3.2.5.3 P:O Verhältnis

3.3 *Pentagonia tinajita*

- 3.3.1 Morphologie
 - 3.3.1.1 Vegetativer Bau
 - 3.3.1.2 Reproduktive Pflanzenteile
 - 3.2.1.2.1 Infloreszenzen
 - 3.3.1.2.3 Blüte
 - 3.2.1.2.4 Pleiomerie
 - 3.2.1.2.4.1 Sonderfall fusionierte Blüte
- 3.3.2 Phänologie
 - 3.3.2.1 Entwicklung innerhalb der Population
 - 3.3.2.2 Entwicklung der Blüte
 - 3.3.2.3 Anthese
 - 3.3.2.3.1 Zeitliche Abläufe während der Anthese
 - 3.3.2.3.2 Der legitime Blütenbesuch
 - 3.3.2.4 Früchte und Samen
 - 3.3.2.4.1 Infukteszenen
 - 3.3.2.4.2 Früchte
 - 3.3.2.4.3. Samen
- 3.3.3 Belohnungen für Blütenbesucher
 - 3.3.3.1 Nektar
 - 3.3.3.2 Duft
- 3.3.4 Blütenbesucher
 - 3.3.4.1 Hymenopteren

- 3.3.4.1.1 Stachellose Bienen
- 3.3.4.1.2 Euglossinen
- 3.3.4.2 Ameisen
- 3.3.4.3 Kolibris
- 3.3.4.4 Milben
- 3.3.5 Reproduktionssystem
 - 3.3.5.1 Bagging-Experimente
 - 3.3.5.2 Narbenempfängnisbereitschaft
 - 3.3.5.3 P:O Verhältnis

3.4 *Pentagonia gymnopoda*

- 3.4.1 Morphologie
 - 3.4.1.1 Vegetativer Bau
 - 3.4.1.2 Reproduktive Pflanzenteile
- 3.4.2 Beobachtungen
- 3.4.3 Früchte und Samen
- 3.4.4 Blütenbesucher

4. Diskussion

4.1 Diverse Blütenbiologische Beobachtungen

- 4.1.1 Bestäubungssyndrome
- 4.1.2 Heterostylie
- 4.1.3 Lebensdauer von Einzelblüten

4.2 *Isertia haenkeana*

- 4.2.1 Morphologie
 - 4.2.1.1 Infloreszenzen
 - 4.2.1.2. Blüte
- 4.2.2 Phänologie
 - 4.2.2.1 Früchte und Samen
- 4.2.3 Blütenbesucher/Bestäubungssyndrom
 - 4.2.3.1 Bestäubungssyndrom
 - 4.2.3.2 Blütenbesucher
 - 4.2.3.3 Bestäuberaktivität
- 4.2.4 Nektar
- 4.2.5 Reproduktionssystem

4.3 *Pentagoni tinjita*

- 4.3.1 Morphologie
 - 4.3.1.1 Infloreszenzen
 - 4.3.1.2. Blüte
 - 4.3.1.3 Dichogamie
- 4.3.2 Phänologie
- 4.3.3 Blütenbesucher/Bestäubungssyndrom
- 4.3.4 Nektar
- 4.3.5 Samenverbreitung durch Fledermäuse
- 4.3.6 Reproduktionssystem

4.4 Blütenvergleich innerhalb von 4 *Pentagonia* -Arten

Anhang 1 Fototafeln 1-14
Literaturverzeichnis
Danksagung
Curriculum Vitae

1. Einleitung

1.1 Motivation

Ziel dieser Arbeit war es Informationen in verschiedenen Bereichen zur Blütenbiologie der neotropischen Rubiaceen zu sammeln. Es wurden Daten zur Blütenmorphologie, Phänologie, Reproduktionssystem, Bestäubung und Blütenbesucher für einige bestimmte Arten (*Isertia haenkeana*, *Pentagonia tinajita*, *Pentagonia gymnopoda*) aufgezeichnet. Die Auswahl der Studienobjekte erfolgte in Hinblick auf wenig beschriebene Arten, Arten an gefährdeten Standorten, Verfügbarkeit und Zugänglichkeit. Des Weiteren wurden in einem Überblick die Bestäubungssyndrome der in der Golfo Dulce Region vorkommenden Rubiaceen zusammengefasst und in einem kleineren Teil die Lebensspanne von Einzelblüten festgehalten. Zusätzliche Einzelbeobachtungen, wie die Auszählung der Morphe zweier heterostyler Arten wurden auch in die Arbeit aufgenommen. Ich hoffe, damit den einen oder anderen kleinen Baustein zur besseren Kenntnis dieser in allen Bereichen interessanten und diversen Familie beisteuern zu können.

1.2 Allgemeine Information

1.2.1 Die Geschichte der Bestäubungsbiologie – Eine kurze Einführung

Die ersten Aufzeichnungen von der Notwendigkeit der Bestäubung der Blüten durch Bienen um Früchte oder Samen zu produzieren und der Präsenz von Honig stammen aus dem Alten Testament, aus Aristoteles "Geschichte der Tiere" und aus Virgils "Georgics". Theophrastus (373-287 v.Chr.) beschreibt ausführlich die Vorgehensweise Dattelpalmen per Hand zu bestäuben und noch bis ins 16. Jahrhundert soll er als einer der herausragendsten Botaniker des klassischen Altertums gelten.

Erst gegen Ende des 17. Jahrhunderts setzt sich die Idee durch, daß eine sexuelle Vereinigung bei der Reproduktion der Pflanzen stattfindet und daß die Staubblätter den männlichen Organen zuzuordnen sind und Griffel und Fruchtknoten den weiblichen Organen entsprechen. 1682 beschreibt Nehemiah Grew in "The Anatomy of Flowers", einem Auszug aus seinem Buch "Anatomy of Plants", als erster die Rolle der Staubblätter als männliche Blütenorgane.

Die innovativen Bestäubungs-Experimente von Rudolph Jacob Camerarius (1665-1721) lassen ihn zur Erkenntnis kommen: „... , daß was die Ausnahme in der Tierwelt ist, könnte die Regel bei den Pflanzen sein!“. Damit nimmt er Bezug auf die Koexistenz männlicher und weiblicher Organe in einer Blüte, also den Hermaphroditismus bei Pflanzen, im Gegensatz zum sexuellen Dimorphismus in der Tierwelt. Den ersten gezielten Versuch zum Hermaphroditismus der Pflanzen machte Richard Bradley 1717 mit Tulpen. Patrick Blair führte wenig später ein sehr ähnliches Experiment durch, bei dem er Tulpen, denen er zuvor die Staubblätter entfernt hatte, über eine Vegetationsperiode beobachtete und feststellte, daß Blütenbesuche von mit fremdem Pollen beladenen Bienen zur Frucht-reife und Samenbildung führten.

Der Begründer der systematischen Erforschung der Beziehung zwischen Blüten und Insekten war Christian Konrad Sprengel (1750-1784). In seiner Publikation „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ beschrieb er äußerst genau und detailgetreu über 500 Arten in ihrem Blütenbau und strukturellen Anpassungen an Insekten und sogar das Phänomen der Windbestäubung. Charles Darwin's „Origin of Species“ von 1859 und seine Arbeit im Gebiet der Bestäubungsbiologie hatten nicht nur Eindruck in der wissenschaftlichen Welt hinterlassen – das Interesse an Pflanzen-Insekten-Interaktionen und an der Bestäubungsbiologie an sich erfasste ein viel breiteres naturinteressiertes Publikum. Die folgenden Jahrzehnte waren die klassische Periode der Blütenbiologie, wo vieles unseres heutigen Wissens über Bestäubung und Blütenbesucher gesammelt wurde. Die Begeisterung für die neu entdeckten Arten aus dem amerikanischen Kontinent, exotische Pflanzen wie farbenfrohe Insekten und andere Tiere, erfasste nicht nur Wissenschaftler sondern Naturliebhaber in ganz Europa. Am Ende des 19. Jahrhunderts standen viele bedeutende blütenbiologische Arbeiten, wie Anton Kerner von Marilaun's „Natural History of Plants“ und das 3 bändige Gesamtwerk „Handbuch der Blütenbiologie“ (1898-1905) von Paul Knuth.

Nach der Jahrhundertwende vererbte das Interesse an der Blütenbiologie. Neue Forschungsrichtungen wie Genetik, Zellforschung und Experimentelle Botanik (Pflanzenphysiologie, Morphologie, Paläobotanik) eroberten das Feld. Erst 1926, als Fritz Knoll den Insektenfallenmechanismus in der Gattung *Arum* publizierte und Leopoldine Müller ihre Arbeit über eine ähnliche Strategie in *Ceropegia woodii* präsentierte, wurden neue Aspekte der Bestäubungsökologie entdeckt und faszinierten die wissenschaftliche Welt abermals. Dank der Beiträge von Otto Porsch, Lennart van der Pijl, Herbert Baker, Stefan Vogel und vielen anderen wurde die Bedeutung der Bestäubung durch Fledermäuse und Vögel in den Tropen erkannt. Parallel zu diesen Erkenntnissen in der Bestäubungsbiologie, konnten auch die neuen Wissenschaften Erfolge verzeichnen: unabhängig von einander ent-

deckten Walter Flemming und Eduard Strasburger die zwei grundsätzlichen Formen der Zellteilung: Meiose und Mitose, die Mendel'schen Gesetze gewannen plötzlich wieder an Bedeutung, die DNA wurde als Träger der genetischen Information identifiziert, und eine völlig neue Sichtweise auf die Evolutionstheorie und die molekularen Mechanismen der Vererbung war möglich. Studien an Populationen und ihrer genetischen Zusammensetzung wurden gemacht, der Energiefluss in einem natürlichen System erforscht. Es entstand ein neuer Zugang zur Bestäubungsökologie, indem viele Wissenschaften zu einem größeren Verständnis beitrugen. Ab den 50er Jahren des 20. Jahrhunderts wurden viele fundierte Arbeiten zur Blütenbiologie veröffentlicht, darunter: „Einführung in die Blütenökologie“ von H.Kugler (1955), „Die Biologie der Blüte“ von F. Knoll (1956), „The Story of Pollination“ von B.J.D. Meuse (1961), „Floral Biology“ von Mary Percival (1965), „The Principles of Pollination Ecology“ von Faegri & van der Pijl (1966) und „The Pollination of Flowers“ von Proctor & Yeo (1973). Zusätzlich entstanden Anleitungen moderner Arbeitsmethoden für Bestäubungsbiologen, wie „Pollination Ecology: A Practical Approach“ von Dafni (1992) und „Techniques for Pollination Biologists“ von Kearns & Inoue (1993).

In allen neueren blütenbiologischen Arbeiten stehen das Erfassen von Zusammenhängen und die Erklärung von Abläufen im Vordergrund – damit ist der Weg frei für viele neue interessante Beiträge um unser Verständnis der Bestäubungsökologie zu bereichern. (nach PROCTOR, YEO & LACK, 1996)

1.2.2 Blütenmerkmale der Rubiaceen

Rubiaceenblüten sind im Allgemeinen radiärsymmetrisch mit einer mehr oder weniger engen Kronröhre, die in Form und Länge sehr variabel sein kann und umgeschlagene Kronzipfel aufweist (Vgl. Abb.1.2.3.1). Zygomorphe Blüten sind nur von einigen wenigen verholzenden Gattungen bekannt (ROBBRECHT 1988). Die Blütengröße kann von einigen Millimetern bis zu Dezimetern Länge variieren. Pentamere Blüten sind am häufigsten, doch ist in einigen Triben die Tendenz zur Reduktion der Kronzipfelanzahl auf 4 deutlich zu erkennen. Pleiomerie kommt ebenfalls in der Familie vor, Fälle von bis zu 12-zähligen Blüten sind bekannt (ROBBRECHT, 1988).

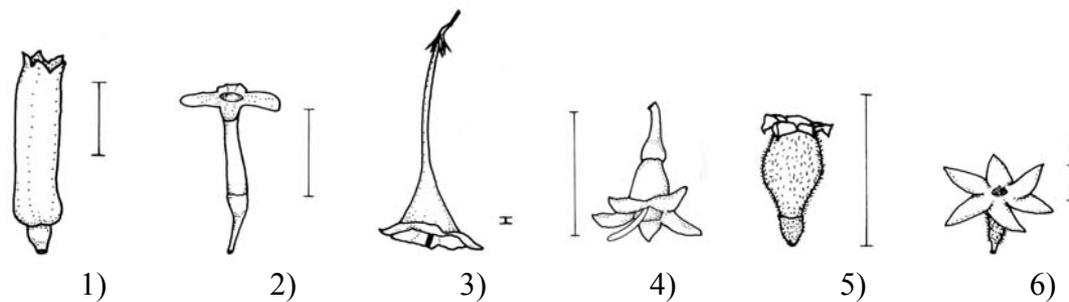


Abb. 1.2.3.1: Blütenformen der Rubiaceen in der Golfo Dulce Region. (1) Röhrenförmig *Hamelia patens*, (2) Stieltellerblüte *Faramaea suerrensis*, (3) Trichterblüte *Osa pulchra*, (4) Glockenblume *Chicocca alba*, (5) krugförmig *Psychotria solitudinum*, (6) radförmig, *Duroia costaricense*. Linie = 1 cm.

Kronzipfel sind meist rund und ganzrandig und zeigen oft charakteristische Ausformungen aufgrund der Lage in der Knospe – so sind kontorte, imbricate oder valvate Ästivation innerhalb der Familie möglich (ROBBRECHT, 1988). Die Kronzipfel können stark nach außen gebogen sein und manchmal sogar dichotome Verzweigungen aufweisen, die die Blüten insgesamt auffälliger erscheinen lassen um Blütenbesucher anzulocken. Die am häufigsten verbreitete Blütenform ist der Stieltellertyp, wobei die Kronröhre im Allgemeinen länger ist als die Kronzipfel, die im rechten Winkel vom Kronröhrenschlund abstehen. Die dominierende Blütenfarbe innerhalb der Rubiaceen ist weiß, weiters treten cremefarbene, grünlich bis gelbe, blau bis violette und am seltensten rote Blüten auf.

Der Kelch ist normalerweise verwachsen mit deutlich freien Kelchzipfeln, die in manchen Fällen blattähnlich ausgebildet sein können oder teilweise bis gänzlich reduziert sein können. Fallweise ist auch der gesamte Kelch nicht ausgebildet oder nur mehr als winziger Rest vorhanden. Generell überlappen die Kelchzipfel einander nicht, sollte das jedoch der Fall sein, zeigen sie nicht notwendigerweise die gleichen Ästivationsverhältnisse wie die Kronzipfel (ROBBRECHT, 1988). An der Kelchbasis im Inneren sind Kolleren zu finden, die eines der charakteristischen Merkmale der Rubiaceen darstellen. Meistens sind sie dem Typus der Kolleren an den Stipeln gleich. Ihre Funktion ist es wachsartige Substanzen zum Schutz der meristematischen Gewebe abzusondern. Im Gegensatz zur Krone zeigt der Kelch häufiger Zygomorphie, die zum Beispiel durch ein spathaähnliches Kelchblatt ausgedrückt sein kann. Ungleichmäßig entwickelte Kelchzipfel, die sich sowohl in Größe und Farbe unterscheiden, als auch gleichmäßige und petaloid ausgebildete Kelchzipfel treten in verschiedensten Arten auf.

Das Androeceum besteht generell aus einem kompletten Kreis an Stamina, die sitzend sein können, oder meistens klar differenzierte Filamente aufweisen. Die Filamente sind mit der Kronröhre verwachsen, wobei sie in Schlundnähe wieder frei sind. Selten treten gänzlich freie Filamente auf oder Filamente, die in der Länge differieren, sowie Filamente, die an der Basis verwachsen sind. Die Antheren sind meistens intrors und bestehen aus vier Theken, die sich der Länge nach öffnen (ROBBRECHT, 1988).

Das Gynoeceum besteht meistens aus einem zweikarpelligen, unterständigen Fruchtknoten mit einem Griffel, der in der Regel länger als die Narbenlappen ist. Die Anzahl der Narbenlappen spiegelt meistens die Anzahl der Karpelle wieder. In abgeleiteten Arten ist die Narbe aus zwei geschlossenen Narbenlappen aufgebaut, die sich bei Reife öffnen und Empfangsbereitschaft signalisieren. Ein intrastaminaler Diskus über dem Fruchtknoten an der Basis der Kronröhre produziert grosse Mengen an Nektar für Bestäuber. Die zentralwinkelständige Plazentation ist typisch für die Familie. Die Anzahl der Samenanlagen pro Plazenta variiert von eins bis vielzählig (ROBBRECHT, 1988).

1.2.3 Blütenbiologie neotropischer Rubiaceen

Die Gattungen der Familie der Rubiaceen sind mit Ausnahme von etwa 10 % durch die Ausbildung zwittriger Blüten gekennzeichnet. Die Lebensdauer einer Einzelblüte ist bei den tropischen Rubiaceen selten länger als ein bis zwei Tage, das haben auch die Untersuchungen zu dieser Arbeit bestätigt. Die Blütezeit ganzer Bestände ist entweder über das ganze Jahr gegeben, oder nur saisonal, über einige Monate im Jahr. Der Blürrhythmus der Rubiaceen wurde nach HALLÉ (1967) in zwei Typen eingeteilt: Infloreszenzen, deren Einzelblüten synchron alle zur selben Zeit blühen oder asynchron nach bestimmter Aufblühfolge. Eine Reihe von speziellen Anpassungen und Mechanismen wurden innerhalb der Familie entwickelt um Fremdbestäubung zu fördern und Selbstbestäubung zu reduzieren. Blütenbiologische Merkmale spielen in Kombination mit anderen Kriterien eine bedeutende Rolle in der systematischen Abgrenzung zwischen den Unterfamilien.

Proterandrie

Proterandrie bedeutet, dass der Pollen frei wird bevor die Narben rezeptiv werden – die Blüte ist funktionell männlich und geht später, mit dem Reifen der Narbenoberfläche in ein funktionell weib-

liches Stadium über. Die zeitliche Trennung (Dichogamie) von männlichen und weiblichen Blütenorganen, verhindert, dass Selbstbestäubung zum überwiegenden Bestäubungsmodus wird. Proterandrie gilt generell als abgeleitetes Merkmal und liegt speziell bei insektenbestäubten Arten vor (LLOYD & WEBB 1986, BERTIN & NEWMAN 1993). Bei den Rubiaceen ist Proterandrie sehr häufig. Proterogynie, die Vorweiblichkeit, ist dagegen sehr selten.

Heterostylie

Heterostylie ist ein weit verbreitetes blütenbiologisches Merkmal in der Familie. In keiner anderen Pflanzenfamilie gibt es in Relation so viele heterostyle Arten wie bei den Rubiaceen. Bei der Heterostylie, einer Form der Herkogamie, der räumlichen Trennung von Antheren und Narben, variiert die Griffellänge und Antherenfilamentlänge innerhalb der Art so, dass es langgriffelige und kurzgriffelige Formen gibt (RICHARDS, 1986). In manchen Fällen drückt sich dieses Phänomen auch in unterschiedlicher Pollengröße und Pollenoberfläche des jeweiligen Morphs aus. Bei den Rubiaceen ist Heterodistylie in der Subfamilie der Rubioideae und speziell in den Triben Hedyotideae und Psychotrieae vertreten (ROBBRECHT, 1988). Sie ist eine effektive Art um Selbstbestäubung zu verhindern und bereits Darwin erkannte ihre Bedeutung als Fremdbestäubungs-Mechanismus.

Sekundäre Pollenpräsentation:

Sekundäre Pollenpräsentation oder der „ixoroide Bestäubungsmechanismus“ ist sehr häufig in der Familie anzutreffen. Dabei wird der eigene Pollen innerhalb der noch geschlossenen Knospe (knapp vor dem Öffnen der Blüte) auf einem anderen Blütenorgan als den Antheren abgeladen, in der Regel an Griffel und Narbe oder an der Narbe allein. Manchmal erfolgt nach Öffnung der Blüte eine markante Verlängerung des Griffels innerhalb von nur einer Stunde, wobei je nach räumlicher Trennung zwischen empfängnisfähigem Bereich der Narbe und Pollenablagerungsstelle und damit Möglichkeit zur Selbstbestäubung, in verschiedene Ausbildungsformen unterteilt wird. Eine wichtige Rolle kommt der Gestaltung des Pollenpräsentationsorgans zu. Es können Haare oder warzige Strukturen ausgeformt werden oder es wird eine klebrige Flüssigkeit sezerniert, damit der Pollen besser haftet. Sekundäre Pollenpräsentation ist immer von Proterandrie begleitet (YEO, 1993). Heterostylie und Sekundäre Pollenpräsentation schließen einander aus! Sekundäre Pollenpräsentation ist aus den Triben Albertaceae, Aulacocalyceae, Cephalanthaceae, Chiococcaceae, Cinchoneae-

Mitragyninae, Cinchoneae-Cinchoninae, Coffeae, Gardenieae, Guettardeae, Hypobathreae, Naucleaeae, Pavetteae, Retiniphyllae und Vanguerieae bekannt (ROBBRECHT, 1988).

Pollen-Projektion

Ein spezieller Mechanismus, der an Proterandrie gekoppelt und an sekundäre Pollenpräsentation angelehnt ist, ist die so genannte Pollen-Projektion. Die stark behaarten Antheren von einigen Posoqueria-Arten haften röhrenförmig aneinander in der geöffneten Blüte, wobei die Theken sich nach innen gerichtet, intrors, öffnen. Sobald ein Bestäuber kommt, und die unter Spannung stehenden Antheren berührt, springen sie auf und schleudern das gesamte Pollenpaket auf das Insekt. Darauf verschließt ein zurückgerolltes Filament den Zugang zur Kronröhre und zur Narbe. Nachdem die Filamente welken, wird die rezeptive Narbe frei zugänglich. Dieser Mechanismus ist von *Posoqueria latifolia*, *P. longiflora* und *P. fragrans* (OPLER, FRANKIE & BAKER, 1980) bekannt.

Unisexuelle Blüten:

Unisexuelle Blüten sind aus vielen Arten bekannt, wobei die diözische Situation gegenüber der Monözie überwiegt. Oftmals gehen sekundäre Pollenpräsentation mit sekundärer Eingeschlechtigkeit einher, wie bei den Gardeniaen: Weibliche Blüten haben einen sehr großen Fruchtknoten mit zahlreichen Samenanlagen, gut ausgebildete Narbenlappen und deutlich sichtbare Staminodien, die aber keinen fertilen Pollen produzieren. Männliche Blüten hingegen haben einen völlig reduzierten Fruchtknoten, aber ein sehr gut ausgebildetes Pollenpräsentationsorgan! (PUFF, 1999) In manchen Fällen ist der sexuelle Dimorphismus sogar in der unterschiedlichen Anzahl der Blütenorgane widergespiegelt.

1.2.5 Bestäubungssyndrome und Bestäuber der Rubiaceae

Die Rubiaceen gehören zu den dominierenden nektartragenden Pflanzen in tropischen Ökosystemen (OPLER 1983). Der überwiegende Teil der neotropischen Arten ist daher zoophil. Verschiedenste Bestäubungssyndrome sind in der Familie anzutreffen - Melitto-, Psycho-, Phalaeno- und Sphingophilie (VOGEL, 1954), weiters weniger häufig Ornithophilie und Chiropterophilie (ROBBRECHT, 1988) - ein geringerer Anteil der Taxa zeigt obligate Autogamie - Kleistogamie, wie zum

Beispiel bei *Psychotria mertoniana* (WILL, 2001) oder in seltenen Fällen Anemophilie (Abb.1.2.3.2, g). Für diese Arbeit wurden Informationen über Bestäubungssyndrome zu den in der Golfo Dulce Region vorkommenden Rubiaceen-Arten gesammelt.

1.2.5.1. Bestäubungssyndrome

Melittophilie (Bienen-Bestäubung)

Bienenblüten sind optisch auffällig, meist gelb, weiß, pastellfarben oder grün, besitzen vielfach Duft und bieten Nektar und Pollen als Belohnung für Blütenbesucher an. Bienenblüten können in zwei Kategorien eingeteilt werden. Sie sind entweder einfach, radiärsymmetrisch und relativ unspezialisiert oder kompliziert, zygomorph und mit speziellen Merkmalen ausgestattet (PROCTOR, YEO & LACK) (Abb.1.2.3.2, a). Eine spezielle Technik bei der Bestäubung von Bienenblüten, die auch in den Rubiaceen häufig vorkommt, ist die so genannte buzz-pollination (BUCHMANN, 1983). Die reifen Antheren entlassen den Pollen nur wenn die Biene während des Kontaktes mit der Blüte mit den Flügeln schlägt und damit den Pollen herausschüttelt.

Psychophilie (Tagfalter-Bestäubung)

Tagfalterblüten sind meistens auffällig, aber zart gebaut und bieten eine Landemöglichkeit für Blütenbesucher an (Abb.1.2.3.2, b). Gewöhnlich sind sie rosa, rot bis violett gefärbt und mit Duft ausgestattet. Dünflüssiger Nektar wird in mehr oder weniger langen Kronröhren oder Spornen gesammelt und ist nur für die langen Saugrüssel der Schmetterlinge erreichbar (VOGEL, 1954). Hochspezialisierte Beziehungen zwischen Blüte und Bestäuber sind in psychophilen Blüten zu finden.

Sphingophilie (Nachtschwärmer-Bestäubung)

Sphingophile Blüten sind generell tubulär oder vom Pinseltyp, weiß bis blass-gelb, besitzen einen schweren süßen Duft und sind nachtblühend (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971) (Abb.1.2.3.2, c).

Sie öffnen sich in der Abenddämmerung oder erst nachts und produzieren große Mengen an Nektar für ihre Bestäuber, die im Schwirrfly vor den Blüten stehen und den Nektar daraus saugen.

Phalaenophilie (Nachtflieger-Bestäubung)

Blüten, die von Nachtfaltern (Noctuidae = Eulenflieger, Geometridae = Spanner, Pyralidae = Zünsler, etc.) besucht werden, zeigen in etwa die gleichen Verhältnisse wie sphingophile Blüten, nur sind sie insgesamt kleiner und weniger stabil ausgebildet (Abb 1.2.3.2 d). (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979) Oftmals sind die Blüten zu Köpfchen zusammengefasst um auffälliger zu erscheinen. Nachtfalter fliegen um einiges langsamer und landen auf den Blüten im Gegensatz zu den schnell fliegenden Nachtschwärmern. Zusätzlich benötigen sie auch weniger Nektar um ihren Energiebedarf zu decken.

Ornithophilie (Vogel-Bestäubung)

Vogelblüten sind charakterisiert durch kontrastreiche Färbungen in rot, orange, gelb oder weiß um die visuelle Anziehungskraft für Bestäuber über lange Distanzen zu gewährleisten (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). Die Blüten sind durchwegs röhrenförmig mit großen Mengen an dünnflüssigem Nektar. In manchen Fällen werden von den Pflanzen fleischige und saftige Blütenteile als Belohnung für frugivore Vögel angeboten. Die meisten ornithophilen Blüten sind geruchlos, zumal der Geruchssinn bei Vögeln sehr schlecht ausgebildet ist. In den Neotropen erfüllen Kolibris die Funktion der Vogel-Bestäubung. Nachdem sie meistens vor den Blüten im Schwirrfly stehen (STILES 1981, WESTERKAMP, 1990), ist keine Landemöglichkeit notwendig (Abb.1.2.3.2 e). Kolibris sind sehr territoriale Tiere (BENÉ 1946) und verteidigen „ihre „ Infloreszenzen gegenüber anderen Kolibris oder Insekten (BOYDEN, 1978; CARPENTER 1979).

Myophilie (Fliegen-Bestäubung)

Myophilie wird grundsätzlich in zwei Arten von Fliegen-Bestäubung unterteilt: Myophilie im eigentlichen Sinn und Sapromyophilie. Bei ersterer werden von Wollschweben, Schwebfliegen und anderen Nektar und Pollen bei regelmäßigen Blütenbesuchen als Nahrung gesammelt. Letztere suchen Aas und Dung auf und werden nur von Blüten, die Gerüche und Aussehen imitieren angezogen. Bei diesen speziellen Mimikry-Blüten wird keine Belohnung angeboten, um die Insekten den-

noch zum Zweck der Bestäubung einzusetzen sind vielfach Fallen ausgebildet, die die Blütenbesucher zum Kontakt mit Pollen und Narben zwingen (VOGEL, 1954, 1978). Innerhalb der Rubiaceen sind lediglich myophile Arten bekannt, die eher schwachen bis gar keinen Duft haben, von violett, blau über weiß gefärbt sind und Scheiben- oder Röhrenblüten besitzen

Chiropterophilie (Fledermausbestäubung)

Fledermausblüten sind verhältnismäßig groß und auffällig gestaltet, oft glockenförmig, meist weiß oder hell gefärbt und besitzen einen starken Geruch. In den Neotropen sind oft schwefelähnliche, modrige Düfte in chiropterophilen Blüten anzutreffen. Die Blüten sind geöffnet während der Nacht und werden von nektarivoren Fledermäusen im Schwirrflug besucht, oder bei größeren Tieren, die sich beim Nektartrinken anklammern müssen, findet man charakteristische Spuren ihrer Krallen an den Blüten (Abb.1.2.3.2, f). Fledermausblüten besitzen große Mengen an dünnflüssigem Nektar. (FAEGRI&VAN DER PIJL, 1979; VOGEL, 1968-69)

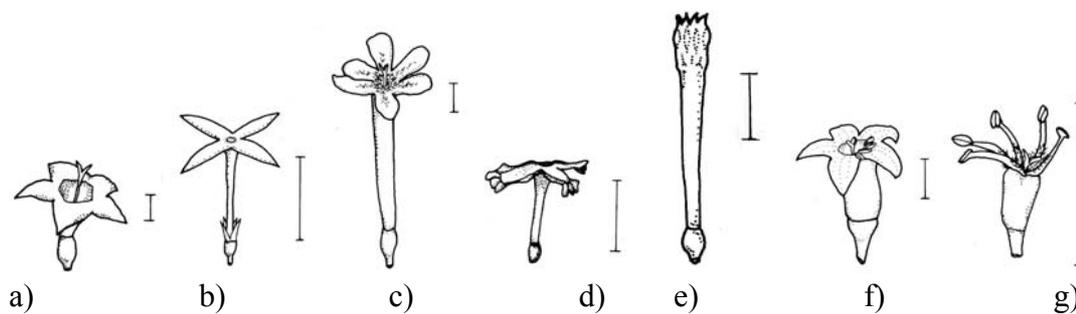


Abb.1.2.3.2: Bestäubungssyndrome von Rubiaceen in der Golfo Dulce Region: (a) Melittophilie in *Psychotria deflexa*, (b) Psychophilie in *Gonzalagunia osaensis*, (c) Sphingophilie in *Isertia laevis*, (d) Phalaenophilie in *Guettarda crispiflora*, (e) Ornithophilie in *Isertia haenkeana*, (f) Chiropterophilie in *Condaminea corymbosa*, (g) Anemophilie in *Alseis blackiana*. Linie = 1cm.

2. Studiengebiet, Material und Methoden

2.1 Studiengebiet

2.1.1 Geographie

Costa Rica ist Teil der mesoamerikanischen Landbrücke, die Nordamerika mit Südamerika verbindet. Die genaue geografische Position ist zwischen 82°33' und 85°58' westlicher Länge und 8°02' und 11°13' nördlicher Breite. Im Norden grenzt Costa Rica an Nicaragua, im Süden an Panama. Mit dem Atlantik im Osten hat es ca 210 km Küstenlinie und mit dem Pazifik über 1020 km.

Vier Bergketten durchziehen das 51 032 km² große Land von Norden nach Süden und teilen es in die atlantische Tiefebene und das pazifische Einflußgebiet. Entlang der nördlichsten Bergkette, der Cordillera Guanacaste liegen aktive Vulkane wie Rincon de la Vieja (1806m), Tenorio (1916m) und Volcán Arenal (1657m). Daran schließt die nicht vulkanische Cordillera de Tilaran mit ihrer höchsten Erhebung von etwa 1700m an und mündet in die Cordillera Central, die die bekannten Vulkane Poás (2708m), Barva (2906m), Irazú (3423m) und Turrialba (3340m) beinhaltet. Dazwischen liegt das so genannte Zentraltal mit der Hauptstadt San José auf etwa 1000 m Seehöhe, in dem fast 3 Millionen Einwohner leben. Der südlichste Gebirgszug Costa Ricas ist die Cordillera de Talamanca, die auch den höchsten Berg des Landes, den Cerro Chirripó (3820m), trägt. Im Gegensatz zu seinem nördlichen Nachbarn Nicaragua besitzt Costa Rica keine nennenswerten Seen außer dem künstlich aufgestauten Arenalsee, der immerhin eine Fläche von etwa 80 km² einnimmt. An der pazifischen Küste bildet sich 2 Halbinseln aus – die Halbinsel Nicoya im trocken geprägten Norden und die regenwaldbedeckte Peninsula de Osa im Süden (JANZEN, 1983).

2.1.2 Klima

Costa Rica liegt 10° nördlich des Äquators und gehört zur tropischen Klimazone. Tropisches Klima ist durch geringe Temperaturschwankung während eines ganzen Jahres im Gegensatz zu großen Temperaturunterschieden während eines einzelnen Tages gekennzeichnet. Tag und Nacht sind in etwa gleich lang. Während der Monate Dezember bis April herrscht in Costa Rica Trockenzeit, wobei es trotzdem regnet, die Niederschläge jedoch deutlich geringer sind. Die Trockenzeit ist wesentlich kürzer als die Regenzeit. Die topographische Vielfältigkeit des Landes beeinflusst in großem Maße auch das Klima in den einzelnen oft sehr unterschiedlich geprägten Lebensräumen – ein wesentlicher Faktor für die Vielfalt der Natur. Generell sind in den Tropen die Höhenstufen ein klimabestimmender Faktor (COEN, 1983). Die Ausbildung der Gebirgskette mit Nord-Süd-Verlauf bewirkt eine zusätzliche deutliche Differenzierung in eine karibische und pazifische Klimaregion und fungiert als kontinentale Wasserscheide.

2.1.3 Vegetation

Costa Rica gehört zum neotropischen Pflanzenreich. Das Land ist für seine große Artenvielfalt bekannt. Die potentielle natürliche Vegetation bilden immergrüne bis halbimmergrüne Wälder. Ausgenommen davon sind kleinere Gebirgserhebungen in den Talamanca-Bergen, die bis in die subalpine Höhenstufe hinauf reichen, wo subalpine Regenparamó Vegetation ausgebildet wird (HOLDRIDGE ET AL, 1971).

2.1.4 Das Projekt Esquinas Regenwald (Regenwald der Österreicher)

Im Jahre 1991 stellte die Regierung Costa Ricas das Gebiet des Esquinas Regenwaldes in der südlichen Landesregion nahe Golfito unter Naturschutz und widmete es in Nationalparkfläche um. Da jedoch die finanziellen Mittel fehlten, den Schutz des Gebietes aufrecht zu erhalten, gründete der Wiener Musiker Prof. Michael Schnitzler den Verein Regenwald der Österreicher. Dessen erklärtes Ziel war und ist es nach wie vor das etwa 159 km² große Regenwaldgebiet an der Pazifikküste Mittelamerikas vor der Abholzung zu schützen, indem er die Grundstücke mit Hilfe von Spenden engagierter Naturfreundinnen und Naturfreunde "freikaufte" und der Republik Costa Rica schenkt. Ein Vertrag mit dem dortigen Umweltministerium garantiert, dass sie in den Nationalpark Piedras Blancas eingegliedert werden. Bisher wurden ca. 34,7 km² freigekauft und erhielten den symbolischen Namen "Regenwald der Österreicher" (RWÖ website, Stand: 2008).

2.2 Feldarbeit

Die Aufenthalte in der Biologischen Station La Gamba, im Gebiet des Esquinas Regenwaldes, erfolgten von Juli bis September 1999 und von Februar bis April 2000, mit zusätzlichen, privaten Kurzbesuchen in den Jahren 2001, 2004 and 2006.

2.2.1 Bestimmung von Pflanzen:

Pflanzen wurden mittels folgender Bestimmungsliteratur identifiziert: "Flora costaricensis – Family No 202, Rubiaceae" (TAYLOR & BURGER, 1993) und "Flora of Panama – Rubiaceae", Teil 1 und 2

(Dwyer, 1980). Während des ersten Forschungsaufenthaltes von Juni – September 1999 wurde ich von meiner Kollegin Sabine Will begleitet, deren Wissen über die im Gebiet vorkommenden Arten sehr hilfreich war. Eine nicht publizierte Arbeit von Barry Hammel mit einem Bestimmungsschlüssel und Beschreibungen zu den Rubiaceen Costa Ricas wurde ebenfalls zur Bestimmung der gesammelten Pflanzen herangezogen. Pflanzenbelege sind im Herbarium des Museo Nacional San José, Costa Rica und am Institut für Botanik der Uni Wien, Österreich, untergebracht.

2.2.2 Bestimmung von Insekten und Vögeln:

Blütenbesuchende Insekten wurden mit Hilfe von Nalgene-Fläschchen direkt von Blüten und Früchten gesammelt. Um eine Veränderung in der Farbe des Thorax der Prachtbienen durch Tötung mit Alkohol zu vermeiden, wurden die Insekten schockgefroren. Euglossinen-Spezialistin Ju-Lin Weng vom zoologischen Institut der Universität Costa Rica (UCR) half die Prachtbienen zu identifizieren oder zumindest die Gattung zu bestimmen. Häufig fanden sich Ameisen, die mit einigen Arten assoziiert waren, diese wurden von Renate Fischer (Institut für Botanik, Wien) bestimmt. Prof. Walz (Institut für Zoologie, Wien) identifizierte die in Blüten und an anderen Pflanzenteilen gefundenen, und anschließend in Essig's Aphid Fluid konservierten Milben.

Vögel wurden unter Zuhilfenahme des Feldbestimmungsbuches "Fieldguide to the Birds of Costa Rica" (Stiles, Skutch) in vivo oder von Fotos und Video-Aufnahmen identifiziert.

2.3. Morphologische Untersuchungen

2.3.1 Infloreszenzen und Blütenvermessungen

Zunächst wurde das äußerliche Erscheinungsbild der untersuchten Objekte charakterisiert und mit Fotos dokumentiert. Dabei standen Habitus, Verzweigungsmuster und morphologische Besonderheiten, wie Stipel, Kolleteren etc. im Vordergrund. Blütenmerkmale wie Länge der Kronröhre, Kronen Durchmesser, Durchmesser an der Kronröhrenbasis, Durchmesser des Kronröhrenschlunds, Griffellänge, Narbenlänge, Antherenlänge, Filamentlänge wurden mit einem genormten Standard Lineal gemessen. Weiters wurden Farbe, Gesamtzustand der Blüte, Anthesestadium, sowie das

Vorhandensein von Nektar und Duft aufgezeichnet. Verschiedene Altersstadien von Knospen, Blüten und Früchten und gesamte Infloreszenzen wurden nach frischem Material gezeichnet um die Entwicklung und morphologischen Verhältnisse zu illustrieren. Bei der Gattung *Isertia* wurden zusätzlich Knospenstadien im Rasterelektronen-Mikroskop (REM) untersucht. Dazu wurde alkoholfixiertes Knospenmaterial kritischpunkt-getrocknet, danach mit Gold besputtert und schließlich im Jeol-T300 REM betrachtet und fotografiert. Die Rohzeichnungen mit Bleistift wurden später mit Tusche übertragen. Pflanzenproben wurden in Alkohol oder FAA fixiert für spätere Beobachtungen unter dem Binokular oder Mikroskop. Alle Fotos wurden mit einer Minolta Maxxum 9xi gemacht mit folgenden Objektiven: Minolta AF: 28-105 mm, Minolta F: 100-300 mm, Macro Sigma AF: 90 mm und einem Minolta Maxxum 5200i Blitzgerät.

2.4 Phänologische Untersuchungen

2.4.1 Blühperioden

Zur Kennzeichnung von ganzen Pflanzenindividuen oder Infloreszenzen wurden Schilder aus Metallfolie verwendet. Codes zur Unterscheidung wurden in die Metallschilder mit einem Bleistift eingraviert und das Schild schließlich mit einem Stück Draht an der Pflanze befestigt. Diese Art der Kennzeichnung funktionierte für längere Beobachtungszeiträume auch unter den tropischen Wetterbedingungen sehr gut. Einzelne Blüten wurden mit farbigen, synthetischen Wollfäden gekennzeichnet, die es aufgrund ihrer Haltbarkeit, auch nach einigen Wochen noch ermöglichten, die markierten Fruchtknoten problemlos wieder zu finden. Der Entwicklungszustand der Infloreszenzen, Blütenknospen, Blüten und Früchte wurde in regelmäßigen Abständen aufgezeichnet.

2.4.2 Lebensdauer von Einzelblüten

Um die Lebensdauer von Einzelblüten zu bestimmen, mussten zunächst Individuen in Anthese mit zugänglichen Infloreszenzen gesucht werden. Späte Knospenstadien wurden am Tag vor der Anthese mit einem farbigen, synthetischen Wollfaden versehen. An den darauf folgenden Tagen, bis die Kronröhre abgefallen war, wurden die Blüten überprüft und bei dieser Gelegenheit Merkmale wie Größe, Form, Farbe, Präsenz von Nektar und Duft und zufällig beobachtete Blütenbesuche aufgezeichnet.

2.5 „Belohnungen“ für Blütenbesucher

2.5.1 Duft

Neben dem simplen Geruchs-Überprüfen ob generell Duft in den Blüten produziert wurde, kam für die qualitative Auswertung ein einfacher Geruchstest zum Einsatz (LEX, 1945). 5 frische Blüten wurden in folgende Teile zerschnitten: Kelch, Kronröhre inklusive Antheren, Kronzipfel mit Griffel und Narbe, Fruchtknoten mit nektarproduzierendem Diskus. Diese Blütenteile wurden jeweils in 5 saubere Glasfläschchen gegeben, die gut verschlossen einige Zeit aufbewahrt wurden damit sich der Geruch intensivieren konnte. Anschließend wurden die Fläschchen an 5 Testpersonen gegeben, die den Duft für jeden Blütenteil charakterisierten.

2.5.2 Nektar

2.5.2.1 Nektarmenge

Nektar wurde mit kalibrierten 20 μ l Glas-Mikrokapillarröhrchen aus der Kronröhre der Blüten entnommen. Bei Nektarmengen unter 20 μ l wurde die im Glasröhrchen enthaltene Nektarsäule mit dem Lineal gemessen und mit der Formel, Nektar in mm multipliziert mit dem Faktor 0,263 (20/76mm entspricht der Länge des Röhrchens), in μ l umgerechnet. Im Falle von *Pentagonia tinajita* konnte aufgrund der zygomorphen Ausbildung der Kronröhre die Nektarkammer nur mit Durchbohren der Kronröhre an der Basis erreicht werden. Die Nektarmengen pro Blüte wurden zu verschiedenen Intervallen während des Tages und der Nacht (6:00, 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00, 18:00, 22:00, 0:00, 4:00) gemessen und notiert.

2.5.2.2 Nektar Zucker-Konzentration

Nektarproben wurden mit Mikrokapillarröhrchen zu verschiedenen Zeiten (6:00, 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00, 18:00) aus gebaggtten und ungebaggtten Blüten entnommen. Zu bestimmten Tagesstunden waren nur geringe Mengen an Nektar vorhanden, weshalb Nektar aus mehreren Blüten für eine Messung mit dem Refraktometer, welches eine Mindestmenge von Flüssigkeit benötigt um richtig zu funktionieren, verwendet wurde (Pooling). Der Saccharose-Gehalt wurde mit einem

Handrefraktometer (von Karl Zeiss, Jena Jenoptik, Schliessmann Hand-Refraktometer 0-32%) gemessen, wobei die Ergebnisse in % Saccharose der Lösung angegeben wurden bereits unter Berücksichtigung der Temperatur-Korrektur laut Tabelle (+0,8% bei 30°C, +0,9% bei 32°C, +1,1% bei 34°C).

2.6 Blütenbesucher

Blütenbesuche wurden während der Untersuchungszeiträume August bis September 99 (Regenzeit) und März bis April 2000 (Trockenzeit) zu bestimmten Tageszeiten zwischen 5:00 und 18:00 aufgezeichnet. Beobachtet wurde bei Tageslicht über mehrere Wochen in einer Gesamtdauer für *Pentagonia tinajita* von 95 Stunden an 29 Tagen und für *Isertia haenkeana* von 50 Stunden an 18 Tagen. Zusätzlich fanden für *Pentagonia tinajita* 4 Nachtbeobachtungen in der Zeit von 21:30 bis 4:00 statt. Dabei wurde kategorisiert zwischen Art des Blütenbesuchers, Verhalten außerhalb und innerhalb der Blüte und der Dauer des Besuchs. Daraus ergaben sich Daten über Besucherfrequenzen und deren Tagesverteilung und welche Besuche legitim und welche illegitim erfolgten. Fotos und Video-Aufzeichnungen wurden für spätere Auswertungen verwendet. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Pflanzen kamen mit wenigen Ausnahmen an Wald- oder Weiderändern und in Straßennähe vor. Zufallsbeobachtungen von Blütenbesuchern an weniger gestörten Standorten im Waldesinneren wurden im Zuge der phänologischen Untersuchungen gemacht. Bei den ausgewählten Pflanzen waren zu Beginn die Bestäuber nicht bekannt, jedoch konnten nach dem jeweils vorliegenden Bestäubungssyndrom Rückschlüsse gezogen werden.

2.7 Reproduktionssystem

2.7.1 Bagging-Experimente

Einzelblüten und ganze Infloreszenzen wurden kurz vor der Anthese mit einem feinen Nylonnetz umhüllt um Blütenbesucher abzuhalten und eine Fremdbestäubung der Blüten zu verhindern. Um die gebaggten Blüten wieder zu erkennen wurde als erstes ein farbiger Synthetik-Wolffaden um den Blütenstiel gebunden, danach wurde das Netz mit einem Stück Draht so um die Blütenknospe befestigt, dass sie komplett eingehüllt und kein Zugang mehr möglich war. Im Falle von *Pentagonia tinajita* und *Notopleura polyphlebia* musste mit sehr viel Vorsicht vorgegangen werden, da die Blü-

tenstiele extrem leicht verletzlich waren und ein Verlust der Blüten stattfand, sobald der Stiel beschädigt war. Ebenso musste das Netz auch wieder sehr vorsichtig entfernt werden. Ganze Infloreszenzen wurden bei *Isertia haenkeana* und *Pentagonia tinajita* gebaggt, wobei alle 2 Tage abgefallene Blüten aus dem Netz entfernt werden mussten. Nach 6-8 Wochen konnte der Fruchtansatz ausgewertet werden.

2.7.2 Empfängnisbereitschaft der Narben

Die Empfängnisbereitschaft der Narben wurde durch das optische Erscheinungsbild der Narbenlappen und deren Reaktion mit 3 % H₂O₂ Lösung bestimmt. 15 Blüten von *Pentagonia tinajita* in 8 Testintervallen (total n=120) und 10 Blüten von *Isertia haenkeana* in 5 Testintervallen (total n=50) wurden mit der so genannten Peroxidase Aktivitäts Technik im Feld getestet (KEARNS & INOUE 1993).

2.7.3 Pollen - Samenanlagen Verhältnis

Um Informationen über das Fortpflanzungssystem der untersuchten Objekte zu erhalten wurde das so genannte P:O Verhältnis (nach CRUDEN 1972) bestimmt. Eine einzelne Theke von alkoholfixiertem Material wurde mit einem Tropfen Fixationslösung, Spülmittel und Wasser auf einen Objektträger gebracht und der Länge nach geöffnet. Die Pollenkörner wurden vorsichtig herausgedrückt und die Theke gut ausgespült, damit möglichst alle Pollenkörner auf dem Objektträger zu liegen kamen. Dann wurde unter dem Lichtmikroskop mithilfe eines Milimeterrasters die Anzahl der Pollenkörner pro Quadratmillimeter überschlagsmäßig ausgezählt. Die so erhaltene Zahl wurde mit 4 für jede Theke und danach mit der Anzahl der Antheren pro Knospe multipliziert um eine Summe an Pollenkörnern pro Blüte nennen zu können.

Für die Anzahl der Samenanlagen pro Blüte wurde der Fruchtknoten isoliert, die Samenanlagen pro Karpell ausgezählt und das Ergebnis mit der Anzahl der Karpelle pro Fruchtknoten multipliziert. Im Falle von *Pentagonia tinajita* war das die Zahl 2, bei *Isertia haenkeana* war das die Zahl 6. Diese beiden Zahlen wurden in Beziehung gesetzt und das Verhältnis Pollenkörner zu Samenanlagen in einer Tabelle zusammengefasst. Für *Pentagonia tinajita* wurde die P:O Rate für 6 Blüten ausgezählt, für *Isertia haenkeana* für 5 Blüten.

3. Ergebnisse

3.1 Diverse Blütenbiologische Untersuchungen

3.1.1 Bestäubungssyndrome der Rubiaceae in der Golfo Dulce Region

Die Bestäubungssyndrome der Rubiaceae in der Golfo Dulce Region (inkl. Halbinsel Osa) nach der Artenliste von Will (2007) wurden zusammengefasst: Gesicherte Beobachtungen wurden mit * eingetragen, Vermutungen aufgrund der Blütenmerkmale und Blütezeit mit (*). Leerfelder bezeichnen Arten, die nicht untersucht wurden.

Vorkommende Rubiaceae in der Golfo Dulce Region inklusive Peninsula de Osa	Mel	Psy	Sph	Pha	Myo	Orn	Chi	Ane	Aut
<i>Alibertia edulis</i> (L. C. Rich.) A. Rich. ex DC. *1	*		*						
<i>Alibertia utleyorum</i> (Dwyer) C. M. Taylor	(*)		(*)						
<i>Alseis blackiana</i> Hemsl. *2	(*)							*	
<i>Alseis costaricensis</i> C. M. Taylor	(*)							(*)	
<i>Amphidasya longicalycina</i> (Dwyer) C. M. Taylor			(*)						
<i>Arachnothryx bertieroides</i> (Standl.) Borhidi		(*)							
<i>Bathysa veraguensis</i> Dwyer									
<i>Bertiera bracteosa</i> (Donn. Sm.) B. Stahl & L. Andersson		(*)							
<i>Borojoa panamensis</i> Dwyer			(*)				(*)		
<i>Borojoa patinoi</i> Cuatrec.			(*)				(*)		
<i>Chimarrhis latifolia</i> Standl.									
<i>Chimarrhis parviflora</i> Standl.									
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	(*)								(*)
<i>Chiococca belizensis</i> Lundell	(*)								
<i>Chione venosa</i> var. <i>venosa</i> (Sw.)	(*)								
<i>Chomelia atlantica</i> Dwyer: Aguilar 3106	(*)								
<i>Chomelia microloba</i> Donn. Sm.	(*)								
<i>Chomelia recordii</i> Standl.	(*)	(*)							
<i>Chomelia tenuiflora</i> Benth.	(*)	(*)							
<i>Chomelia venulosa</i> W. C. Burger & C. M. Taylor	(*)	(*)							
<i>Coccocypselum herbaceum</i> Aubl.	(*)								
<i>Coccocypselum hirsutum</i> Bartl. ex DC.	(*)								
<i>Condaminea corymbosa</i> (Ruiz & Pav.) DC. *3						*	*		
<i>Cosmibuena grandiflora</i> (Ruiz & Pav.) Rusby			(*)						
<i>Coussarea grandifruca</i> C. M. Taylor									
<i>Coussarea hondensis</i> (Standl.) C. M. Taylor & W. C. Burger	(*)	(*)				(*)			
<i>Coussarea impetolaris</i> Donn. Sm.	(*)	(*)							
<i>Coussarea loftonii</i> (Dwyer & M. V. Hayden) Dwyer subsp. <i>occidentalis</i> C.M. Taylor									
<i>Coussarea nigrescens</i> C. M. Taylor & Hammel									
<i>Coussarea paniculata</i> (Vahl) Standl.									
<i>Coussarea psychotrioides</i> C. M. Taylor & Hammel									

Vorkommende Rubiaceae in der Golfo Dulce Region inklusive Peninsula de Osa	Mel	Psy	Sph	Pha	Myo	Orn	Chi	Ane	Aut
<i>Coussarea talamancana</i> Standl. *5	*	*							
<i>Duroia costaricensis</i> Standl. *6			*						
<i>Faramea glandulosa</i>	(*)	(*)							
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich. *7	*	*	*						
<i>Faramea permagnifolia</i> Dwyer ex C. M. Taylor									
<i>Faramea stenura</i> Standl.	(*)	(*)							
<i>Faramea suerrensensis</i> (Donn. Sm.) Donn. Sm. *8	*	*							
<i>Faramea tamberlikiana</i> Muell. Arg. subsp. sessifolia (P. H. Allen) C.M. Taylor									
<i>Genipa americana</i> L. *9	*								
<i>Geophila cordifolia</i> Miq.	(*)								
<i>Geophila macropoda</i> (Ruiz & Pav.) DC.	(*)								
<i>Geophila repens</i> (L.) I. M. Johnst.	(*)								
<i>Gonzalagunia brenesii</i> Standl.		(*)							
<i>Gonzalagunia osaensis</i> C. M. Taylor		(*)							
<i>Gonzalagunia ovatifolia</i> (Donn. Sm.) B. L. Rob.		(*)							
<i>Gonzalagunia panamensis</i> (Cav.) K. Schum.: Liesner 1960 (MO)		(*)							
<i>Guettarda acreana</i> K. Krause			(*)	(*)					
<i>Guettarda crispiflora</i> Vahl subsp. <i>Sabiceoides</i>			(*)	(*)					
<i>Guettarda foliacea</i> Standl.			(*)	(*)					
<i>Guettarda sanblasensis</i> Dwyer			(*)	(*)					
<i>Guettarda turrialbana</i> N. Zamora & Poveda			(*)	(*)					
<i>Hamelia axillaris</i> Sw.						(*)			
<i>Hamelia macrantha</i> Little						(*)			
<i>Hamelia magnifolia</i> Wernham						(*)			
<i>Hamelia patens</i> Jacq. *10	*					*			
<i>Hillia loranthoides</i> Standl.			(*)						
<i>Hippotis albiflora</i> H. Karst									
<i>Hoffmannia bullata</i> L. O. Williams	(*)								
<i>Hoffmannia davidsoniae</i> Standl.	(*)								
<i>Hoffmannia hamelioides</i> Standl.	(*)								
<i>Hoffmannia hammelii</i> C. M. Taylor	(*)								
<i>Hoffmannia laxa</i> Standl.	(*)								
<i>Hoffmannia longipetiolata</i> Pol.	(*)								
<i>Hoffmannia pallidiflora</i> Standl.	(*)								
<i>Hoffmannia woodsonii</i> Standl.	(*)								
<i>Isertia haenkeana</i> DC. *11	*	*				*			*
<i>Isertia laevis</i> (Triana) B. M. Boom *12	*	*	*			*			
<i>Ixora nicaraguensis</i> Wernham		(*)							
<i>Ladenbergia brenesii</i> Standl.									
<i>Ladenbergia heterophylla</i> (Wedd.) Standl.			(*)			(*)			
<i>Macrocnemum roseum</i> (Ruiz & Pav.) Wedd.									
<i>Manettia barbata</i> Oerst.	(*)					(*)			
<i>Manettia reclinata</i> L.	(*)					(*)			
<i>Margaritopsis microdon</i> (DC.) C.M. Taylor									
<i>Mitracarpus hirtus</i> L. DC.	(*)								
<i>Notopleura anomothyrsa</i> (K. Schum. & Donn. Sm.) C. M. Taylor	(*)	(*)							
<i>Notopleura capacifolia</i> (Dwyer) C.M. Taylor	(*)	(*)							
<i>Notopleura epiphytica</i> (K. Krause) C. M. Taylor	(*)	(*)							

Vorkommende Rubiaceae in der Golfo Dulce Region inklusive Peninsula de Osa	Mel	Psy	Sph	Pha	Myo	Orn	Chi	Ane	Aut
<i>Notopleura polyphlebia</i> (Donn. Sm.) C. M. Taylor	(*)	(*)							(*)
<i>Notopleura uliginosa</i> (Sw.) Bremek. *13	(*)	(*)							*
<i>Oldenlandia corymbosa</i> L.	(*)								
<i>Osa pulchra</i> (D. R. Simpson) Aiello			(*)						
<i>Palicourea guianensis</i> Aubl. *14		(*)				*			
<i>Palicourea triphylla</i> DC.	(*)	(*)				(*)			
<i>Pentagonia costaricensis</i> (Standl.) W.C. Burger & C. M. Taylor	(*)								
<i>Pentagonia gymnopoda</i> *15	*					(*)			
<i>Pentagonia macrophylla</i> Benth. *16	*					*			
<i>Pentagonia sprucei</i> Standl.	(*)								
<i>Pentagonia tinajita</i> Seem. *17	*								
<i>Pentagonia wendlandii</i> Hook. F. *18	*					*			
<i>Posoqueria coriacea</i> M. Martens & Galeotti			(*)						
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult. *19			*						
<i>Posoqueria panamensis</i> (Walp. & Duchass) Walp.			(*)						
<i>Psychotria acicularis</i> C. M. Taylor									
<i>Psychotria acuminata</i> Benth. *20	*				*				*
<i>Psychotria aggregata</i> Standl.	(*)				(*)				
<i>Psychotria alfaroana</i> Standl.									
<i>Psychotria angustiflora</i> K. Krause									
<i>Psychotria aurantibractea</i> C. M. Taylor									
<i>Psychotria borucana</i> (Ant. Molina) C.M. Taylor & W. C. Burger									
<i>Psychotria brachiata</i> Sw.	(*)								
<i>Psychotria buchtienii</i> (H.J.P. Winkl.) Standl.						(*)			
<i>Psychotria capitata</i> Ruiz & Pav.	(*)	(*)							
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	(*)								
<i>Psychotria chagrensis</i> Standl.	(*)								
<i>Psychotria chiapensis</i> Standl. *21			*	*					
<i>Psychotria chitariana</i> Dwyer & C. W. Ham.									
<i>Psychotria cooperi</i> Standl. *22	*								
<i>Psychotria correae</i> (Dwyer & M.V. Hayden) C. M. Taylor									
<i>Psychotria cyanococca</i> Seem. ex Dombrain									
<i>Psychotria deflexa</i> DC.	(*)								
<i>Psychotria elata</i> (Sw.) Hammel *23		*	*			*			
<i>Psychotria eurycarpa</i> Standl.	(*)	(*)							
<i>Psychotria glomerulata</i> (Donn. Sm.) Steyerm.	(*)	(*)							
<i>Psychotria gracilentata</i> Muell. Arg.	(*)				(*)				
<i>Psychotria grandis</i> Sw.									
<i>Psychotria hoffmannsggiana</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Muell. Arg.	(*)								
<i>Psychotria horizontalis</i> Sw.	(*)	(*)		(*)					
<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause	(*)	(*)							
<i>Psychotria marginata</i> Sw.	(*)	(*)							
<i>Psychotria micrantha</i> Kunth	(*)				(*)				
<i>Psychotria microbotrys</i> Ruiz ex Standl.									
<i>Psychotria mortoniana</i> Standl. * 24									*
<i>Psychotria orchidearum</i> Standl.									
<i>Psychotria panamensis</i> Standl.									

Vorkommende Rubiaceae in der Golfo Dulce Region inklusive Peninsula de Osa	Mel	Psy	Sph	Pha	Myo	Om	Chi	Ane	Aut
<i>Psychotria pilosa</i> Ruiz & Pav.	(*)								
<i>Psychotria platypoda</i> DC.									
<i>Psychotria poeppigiana</i> Muell. Arg.*26	*	*				*			
<i>Psychotria psychotriifolia</i> (Seem.) Standl.									(*)
<i>Psychotria racemosa</i> Rich.	(*)					(*)			
<i>Psychotria remota</i> Benth.	(*)								
<i>Psychotria solitudinum</i> Standl.*27	*								
<i>Psychotria stenostachya</i> Standl.	(*)	(*)							
<i>Psychotria suerrensii</i> Donn. Sm.*28	*	*				*			
<i>Randia aculeata</i> L.			(*)						
<i>Randia altiscandens</i> (Ducke) C. M. Taylor			(*)						
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC. *29			*						
<i>Randia brenesii</i> Standl.			(*)						
<i>Randia genipoides</i> Dwyer			(*)						
<i>Randia gentryi</i> Dwyer			(*)						
<i>Randia grandifolia</i> (Donn. Sm.) Standl. *30			*						
<i>Raritebe palicoureoides</i> Wernham	(*)								
<i>Richardia scabra</i> L.	(*)								
<i>Ronabea emetica</i> (L. f.) A. Rich.									
<i>Ronabea latifolia</i> Aubl.									
<i>Rudgea amplexicaulis</i> Dwyer	(*)	(*)							
<i>Rudgea cornifolia</i> (Kunth.) Standl. *31	*	*							
<i>Rudgea raveniana</i> W. C. Burger	(*)	(*)							
<i>Rudgea reducticalyx</i> vel. Sp. Aff. Dwyer	(*)	(*)							
<i>Rudgea skutchii</i> Standl.	(*)	(*)							
<i>Rustia costaricensis</i>	(*)	(*)							
<i>Rustia occidentalis</i>	(*)	(*)							
<i>Sabicea panamensis</i> Wernham *32	(*)	*			(*)	(*)			
<i>Sabicea villosa</i> Willd. ex. Roem. & Schult *33	(*)	*			(*)	(*)			
<i>Simira maxonii</i> (Standl.) Steyerm. *34	*								
<i>Spermacoce densiflora</i> (DC.) Alain	(*)								
<i>Spermacocce remota</i> Lam.	(*)								
<i>Tocoyena pittieri</i>			(*)						
<i>Warszewiczia coccinea</i> *35		*				*			

Tabelle 3.1.1.1 Bestäubungssyndrome der Rubiaceen der Golfo Dulce Region im Überblick

Quellenangaben.:

- *1 HABER& FRANKIE (1989), JANZEN (1983)
- *2 BUSH & RIVERA (2001)
- *3 VAN HELVERSON (1993)
- *4 eigene Beobachtung
- *5 STRATTON (1989)
- *6 BAWA&BEACH (1983)
- *7 BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)
- *8 KEBER (1997)
- *9 THOMAS, LACKIE, BRISCO& HEPPER (1986), BAWA&BEACH (1983)
- *10 KEBER (1997), MCDADE (2004), diese Arbeit

- *11 WOLFF, BRAUN & LIEDE (2002)
- *12 diese Arbeit
- *13 Beobachtung in Glashaus-Kultur, KIEHN
- *14 MCDADE (2004)
- *15 JANZEN (1983) siehe Bemerkung Kapitel 4. *Pentagonia tinajita*
- *16 MCDADE (2004)
- *17 eigene Beobachtung
- *18 eigene Beobachtung
- *19 BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)
- *20 BAWA&BEACH (1983)
- *21 BAWA&BEACH (1983), BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)
- *22 BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)
- *23 STRATTON (1989), BAWA&BEACH (1983)
- *24 WILL (2001)
- *25 KEBER (1997)
- *26 eigene Beobachtung
- *28 BAWA&BEACH (1983)
- *29 BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)
- *30 BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)
- *31 BAWA&BEACH (1983)
- *32 KEBER (1997)
- *33 KEBER (1997)
- *34 BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)
- *35 BAWA&BEACH (1983), BAWA, BULLOCK, PERRY, COVILLE & GRAYUM (1985)

3.1.2 Auszählung zweier heterostyler Arten:

Notopleura polyphlebia bildet im Untersuchungsgebiet lockere Populationen mit relativ kleinen Individuenzahlen. Die Pflanzen sind krautig und werden nur bis zu 30 cm hoch, haben als auffälligstes Unterscheidungsmerkmal stark gerippte Blätter und bilden sehr kleine, weiße heterostyle Blüten.

Psychotria solitudinum bildet etwa 2-3 m hohe Sträucher. Die ausgezählte Population erstreckte sich über etwa 300 m² im Unterwuchs des Sekundärwaldes nahe einer nicht mehr betriebenen Kaokaoplantage.

Die Auszählung der Morphe von den beiden distylen Arten *Notopleura polyphlebia* und *Psychotria solitudinum* ergab folgende Verhältnisse:

	Anzahl der langgriffeligen Individuen	Anzahl der kurzgriffeligen Individuen
<i>Notopleura polyphlebia</i>	30	3
<i>Psychotria solitudinum</i>	12	15

Tabelle 3.1.2.1 Langgriffelige Morphe versus kurzgriffelige Morphe

3.1.3 Lebensdauer von Einzelblüten:

Einzelblüten von 27 Rubiaceen-Arten wurden auf ihre Lebensdauer über mehrere Tage hinweg überprüft.

Spezies	Lebensdauer der Einzelblüte	Tag	Nacht
<i>Coussuarea cf. curvigemma</i>	1	•	
<i>Coussuarea hondensis</i>	1		•
<i>Duroia costaricensis</i>	1		•
<i>Geophila macropoda</i>	1	•	
<i>Guettarda crispiflora</i>	1		•
<i>Hamelia axillaria</i>	1	•	
<i>Hamelia patens</i>	1	•	
<i>Hoffmannia . cf. valerii</i>	1	•	
<i>Hoffmannia cf. liesneriana</i>	1	•	
<i>Isertia hanekeana</i>	1	•	
<i>Isertia laevis</i>	1		•
<i>Notopleura polyphlebia</i>	1	•	
<i>Palicourea guianensis</i>	1	•	
<i>Pentagonia gymnopoda</i>	2	•	•
<i>Pentagonia macrophylla</i>	2	•	•
<i>Pentagonia tinajita</i>	2	•	•
<i>Pentagonia wendlandii</i>	2	•	•
<i>Psychotria chiapensis</i>	1		•
<i>Psychotria pilosa</i>	1	•	
<i>Psychotria poeppigiana</i>	1	•	
<i>Psychotria solitudinum</i>	1	•	
<i>Rudgea cornifolia</i>	1	•	
<i>Rudgea raveniana</i>	1	•	
<i>Rudgea skutchii</i>	1	•	
<i>Sabicea panamensis</i>	1	•	
<i>Sabicea villosa</i>	1	•	
<i>Spermacocce assurgens</i>	1	•	

Tabelle 3.1.3.1 Lebensdauer von Einzelblüten: Blüten, die während einer Nacht blühten, wurde 1 Tag als Lebensdauer zugeordnet.

3.2 *Isertia haenkeana* Tribus: *Isertieae*, Unterfamilie: *Cinchonoideae*

Vorkommen: In immergrünen Tieflandregenwaldgebieten, von Mexiko bis Venezuela, westliches Kuba, von 0-600m Seehöhe (BOOM, 1984). Im Untersuchungsgebiet wurde *Isertia haenkeana* an gestörten Standorten, in Weiden, an Waldrändern und entlang von Straßen gefunden. Die untersuchte Population (Fototafel 1 a) war an einem südexponierten, etwa 5-7m hohen Hang zwischen einer Kuhweide und dem angrenzenden Wald zu finden. Der Bestand von *Isertia haenkeana* setzte sich aus ca. 80-100 Individuen zusammen. Vergesellschaftete Arten waren: *Lantana camara* (Verbenaceae), *Lycopodium cernuum* (Lycopodiaceae), *Nephrolepis multiflora* (Nephrolepidaceae), *Thelypteris sp.* (Thelypteridaceae)¹, *Sabicea villosa* (Rubiaceae).

3.2.1 Morphologie

3.2.1.1 Vegetativer Bau

Kleine Bäume oder Sträucher, ca. 4 (20)m Höhe. Äste vierkantig abgerundet; Stipel dreieckig bis 15mm lang, persistent; Blattstiele 5 – 50 mm lang, manchmal behaart, Blatt bis 45 cm lang, ganzrandig, papierartig mit glänzender Oberfläche, Basis am Blattstiel herablaufend, oftmals weißliche Behaarung entlang der Blattadern an der Unterseite, Seitenadern in einem Bogen in Blattrandnähe vereinigt (WILL, 2001).

3.2.1.2 Reproduktive Pflanzenteile

3.2.1.2.1 Infloreszenz

Isertia haenkeana bildet 10-21 cm lange und 9-17cm breite, leuchtend rot und gelb gefärbte Infloreszenzen (Fototafel 1 b). Bei den Infloreszenzen handelt es sich um terminale, pyramidale Thyrsen, deren Teilinfloreszenzen (Abb. 3.2.1.2.1.1, Fototafel 1 e) sich nach folgendem Muster verzweigen: der 1. Verzweigungsschritt erfolgt monochasial, der 2. dichasial, danach verzweigen sich die beiden dichotomen Achsen monochasial abwechselnd, es entstehen Doppelwickel, die bis zu 11 monochasiale Verzweigungsschritte aufweisen können und insgesamt inklusive Endblüte 23 Einzelblüten tragen können. Im Durchschnitt besteht eine Infloreszenz aus $40 \pm 10,8$, (n=10) Teilinfloreszenzen und bringt $424,8, \pm 225,6$ Einzelblüten (n = 10 Infloreszenzen) hervor. Die Hauptachse und die Teilachsen der Infloreszenzen und die Blütenstiele sind während der Blütezeit und Fruchtreife kräftig rot gefärbt.

¹ Farne und Farnähnliche bestimmt von Dominik Lautsch (LAUTSCH 2000).

3.2.1.2.2 Gelbblühende Form von *Isertia haenkeana*

Außerhalb des Untersuchungsgebietes, auf der Halbinsel Osa bei Drake's Bay wurde entlang einer Feldstraße eine gelbblühende Form von *Isertia haenkeana* entdeckt. Die Achsen der Infloreszenz sind blassgelb und der Kelch der Blüten ist in kräftigem Gelb gehalten, was den Kontrast zu den ebenfalls gelben Kronröhren innerhalb der Infloreszenz verringert. Alte, vom Vortag verbliebene Blüten sind dagegen kräftig rot gefärbt. Entlang dieser Straße ins Landesinnere waren einige kleinere Populationen anzutreffen mit jeweils 10 -25 Individuen (Fototafel 1 c, d + e).

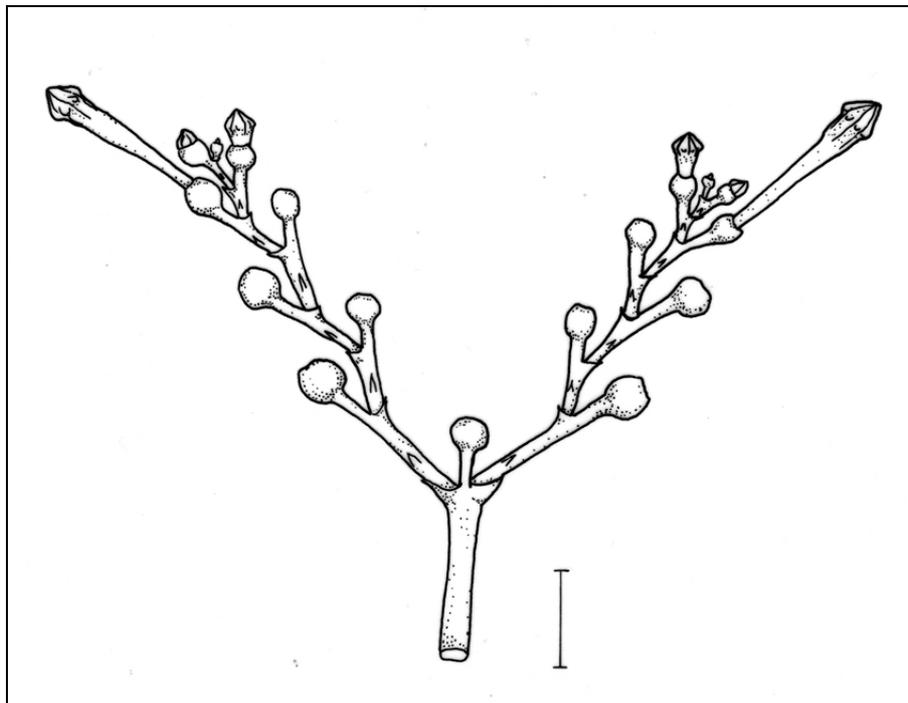


Abb. 3.2.1.2.1: *Isertia haenkeana* Bau einer Teilinfloreszenz
Linie = 1 cm

3.2.1.2.3 Blüte

Die Blüten sind in der Regel 6-zählig (Ausnahmen von 7- und 8-zähligen Exemplaren treten auf, vgl. Tabelle 3.3) und zeigen in der Knospe valvat-reduplikate Ästivationsverhältnisse (ROBBRECHT, 1988) (Abb.3.2 a). Der zu einer kugeligen Hülle verwachsene Kelch ist ebenfalls rot, fein behaart und weist in der Regel 4 winzige, unter 1 mm kleine Kelchzipfel auf, die in manchen Fällen gänzlich reduziert sind. In Ausnahmefällen (wie in Fototafel 2 d) können einzelne Kelchzipfel auch verlängert sein. Innerhalb der Rubiaceae kommt es in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen zu Vergrößerungen einzelner Kelchblätter zur Steigerung der Schaufunktion (PUFF, IGERSHIM &

ROHRHOFER, 1993). Petaloide Kelchzipfel sind zum Beispiel aus der Tribus *Isertieae* aus den Gattungen *Mussaenda*, *Schizostigma*, *Temnopteryx* und *Pentaloncha* bekannt (JANSEN 1979, ROBBRECHT 1988). Die Kronröhre von *Isertia haenkeana* ist durchschnittlich $3,1 \pm 0,16$ cm lang (Tab. 3.2) und verändert während der Anthese die Farbe von leuchtend gelb bis orange und rötlich. Die Kronröhre weist in der Regel ca. $8 \pm 0,1$ mm lange, freie Kronzipfel auf, die durch eine massive, halbkugelförmige Ausbuchtung an der Außenseite Stabilität gewinnen und während der Anthese aufrecht bleiben (Abb. 3.3.a). An der Innenseite weisen die Kronzipfel eine kontrastierende Dunkelrotfärbung, und darunter starke Behaarung auf. Die einzelnen Haarbüschel der Kronzipfel vereinigen sich zu einem dichten Haarkranz aus gelben und rötlichen Haaren, der zu Beginn der Anthese ein sternartiges Aussehen hat und den Eingang zur Kronröhre vollständig bedeckt. Die Filamente sind mit der Kronröhre bis zum Schlund verwachsen und inserieren dorsal an den Antheren (Abb. 3.2 d), welche etwa $3 \pm 0,5$ mm lang sind und aus 4 Theken, die sich longitudinal öffnen, aufgebaut sind. Ausgestäubte Antheren zeigen im Inneren die für die Tribus *Isertiae* typische Kammernstruktur (KIRKBRIDE, 1985) (Abb.3.2 c, 3.3 c, 3.1 a + b). Der verwachsene Griffel erreicht eine Länge von $2,5 \pm 0,17$ cm und trägt apikal die Narbe, die 6 an der Spitze freie Narbenlappen aufweist (Abb. 3.2 b + 3.3.b). An der Basis der Kronröhre sitzt über dem Fruchtknoten intrastaminal ein massiver nektarproduzierender Diskus. Die Blüten besitzen keinen Duft. Der Fruchtknoten ist unterständig und 6-karpellig (Abb.3.5 a), der Plazentationstyp zentralwinkelständig.

	Kronröhrenlänge	Corolla-Durchmesser	Kronröhren-Durchmesser	Griffellänge	Narbenlänge	Filamentlänge	Antherenlänge
Mittelwert in cm	3,1	0,6	0,3	2,5	0,4	0,4	0,3
Stabw.	0,16	0,07	0,05	0,17	0,07	0,06	0,05

Tabelle 3.2: Blütenvermessungen von *Isertia haenkeana* in cm

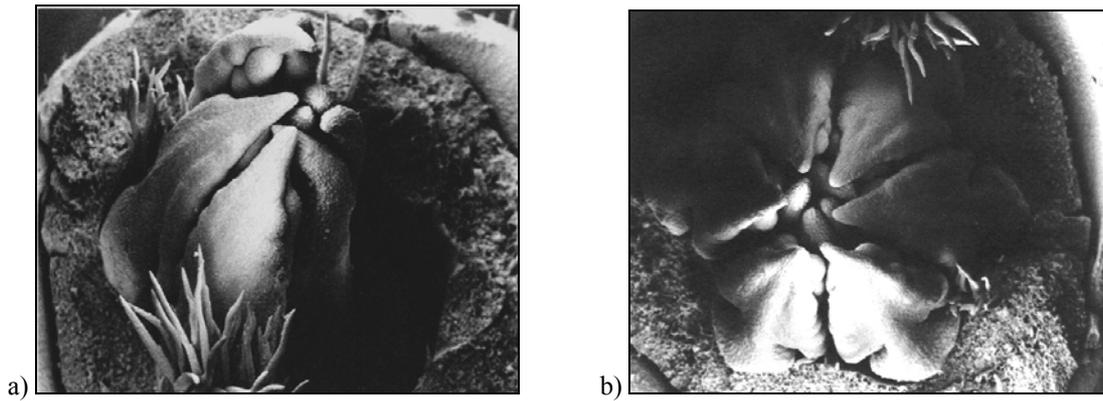


Abb. 3.2: *Isertia haenkeana* REM-Aufnahmen: a) Knospenstadium – strukturierte Antheren und darunter liegende Narbenlappen freipräpariert, b) Aufsicht auf Antheren und darunter liegende Narbe; 75-fache Vergrößerung

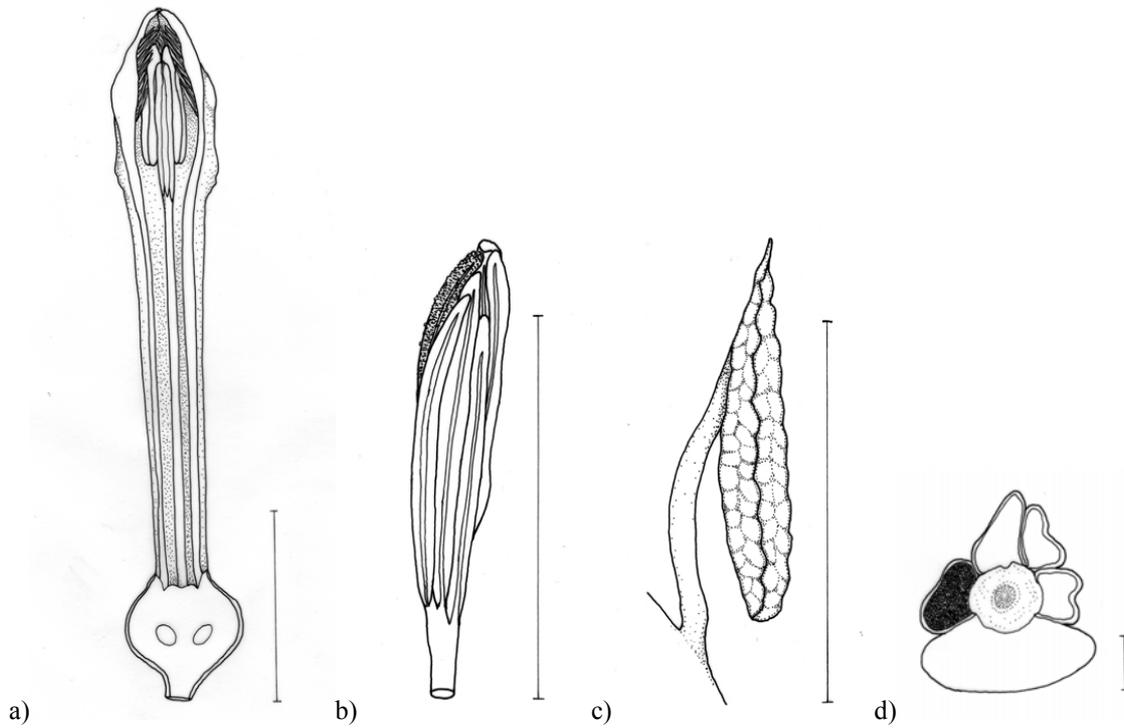


Abb. 3.2: *Isertia haenkeana*, a) Blütenknospe Längsschnitt (Linie = 1cm), b) unreife Narbe (Linie = 0,5 cm), c) geschlossene Anthere (Linie = 0,5), d) Antherenquerschnitt (Linie = 0,1 cm)

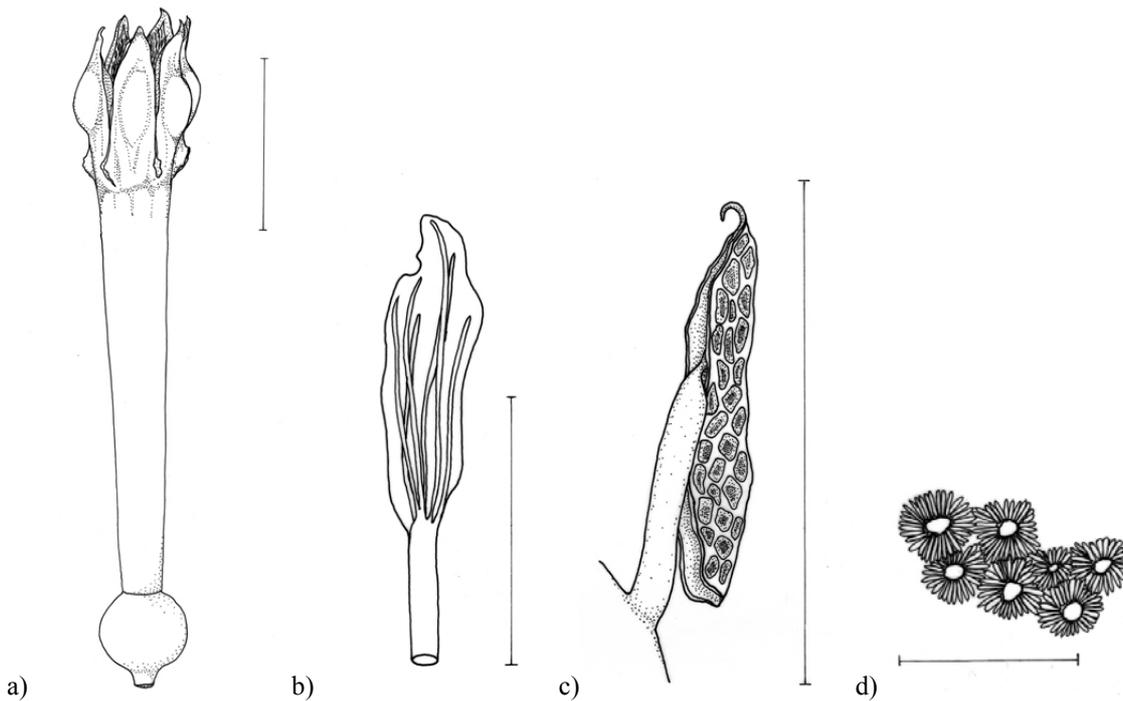


Abb. 3.3: *Isertia haenkeana*, a) Blüte (Linie = 1cm) b) reife Narbe (Linie = 0,5 cm), c) offene Anthere (Linie = 0,5), d) Narbenquerschnitt (Linie = 0,05 cm);

3.2.1.2.4 Pleiomerie in *Isertia haenkeana*

Während der Untersuchungen waren immer wieder Fälle von der Norm (Hexamere Blüten) abweichender Blütenzähligkeit vorgekommen. In Abb 3.3 d sieht man den Narbenquerschnitt einer 7-zähligen Blüte mit 7 Narbenlappen. In Fototafel 2 c ist eine 8-zählige Terminalblütenknospe abgebildet. Es wurden 100 Blüten nach dem Zufallsprinzip ausgewählt und untersucht. Dabei ergaben sich folgende Prozentanteile:

Blütenzähligkeit	6-zählig	7-zählig	8-zählig
Anzahl (n = 100) %	76	22	2

Tab-
bel-

le 3.3 : Pleiomerie in *Isertia haenkeana*

3.2.1.2.4.1 Verwachsung zweier Blüten zu einer Terminalblüte - Ein Sonderfall dokumentiert mit Zeichnungen:

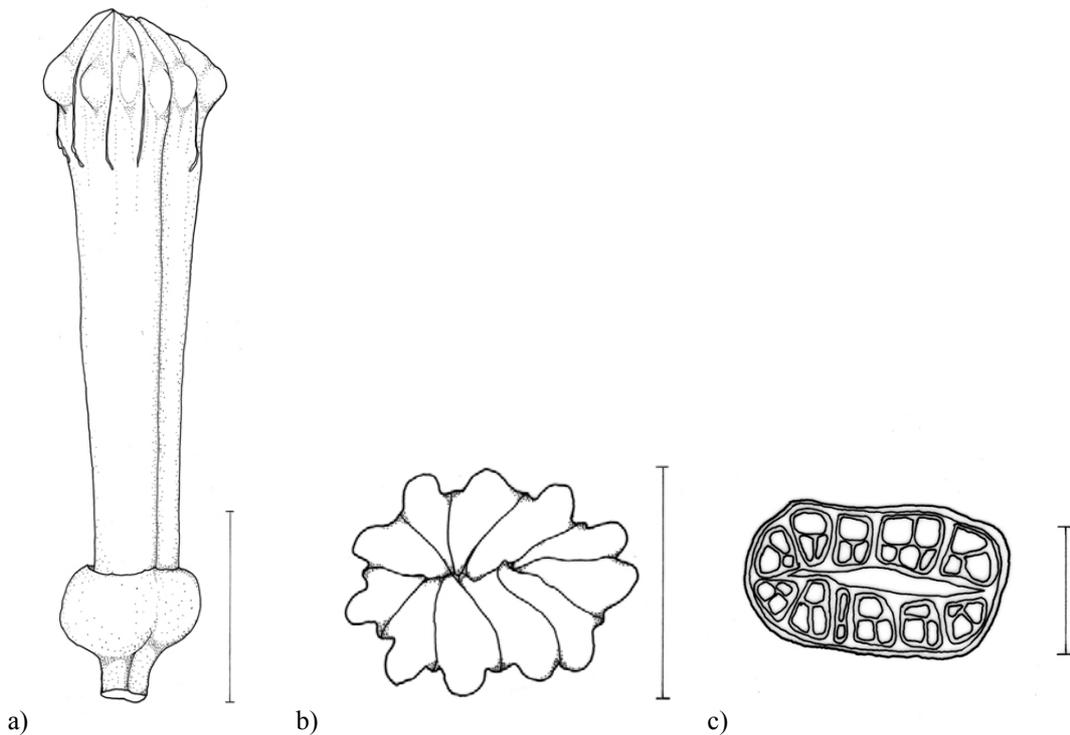


Abb. 3.4: *Isertia haenkeana*, fusionierte Terminalblütenknospe a) Seitenansicht (Linie = 1 cm), b) Aufsicht (Linie = 0,5 cm) und c) Fruchtknoten im Querschnitt (Linie = 0,25 cm)

Bei genauerer Untersuchung des in Alkohol fixierten Materials ergab sich, dass die Fruchtknoten (Abb. 3.4 c) fusioniert waren, die Kronröhren aber funktionell eigenständig blieben (Abb. 3.4 a) und lediglich an der Außenseite verwachsen waren.

3.2.2 Phänologie

3.2.2.1 Entwicklung innerhalb der Population

Die Population von *Isertia haenkeana* (Fototafel 1 a) blühte im Untersuchungszeitraum ab Ende April bis ca. Mitte November. Nach BOOM (1984) beginnt die Blütezeit mit dem Einsetzen der Regenzeit und endet vor dem Beginn der Trockenzeit, was sich mit den Beobachtungen zu dieser Arbeit in etwa decken würde.

Eine einzelne Infloreszenz blüht im Durchschnitt ($n = 20$) über einen Zeitraum von $98,9 \pm 52,5$ Tagen, je nach Anzahl der Teilinfloreszenzen, (im Durchschnitt $40 \pm 10,8$, $n = 10$) und Einzelblüten der Infloreszenz. Es wurde das Blütenangebot pro Tag ausgezählt (Tabelle 3.2.2.1.1). Pro Tag und

Infloreszenz lag die Anzahl der Blüten bei durchschnittlich $4,3 \pm 2,2$ ($n = 55$ Infloreszenzen) mit einem Maximum an 9 und einem Minimum von 0 Blüten.

Anzahl der Tage die eine Infloreszenz in Blüte steht	Anzahl der Blütenknospen pro Infloreszenz	Anzahl der Blüten in Anthese pro Infloreszenz pro Tag
$98,9 \pm 52,5$	$424,8,5 \pm 225,6$	$4,3 \pm 2,2$
Max: 197	Max: 847	Max: 9
Min: 26	Min: 113	Min: 0

Tabelle 3.2.2.1.1 Durchschnittswerte für Blühperiode, Gesamtanzahl an Knospen und Blütenangebot pro Tag innerhalb einer Infloreszenz

In Tabelle 3.2.2.1.1 wird, ausgehend von der theoretischen Annahme, dass jeden Tag durchschnittlich 4,3 Blüten zur Anthese gelangen, der Zeitrahmen für die Blühperiode einer Infloreszenz angegeben. Daraus ergibt sich eine Blühdauer von ca. 3 Monaten pro Blütenstand, wobei dieser Wert als relativ zu sehen ist, da wie bei Maximum und Minimum ersichtlich ist, eine derart konstante Blütenentwicklung rein theoretisch ist. Die beträchtlichen Abweichungen vom Mittelwert bei der Anzahl der Blütenknospen erklären sich durch die doch recht unterschiedlichen Größen der Infloreszenzen (siehe Minimum und Maximum-Werte). Während der oben genannten Zeitspanne von 3 Monaten reifen parallel zu den Blüten bereits die Früchte (Fototafel 2 e). Mit zunehmendem Alter des Blüten- beziehungsweise Fruchtstandes verliert die rote Farbe der Achsen an Intensität. Schließlich trocknen die Infruktenszenzen und Früchte vollständig und die Achse bricht unterhalb der terminalen Infloreszenz ab. Der gesamte Bestand von *Isertia haenkeana* war etwa 6 Monate lang in Blüte.

3.2.2.2 Entwicklung der Blüten

Zu Beginn ihrer Entwicklung ist die junge Infloreszenz zur Gänze in das oberste Laubblattpaar eingehüllt. Nach etwa 10-15 Tagen wird die junge Infloreszenz sichtbar, das schützende Blattpaar ist nun größer und öffnet sich. Die Entwicklung einer Knospe im Stadium A) zur Blüte (Fototafel 6 b) dauert im Durchschnitt $40,3 \pm 3,8$ Tage ($n=10$ Infloreszenzen).

Entwicklung von Knospen- stadium A) zur Blüte	Blüte in Anthese	Von der Blüte zur reifen, trockenen Frucht
40,3 ± 3,8 Tage	1 Tag (ca.3:40 – ca.18:00)	120 -140 Tage*

Tabelle 3.2.2.2.1 Zeitliche Entwicklung einer Einzelblüte zur Frucht *n=5 Einzelblüten, Stichprobe ist so gering, da die Aufenthalte im Untersuchungsgebiet nicht über einen dementsprechend langen Zeitraum verliefen)

Aus Tabelle 3.2.2.2.1 ist ein ungefährender Entwicklungszeitraum von 181 Tagen bzw. knapp 6 Monaten von der Knospe bis zur reifen Frucht von *Isertia haenkeana* abzulesen.

Anthese

Es wurden Blütenvermessungen an 70 Blüten durchgeführt. Die Blütenentwicklung wurde in folgende Altersstadien eingeteilt:

- A) Junge Knospen: die Petalen sind nur als winziger Konus, der vom Kelch umhüllt ist, differenzierbar, die winzigen Kelchzipfel liegen auf den Petalen.
- B) Ältere Knospen: Die Kronröhre ist sichtbar, die geschlossenen Kronzipfel bilden eine dachähnliche Kegelstruktur
- C) Die Blüte steht am Beginn der Anthese: die Kronzipfel beginnen sich zu öffnen, die Nektarproduktion ist bereits angelaufen,
- D) Die Blüte ist in Anthese:
 - a. Die Kronröhre ist leuchtend gelb, durchschnittlich $3,1 \pm 0,1$ cm lang und hat eine leicht konische Form, Durchmesser am Kronröhreneingang $0,29 \pm 0,06$ cm, an der Kronröhrenbasis $0,2 \pm 0$ cm, die Kronzipfel stehen aufrecht und sind nur leicht nach außen geneigt, der Haarkranz bedeckt die Antheren über dem Kronröhreneingang und zeigt eine rote, sternartige Zeichnung,
 - b. Die Theken $0,32 \pm 0,05$ cm öffnen sich und Pollen wird ausgestäubt, die Narbenlappen $0,43 \pm 0,07$ sind hellgrün, klebrig und werden innerhalb einer Stunde nach dem Ausstäuben des eigenen Pollens rezeptiv. Zu dieser Zeit sind sie bereits mit eigenen Pollenkörnern bedeckt.
 - c. Die Kronröhre verfärbt sich mit zunehmendem Alter von der Basis aufwärts rötlich. Älterer Pollen verfärbt sich gelbgrau. Das Gewebe der reifen Narbenlappen erscheint schwammig und verfärbt sich grüngelb bis braun.

- E) Die Staubblätter welken, noch vorhandener Pollen ist grau, die Narbe bleibt rezeptiv, die Kronröhre ist rötlich überlaufen, der Haarkranz ist ebenfalls rötlich, die Nektarproduktion ist deutlich vermindert, die Kronröhre fällt ab, in manchen Fällen bleibt der Griffel noch am Fruchtknoten oder die ganze Blüte überdauert die Nacht, in der Regel aber sind die Blüten nur einen Tag an der Pflanze.

3.2.2.2.1 Zeitliche Abläufe der Prozesse während der Anthese

Gegen 2:00 früh läuft die Nektarproduktion in der geschlossenen Blüte an und steigert sich bis etwa 5:00 auf 100%. Um ca. 3:00-3:30 beginnen sich die Blüten zu öffnen, die Kronzipfel stehen aufrecht mit leichter Neigung zu Mitte. Um etwa 4:30 öffnen sich die Theken und lassen den Pollen frei. In der Morgendämmerung gegen 5:00 früh finden die ersten legitimen Blütenbesuche durch Kolibris statt (siehe auch Tabelle 3.2.3.1.3 und Absatz 3.2.4.4). Gegen 6:00 Morgens sind die Narbenlappen uneingeschränkt rezeptiv (siehe Tabelle 2.2.2.2.1). In Tabelle 3.2.2.2.1 ist deutlich zu sehen, dass die Bestäuberaktivität ihren Höhepunkt im Zeitraum von ca. 5:30 bis etwa 8:00 hat, die Nektarproduktion (Gesamtwerte, ohne Besuchereinfluss, von gebaggten Blüten) erreicht in dieser Zeit annähernd 100%. In Tabelle 3.2.3.1.2 sind das laufende Nektarangebot, „standing crop“, und die Besucherfrequenz der Kolibris in % gegenübergestellt. In dieser Darstellung wird ersichtlich, dass das Nektarangebot einen Tiefstand im Gegensatz zur erhöhten Besucherfrequenz erreicht. Mit zunehmendem Alter der Blüte beginnt sich die Kronröhre von der Basis her aufwärts rötlich zu verfärben (Fototafel 6b). Die Längenverhältnisse von Griffel ($2,5 \pm 0,2$ cm) und Antherenfilamenten ($0,36 \pm 0,06$ cm) bleiben konstant.

Zeitliche Abläufe während der Anthese von *Isertia haenkeana*

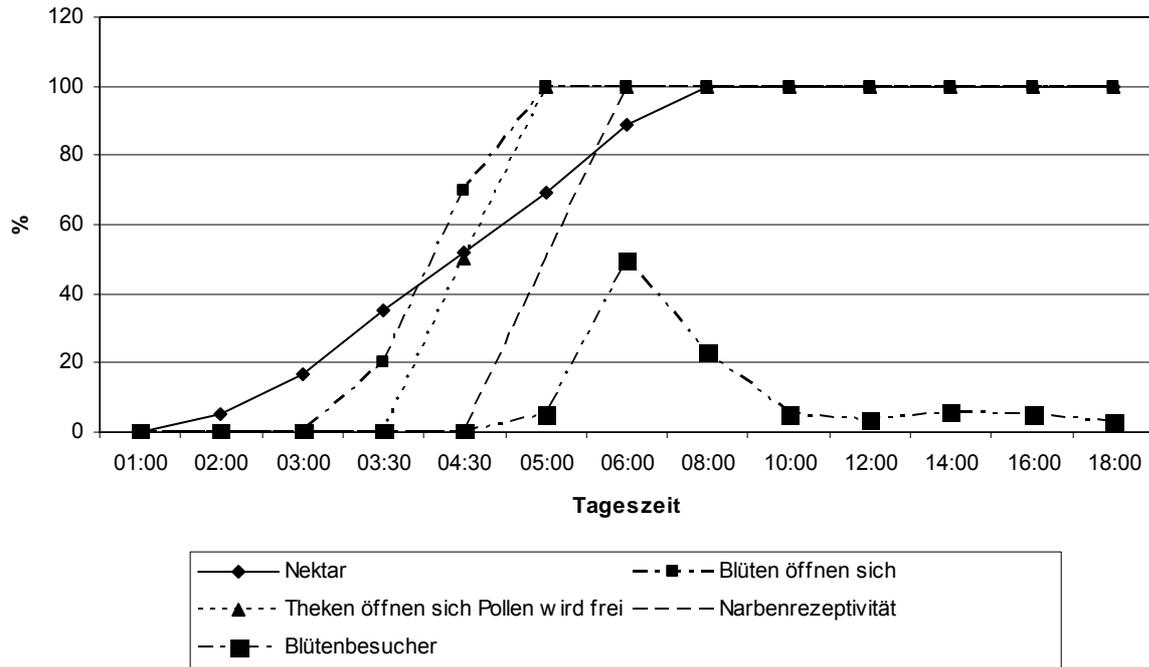


Tabelle 3.2.2.2.1 Zeitliche Abläufe von Nektarproduktion, Öffnen der Blüten, Antherendehiszenz, Narbenrezeptivität und Bestäuberaktivität in %.

3.2.2.2.2 Der legitime Blütenbesuch:

Bereits in der Morgendämmerung werden die nektarreichen Blüten aufgesucht und vielfach konnten Territorialkämpfe um die Infloreszenzen zwischen Kolibris und gegen nektarraubende Bananaquits beobachtet werden. Die Blüten einer Infloreszenz wurden nacheinander oder auch im Wechsel mit Blüten benachbarter Infloreszenzen teils desselben Individuums im Schwirrflug besucht. Die Dauer eines Blütenbesuchs hing wesentlich von der verfügbaren Nektarmenge ab. So waren zum Beispiel längere Verweilzeiten an den Blüten am Morgen als nach Mittag zu beobachten. Je nach vorhandener Nektarmenge dauerten die Blütenbesuche zwischen 2-10 Sekunden. Die höchste Besucherfrequenz konnte zwischen 6:00 und 8:00 Uhr verzeichnet werden. Gegen Mittag nahm sie wieder ab, erreichte am Nachmittag ihren Tiefsstand und steigerte sich etwas kurz vor der Abenddämmerung. Der Haarkranz am Kronröhreneingang bildet eine kegelartige Struktur und leitet den Schnabel des Kolibris direkt in die Mitte der Blüte. Pollen wird am Schnabel abgelagert und bleibt an der klebrigen Narbe haften. Die aufrecht stehenden Kronzipfel sind beweglich und geben je nach Dicke des Schnabels nach. Beim Herausziehen des Schnabels gehen sie wieder in ihre Ausgangsposition zurück und verschließen den Kronröhreneingang. Die Verdickung in der Mitte jedes Kronzipfels trägt wesentlich zur Stabilität der Kronröhre bei, ermöglicht eine flexible Anpassung an den Bestäuber

und schützt gleichzeitig die reproduktiven Blütenorgane vor mechanischer Zerstörung und den Nektar vor Verdunstung.

3.2.2.3 Früchte und Samen

3.2.2.3.1 Infrukteszenzen

Angetrocknete Infrukteszenzen (Fototafel sind oft von Ameisen besetzt. Das Sprosswachstum wird von den beiden Seitenachsen aus dem obersten Laubblattpaar fortgesetzt, die wiederum terminal Infloreszenzknospen bilden. Nachdem die Früchte vollständig getrocknet sind, reißt die vorhandene, teils verletzte, dünne Fruchthülle und die Teilfrüchte fallen zu Boden (Fototafel 2 h).

3.2.2.3.2 Früchte

Nach erfolgter Bestäubung vergrößert sich der vom rot gefärbten, persistierenden Kelch umhüllte Fruchtknoten etwa um das doppelte. Reifende Früchte verfärben sich dunkelrot bis schwarz (Fototafel 2 g) und bestehen im Normalfall (Hinweis Pleiomerie) aus 6, ca. 3mm großen, Teilfrüchten, die die Samen enthalten. Schließlich trocknet der ganze Fruchtstand samt den Früchten ein, wobei die Früchte apikal aufspringen und in die Teilfrüchte (Abb. 3.5 c) (Diasporen) zerfallen - es handelt sich um Spaltfrüchte (Fototafel 2 h).

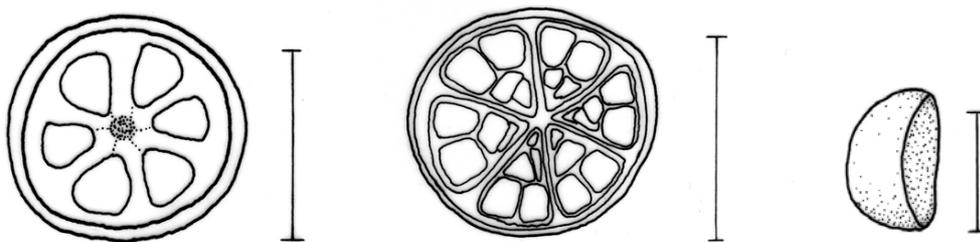


Abb. 3.5: *Isertia haenkeana*, a) Fruchtknoten einer Blüte (Linie = 0,25 cm), b) reife Frucht (Linie = 0,5 cm), c) Teilfrucht (Linie = 0,25 cm)

3.2.2.3.3 Samen

Die Samen sind etwa 0,1mm groß und kugelig mit zum Teil abgeflachten Seiten aufgrund der Lage in der Teilfrucht. Die Samenzählungen pro Teilfrucht basieren auf 6 Früchten.

Durchschnittliche Anzahl an Samen pro Frucht 105,8 ± 22,4	Durchschnittliche Anzahl an Samen pro Teilfrucht 17,6 ± 5,2
--	--

Tabelle 3.2.2.3.3.1 Samenzählung pro Frucht und pro Teilfrucht

3.2.3 „Belohnungen“ für Blütenbesucher

3.2.3.1 Nektar

Die Blüten von *Isertia haenkeana* bieten ihren Besuchern dünnflüssigen Nektar mit durchschnittlich 22 % Saccharose-Konzentration (n=61) in großen Mengen an und zählen somit zu beliebten Nektarpflanzen. Es wurde die Gesamtproduktion einer Blüte pro Tag ermittelt (Tabelle 3.2.3.1.1) und die laufend verfügbare Nektarmenge, „standing crop“ zu verschiedenen Tageszeiten (Tabelle 3.2.3.1.2)

Durchschnittliche Nektarmenge in µl pro Blüte	Durchschnittliche Saccharose-Konzentration in %
42,1 ± 6,7	22,13 ± 0,04
Max: 52,9	Max: 31,9
Min: 28,3	Min: 7,5

Tabelle 3.2.3.1.1 Die durchschnittliche Nektarmenge pro Blüte (n=24) wurde von „gebaggten Blüten“ am Ende des Tages gemessen. Die Saccharose-Konzentration wurde anhand von 61 Messungen ermittelt.

Tageszeit	05:00	06:00	08:00	10:00	12:00	14:00	17:00
Nektarmenge in µl	11	4,2	7,5	3,9	0,4	1	0,4
Standardabweichung	±4,1	±5,5	±12,9	±7,5	±,2	±2,1	±0,7

Tabelle 3.2.3.1.2 Standing Crop - die zur jeweiligen Tageszeit verfügbare durchschnittliche Nektarmenge in µl (n=167)

Bestäuberaktivität vs. Standing Crop

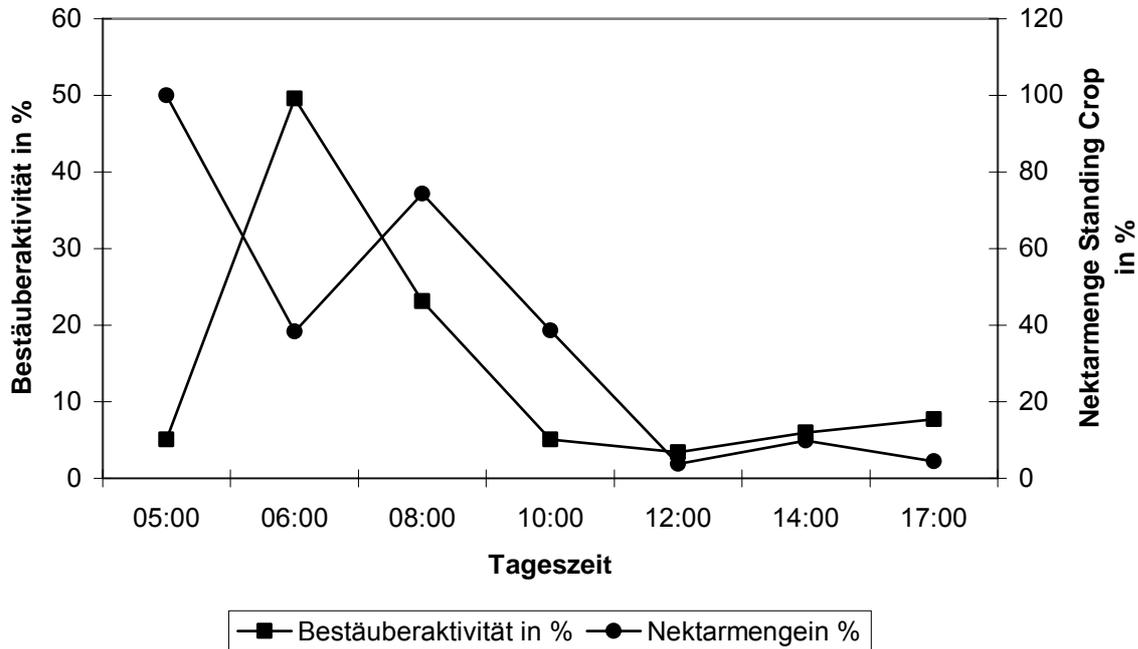


Tabelle 3.2.3.1.3 Gegenüberstellung von legitimer Besucherfrequenz und der Nektarmenge ungebaggter Blüten - Standing Crop

3.2.4 Blütenbesucher

3.2.4.1 Hymenopteren:

Stachellose Bienen (*Trigona fulviventris*, *Partamona cupira*), Wespen (*Polybia occidentalis*) waren sehr zahlreich, den ganzen Tag über auf den Infloreszenzen zu finden. Beim Versuch in die Kronröhre zu gelangen, drückten die Bienen mit den Beinen die Kronzipfel auseinander und versuchten mit dem Kopf in den Kronröhreneingang zu kommen. Dabei wurden sie von dem dichten Haarkranz daran gehindert und in vielen Fällen kletterten die Bienen sofort an der Kronröhre außen entlang, wo sie an verletzten Stellen an den Nektar gelangten. Hymenopteren wurden ausschließlich als illegitime Blütenbesucher verzeichnet.

3.2.4.2 Ameisen:

Ameisen (*Crematogaster sp.*) waren zu jeder Zeit auf sämtlichen Pflanzenteilen zu finden: an abgetrockneten Fruchtständen im Inneren der Achsen, am Kronröhreneingang geöffneter Blüten, an verletzten Kronröhren um Nektar zu gewinnen und auch am Diskus abgefallener Blüten (Fototafel 5 d).

3.2.4.3 Tagfalter:

Im Bestand konnten *Heliconius*-Arten und andere unidentifizierbare Tagfalter beobachtet werden. Legitime Blütenbesuche fanden während der Beobachtungsperiode zu dieser Arbeit selten statt – in den meisten Fällen nutzten die Falter die großen Blätter von *Isertia haenkeana* als Sitzfläche und besuchten die vergesellschafteten Individuen von *Lantana camara*. Nach ASTRID KEBER (Diplomarbeit, 1997) stellte *Isertia haenkeana* eine regelmäßig besuchte Nektarpflanze für folgende Tagfalter im Untersuchungsgebiet dar: *Heliconius melpomene*, *Heliconius cf. pachinus/ hewitsonii*, *Heliconius hecale*.

3.2.4.4 Kolibris:

Kolibris sind regelmäßige legitime Blütenbesucher. Identifizierte Arten waren: *Amazilia decora* (Fototafel 5 a + e) *Amazilia tzacatl* (Fototafel 5 c), *Florisuga mellivora*, *Phaethornis longuemareus* (Fototafel 6 a), *Phaethornis superciliosus*, *Thalurania colombica* (Fototafel 5 b).

3.2.4.5 Nektarräuber:

Der häufig vorkommende „Banana Quit“, *Coereba flaveola*, aus der Ordnung der Sperlingsvögel (Passeriformes), landet auf den Infloreszenzen und durchbohrt die stabilen Kronröhren von *Isertia haenkeana* an der Basis um an den Nektar zu gelangen (Fototafel 6 c und Fototafel 7 a + b). Der Zuckervogel betreibt auf diese Weise bei vielen nektarreichen Blütenpflanzen im Untersuchungsgebiet Blüteneinbruch.

3.2.4.6 Milben:

In den Blüten wurden häufig Milben in verschiedensten Altersstadien, Nymphen und Adulttiere, gefunden. Prof. Walz vom Zoologischen Institut Wien ordnete die Milben zu den Gamasidae zu, die sich möglicherweise von Pollen ernähren und Hymenopteren und Kolibris als Transportwirte nutzen oder in der Erde rund um die Wirtspflanzen leben.

3.2.5 Reproduktionssystem

3.2.5.1 Bagging Experimente

Es wurden insgesamt 32 Einzelblüten auf 7 Infloreszenzen gebaggt, davon zeigten alle Fruchtanatz nach 4 Wochen. Bei genauerer Untersuchung der noch unreifen Früchte konnten die heranreifenden Samen in den Teilfrüchten klar differenziert werden.

Bagging-Experimente an ganzen Infloreszenzen konnten nicht in diese Arbeit einbezogen werden, da ein Großteil der untersuchten Blütenstände durch das regelmäßige Öffnen und wieder Verschließen des Netzes, die starken Regenfälle und das damit verbundene Gewicht der Bags, beschädigt wurde.

3.2.5.2 Narbenempfangnisbereitschaft

Die getesteten Narben zeigten während der Morgendämmerung (4:30-5:00) eingeschränkte Rezeptivität, es fand eine verzögerte Reaktion in der H₂O₂-Lösung statt. Gegen 6:00 morgens bis etwa 17:00 waren alle Narben rezeptiv, danach konnte eine deutliche Reaktionsabnahme beobachtet werden.

3.2.5.3 P:ORate

Die Auszählung der Pollenkörner und Samenanlagen erfolgte für insgesamt 5 Blüten von *Isertia haenkeana* und ergab eine P:O Rate von 238,27.

Einzelblüten	Anzahl an Pollenkörnern	Anzahl an Samenanlagen
n 1	42 504	174
n 2	51 768	198
n 3	32 160	162
n 4	33 024	174
n 5	49 032	168
Durchschnitt ± Stabw	41 697,6 ± 8 773	175,2 ± 13,7

3.3 *Pentagonia tinajita* Tribus: Hippotieae

Vorkommen: In immergrünen Tieflandregenwaldgebieten, von Costa Rica bis ins westliche Panama, von 0-200m Seehöhe. Herbarbelege stammen meist von Sammlungen aus Primärwäldern, im Untersuchungsgebiet jedoch war *Pentagonia tinajita* an gestörten Standorten entlang eines kleinen Flusslaufes, des Rio Gamba, und der auf beiden Seiten daneben verlaufenden Feldstraße zu finden. Dies war die einzige Population von *Pentagonia tinajita* in der näheren Umgebung (WILL, 2001). Der Bestand bedeckte pro Flussufer eine Fläche von ca. 200m Länge und ca. 20m Breite (stellenweise nur wenige Meter) und war vergesellschaftet mit verschiedenen Arten aus den Familien der Maranthaceae und Heliconiaceae.

3.3.1 Morphologie

3.3.1.1 Vegetativer Bau

Kleine, meist unverzweigte Bäume, ca. 4 m Höhe, die ein weitverzweigtes Ausläufersystem bilden. Schopfbäumchen im „Etagen- oder Pagoden-Stil“ (Fototafel 9 a) ; Stipel 5,5 cm lang, dreieckig, oftmals mit Kolleren besetzt; Blattstiele 5 – 15 cm lang, Blatt bis 70 cm lang, obovate Blattform im Umriss, jedoch etwa 5 - 15 cm tief gelappt, Basis am Blattstiel herablaufend, Blätter zeigen neben gut ausgebildeten Blattrippen eine charakteristische fein gezeichnete Paralleladerung (ROBBRECHT, 1988, WILL, 2001)

3.3.1.2 Reproduktive Pflanzenteile

3.3.1.2.1 Infloreszenz

Pentagonia tinajita besitzt in den obersten, dekussierten Tragblättern sitzende Infloreszenzen (Fototafel 9 b), die durch die eng aneinander stehenden Brakteen, Stipel und Kelchblätter sehr kompakt ausgebildet sind (Abb. 3.3.1.2.1.1.). Die Größe der Infloreszenz und damit die Anzahl der Blütenknospen. richten sich nach dem Alter des Individuums. Infloreszenzen, die an jüngeren Pflanzen ausgebildet werden, sind kleiner und haben weniger Knospen als Infloreszenzen, die an älteren Pflanzen sitzen. Das geschätzte Maximum an Blütenknospen in einer Infloreszenz liegt bei 160 (Infloreszenzen in 4-5m Höhe an alten Pflanzen), das Minimum bei 5 (n = 78 Infloreszenzen). Bei

älteren Pflanzen kommt es aufgrund der Größe der Blütenstände und der vorhandenen Knospen dazu, dass Infloreszenzen an übereinander liegenden Nodien gleichzeitig in Blüte sind. Die Infloreszenzachsen sind derart verkürzt, dass die Teilinfloreszenzen durch die Vielzahl von Tragblättern mit darin verborgenen Knospenanlagen und Knospen bzw. Blüten und Früchten nicht eindeutig abgrenzbar sind. MCDADE, 1986, bezieht sich in ihrer Arbeit zu *Pentagonia macrophylla* auf Blüten-, „Cluster“, was nach den Untersuchungen zu dieser Arbeit auch für *Pentagonia tinajita* anzuwenden ist. Die Blüten stehen meist annähernd waagrecht bis hängend (Abb.: 3.3.1.2.2.1a, Fototafel 9 c).

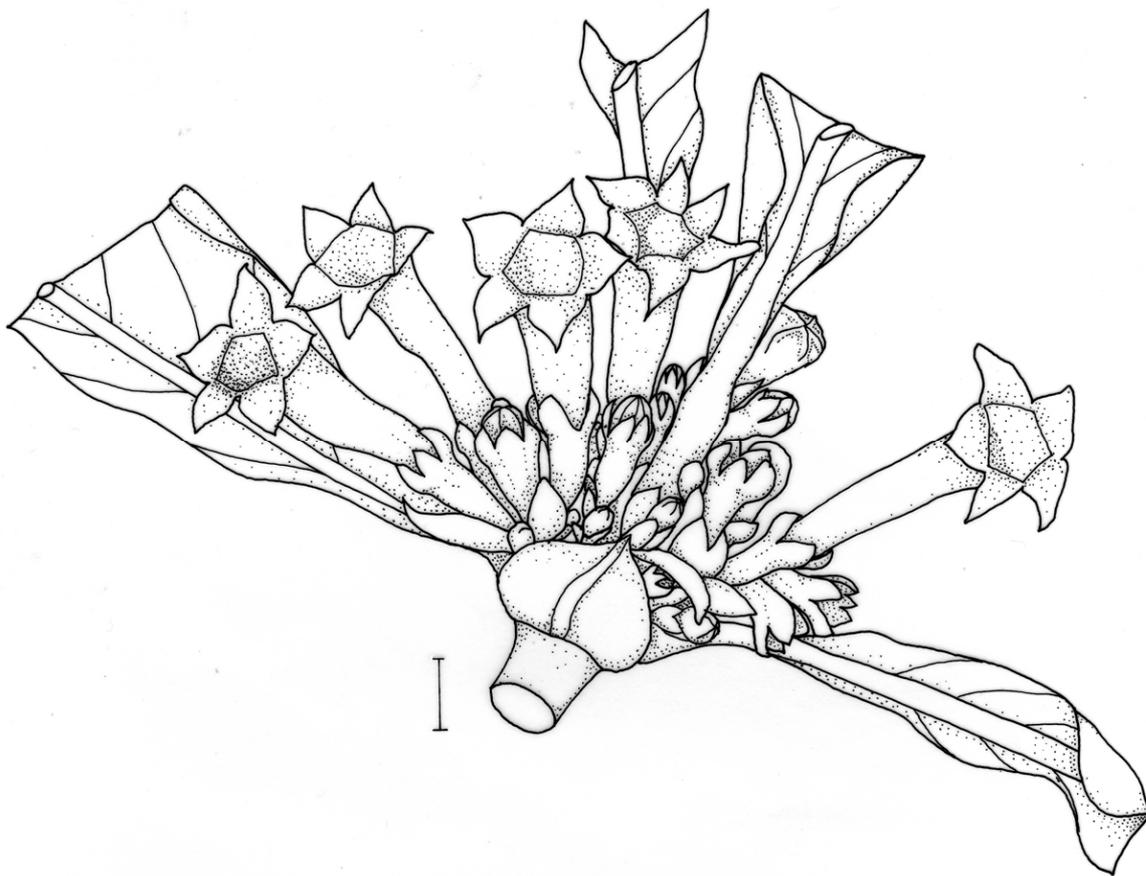


Abb.

3.3.1.2.1.1: *Pentagonia tinajita* Infloreszenz, (Linie = 1 cm)

3.3.1.2.2 Blüte

Die Blüten sind 5-zählig (Abb. 3.3.1.2.2.1 b), zygomorph (Abb. 3.3.1.2.2.1 a), und zeigen in der Knospe valvate Ästivationsverhältnisse (Abb.3.3.1.2.2.a). Der persistierende Kelch ist grün gefärbt, zeigt imbricate Ästivation in der Knospe und ist sehr stabil, fast lederartig ausgebildet. Die Kelchröhre ist an der Innenseite alternierend mit den Kronzipfeln mit Kolleren-Feldern bedeckt und besitzt außen eine Vielzahl an winzigen Lentizellen, die sich bei der Fruchtreife vergrößern. Die freien Kelchzipfel schützen durch ihre Auswölbung die Kronröhrenbasis vor Verletzungen und den darin befindlichen Nektar vor Räubern. Die Kronröhre ist cremefarben bis grünlich gefärbt, etwas dickwandiger, durchschnittlich $4,5 \pm 0,6$ cm lang, und weist etwa 8,5 mm lange, in späterem Stadium zurückgeschlagene Kronzipfel auf. An der Innenseite sind die Kronröhre und die Kronzipfel mit einer wachsartigen, glatten Oberfläche ausgestattet, die es Blütenbesuchern schwer macht in die Kronröhre zu gelangen. Die Antheren sind weitgehend frei und lediglich bis ca. 3mm über dem nektarproduzierenden Diskus mit der Kronröhre verwachsen. An der Insertionsstelle sind die Filamente verbreitert und stark behaart (Abb. 3.3.1.2.2.2 a, b) und bilden eine Nektarkammer (Fototafel 9e), die vor Verdunstung und illegitimer Nektarentnahme schützt. An den Antheren (Abb.3.3.1.2.2.2 c, d), welche etwa $0,2 \pm 0,03$ cm lang sind und aus 4 Theken, die sich longitudinal öffnen, aufgebaut sind, inserieren dorsal die Filamente, $1,3 \pm 0,2$ mm. Der verwachsene Griffel erreicht eine Länge von $1,4 \pm 0,2$ cm und trägt apikal die zweilappige Narbe $0,2 \pm 0,02$ (Abb. 3.3.2.3.2 a, b). An der Basis der Kronröhre sitzt über dem Fruchtknoten intrastaminal ein massiver nektarproduzierender Diskus (Fototafel 9 d) Anmerkung: Foto: Diskus *Pentagonia wendlandii*). Die Blüten besitzen schwachen Duft. Der Fruchtknoten ist unterständig und 2-karpellig, der Plazentationstyp zentralwinkelständig.

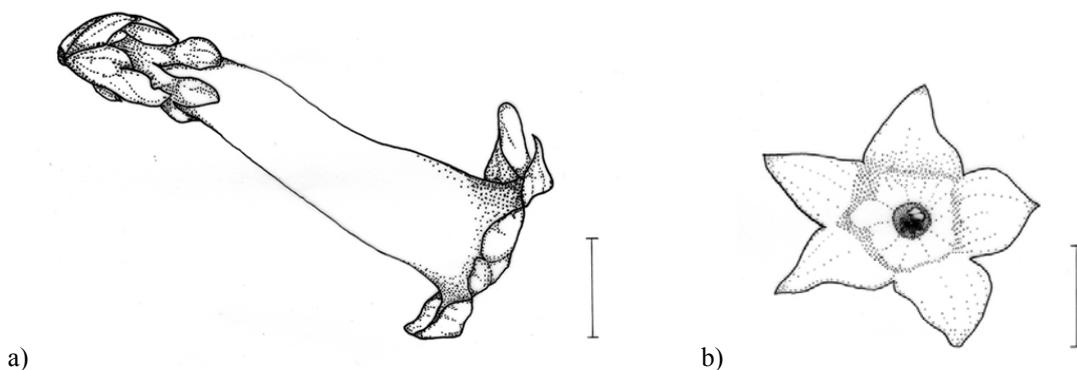


Abb. 3.3.1.2.2.1: *Pentagonia tinajita*: a) Blüte – in Normalposition, b) Blüte in ♀Phase ; Linie = 1cm

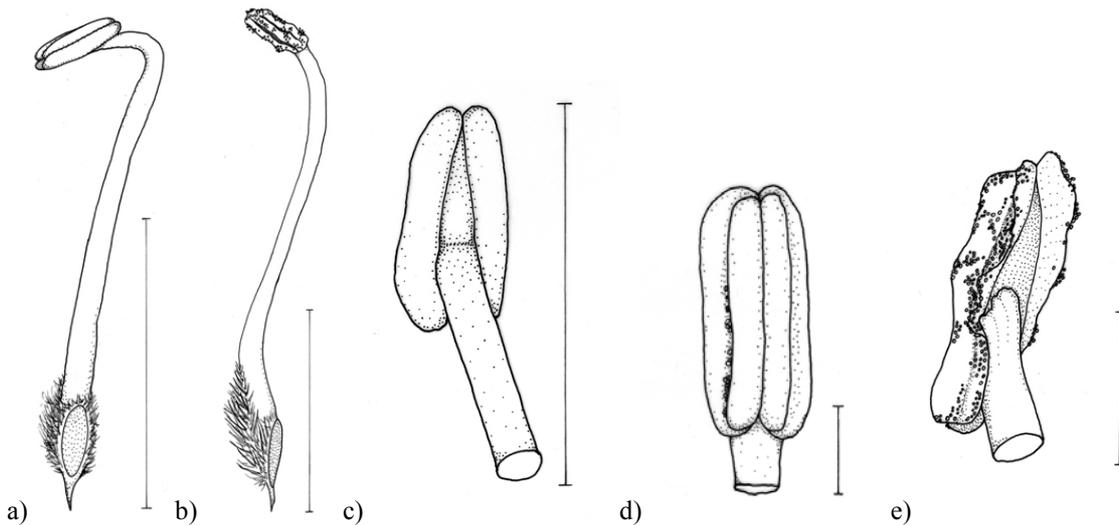


Abb. 3.3.1.2.2.2: *Pentagonia tinajita*, a) Anthere, geschlossen mit Behaarung an der Basis (Linie = 1cm), b) Theken geöffnet, Pollen ausgestäubt (Linie = 1 cm), c) Anthere Dorsalansicht (Linie = 0,5), d) Anthere ventral (Linie = 0,1cm) e) Anthere dorsal, während der Anthese (Linie = 0,1 cm);

3.3.2 Phänologie

3.3.2.1 Entwicklung innerhalb der Population

Pentagonia tinajita blüht und fruchtet das ganze Jahr über. Anhand von 78 Infloreszenzen wurde das Blütenangebot pro Tag ausgezählt (Tabelle 3.3.2.1.1). Pro Tag und Infloreszenz lag die Anzahl der Blüten bei durchschnittlich 2,3 (n=78 Infloreszenzen) mit einem Maximum an 10 und einem Minimum von 0 Blüten.

Anteil an blühenden Infloreszenzen in %	Anzahl der Blüten in Anthese pro Infloreszenz pro Tag
47,4 %	2,3

Tabelle 3.3.2.1.1 Prozentsatz an blühenden Infloreszenzen, Blütenangebot pro Tag innerhalb einer Infloreszenz (n = 23).

Nur 47,4 % der ausgezählten Infloreszenzen trugen zum Zeitpunkt der Aufzeichnung Blüten. Phasen, in denen Infloreszenzen nicht blühen, wechseln mit Phasen in denen Blüten vorhanden sind ab. Der Bestand von *Pentagonia tinajita* blüht ganzjährig konstant und stellt damit eine zuverlässige Nektarquelle für Bestäuber dar. Während an den oberen Nodien Infloreszenzen in Blüte sind, reifen an darunter liegenden Nodien die Früchte. Ebenso reifen in großen Infloreszenzen parallel zu den Blüten und Knospen bereits Früchte heran.

3.3.2.2 Entwicklung der Blüten

Zu Beginn ihrer Entwicklung ist die junge Infloreszenz nur als kompakte Ansammlung hellgrüner Tragblätter in der Blattachsel zu erkennen. Nach etwa 10-15 Tagen werden erste vergrößerte Blütenknospen, die aber noch vollständig von den Kelchblättern umhüllt sind sichtbar (Abb.3.3.2.2.2 a). Die Entwicklung einer Knospe im Stadium A), mit ca.1 cm Größe zur Blüte (Fototafel 6 b) dauert im Durchschnitt $14,3 \pm 2,9$ Tage ($n=25$ Knospen).

Entwicklung von Knospenstadium A zu Knospenstadium B	Entwicklung von Knospenstadium B zur Blüte	Anthese
$7,8 \pm 1,3$ Tage	$6,5 \pm 1,6$ Tage	2 Tage

Tabelle 3.3.2.2.1 Durchschnittliche zeitliche Entwicklung einer Knospe in Stadium A zu Stadium bis zur Anthese ($n=25$ Knospen, in einem Beobachtungszeitraum von 18 Tagen)

In Tabelle 3.3.2.2.1 wurde der zeitliche Ablauf während des Knospenwachstums von Stadium A zu Stadium B und bis zur Blüte zusammengefasst. Das späte Knospenstadium B verläuft in etwas kürzerer Zeit, bei Knospenstadium A wurde ab einer Knospengröße von 1 cm begonnen jeden Tag zu vermessen. Das Wachstum der Knospen wurde immer wieder geprägt von Ruhephasen, in denen 2-3 Tage lang gar kein Längenzuwachs zu verzeichnen war und richtiggehenden Wachstumsschüben. Besonders auffällig war das mit durchschnittlich 1,21 cm extrem große Wachstum der Blütenknospen am letzten Tag vor der Anthese (Tab. 3.3.2.2.2). Während der Untersuchungen konnte aufgrund des großen Längenzuwachses über Nacht darauf geschlossen werden, dass die betreffende Knospe am nächsten Tag in Anthese übergehen würde.

Durchschnittliches Längenzuwachstum pro Tag in cm Knospenstadium A	Durchschnittliches Längenzuwachstum pro Tag in cm Knospenstadium B	Durchschnittliches Längenzuwachstum pro Tag in cm 1 Tag vor der Anthese
$0,13 \pm 0,08$	$0,23 \pm 0,08$	$1,21 \pm 0,33$
Max 0,26	Max 0,43	Max 2
Min 0	Min 0,1	Min 0,8

Tabelle 3.3.2.2.2 Durchschnittliches Längenzuwachstum während der Knospenentwicklung

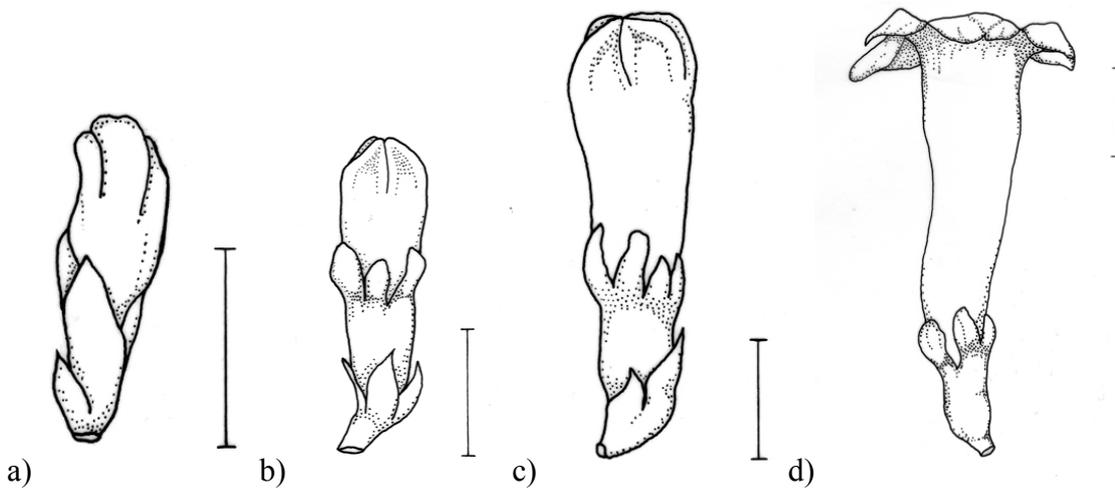


Abb. 3.3.2.2.2 : a) Knospenstadium A, b) junges Knospenstadium B, c) mittleres Knospenstadium B; d) Stadium D, Anthese; (Linie = 1cm)

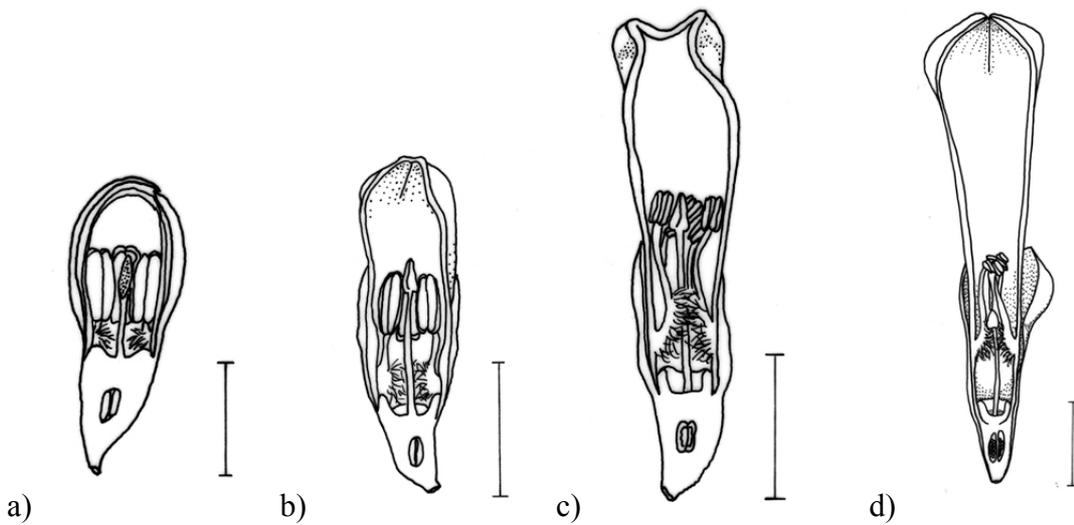


Abb. 3.3.2.2.3: a) Längsschnitt durch Knospenstadium A, b) Längsschnitt frühes Knospenstadium B, c) mittleres Knospenstadium B, längs, d) spätes Knospenstadium B, knapp vor der Anthese, (Linie = 1 cm)

Die Blütenentwicklung wurde in folgende Altersstadien eingeteilt:

- F) Junge Knospen: die Petalen sind nicht sichtbar, die Knospe ist vom Kelch umhüllt, die Kelchzipfel zeigen imbricate Ästivation.
- G) Ältere Knospen: Die Kronröhre ist sichtbar, die Kronzipfel zeigen valvat-reduplikate Ästivation (Abb 3.3.2.3.1. d)

- H) Die Blüte steht am Beginn der Anthese: die Kronzipfel beginnen sich zu öffnen (Abb 3.3.2.3.1. a + e, Fototafel 10 e)
- I) Die Blüte ist in Anthese: Die Blüten von *Pentagonia tinajita* zeigen Dichogamie und sind protandrisch. Die räumliche Trennung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, Herkogamie, ist ebenfalls schwach ausgebildet.
- J) In der Nacht des 2. Tages gegen 1:00 bis 3:00 morgens fällt die Kronröhre schließlich ab (Fototafel 10 h).

In Tabelle 3.3.2.1.2 ist die Knospenentwicklung von 5 Infloreszenzen zu je 5 Knospen über 18 Tage detailliert dargestellt. Bei den Anthese-Stadien überschneiden sich männliches und weibliches Stadium innerhalb einer Infloreszenz meist nicht. In nur einer Infloreszenz sind funktionell männliche und weibliche Blüten zur gleichen Zeit in Anthese. Dies kann als Hinweis auf eine mögliche Synchronisierung der Blütenentwicklung gedeutet werden. Nähere Erläuterung im Kapitel Diskussion.

Tag																				
Blüte	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
1	[hellgrau]										[dunkelgrau]									
2	[hellgrau]										[dunkelgrau]									
3	[hellgrau]										[dunkelgrau]						D♂	D♀		
4	[hellgrau]			[dunkelgrau]												D♂	D♀			
5	[hellgrau]			[dunkelgrau]							D♂	D♀								
1	[hellgrau]					ab														
2	[hellgrau]				ab															
3	[hellgrau]			ab																
4	[hellgrau]										[dunkelgrau]									
5	[hellgrau]							[dunkelgrau]											D♂	D♀
1	[hellgrau]							[dunkelgrau]							D♂	D♀				
2	[hellgrau]									[dunkelgrau]									D♂	D♀
3	[dunkelgrau]						D♂	D♀												
4	[dunkelgrau]						D♂	D♀												
5	[hellgrau]							[dunkelgrau]											D♂	D♀
1	[dunkelgrau]							ab												
2	[dunkelgrau]						D♂	D♀												
3	[dunkelgrau]										[dunkelgrau]								D♂	D♀
4	[dunkelgrau]						D♂	D♀												
5	[hellgrau]							[dunkelgrau]											D♂	D♀
1	[hellgrau]										[dunkelgrau]								D♂	D♀
2	[hellgrau]			[dunkelgrau]												D♂	D♀			
3	[hellgrau]						[dunkelgrau]												D♂	D♀
4	[hellgrau]				[dunkelgrau]														D♂	D♀
5	[hellgrau]					[dunkelgrau]													ab	

Tabelle 3.3.2.1.2 Grafische Darstellung der Knospenentwicklung bis zur Anthese; Die hellgrauen Felder bezeichnen das Knospenstadium A, die dunkelgrauen das Knospenstadium B, die schwarzen Felder stehen

für abgefallene Knospen, weiße Felder mit D bezeichnen das Anthesestadium. Es wurden jeweils 5 Blütenknospen zwischen 1-2cm Größe an 5 Infloreszenzen markiert und über einen Zeitraum von 18 Tagen täglich vermessen.

3.3.2.3 Anthese - Dichogamie in *Pentagonia tinajita*

Protandrie:

a. Tag – die Blüte ist funktionell männlich

Die Kronröhre ist fest, die Kronzipfel waagrecht nach außen gebogen, cremefarben bis grünlich und durchschnittlich $4,5 \pm 0,6$ cm lang. Der Durchmesser der Corolla beträgt $2,4 \pm 0,5$ cm, am Kronröhreneingang $1,3 \pm 0,2$ cm, und an der Kronröhrenbasis $0,6 \pm 0,1$ cm. Die sehr festen, hochgewölbten Kronzipfel hüllen die leicht geknickte, zygomorphe Kronröhre (Abb: 3.3.1.2.2.1 a) an der Basis ein.

Die Filamente, $1,3 \pm 0,15$ cm lang, sind so in der Kronröhre positioniert, dass sie auf der unteren Hälfte der Kronröhre gebündelt sind und die Theken, $0,2 \pm 0,03$ cm, aufrecht in der Kronröhre stehen (Abb.: 3.3.2.3.2 a). Auf diese Art wird der Zugang zur tief liegenden Nektarkammer und zur dahinter befindlichen Narbe geschützt (Fototafel 9 f, Abb.: 3.3.2.3.1 f). Die Antheren beginnen sich zu öffnen, Pollen wird frei, die Narbenlappen $0,2 \pm 0,02$ bleiben geschlossen. Die Antheren zeigen erste Alterserscheinungen gegen Ende des 1. Tages: gelbe bis braune Verfärbung, der noch vorhandene Pollen ist gelbgrau, die Filamente beginnen sich abzusenken.

b. Tag – die Blüte ist funktionell weiblich

In der Nacht vom ersten auf zweiten Tag, welken die Staubblätter gänzlich und legen sich nach unten an die Kronröhrenwand, sodass die geöffnete, zweilappige Narbe nun vor der Nektarkammer steht (Fototafel 9 g), Abb.: 3.3.1.2.2.1 b). Mit zunehmendem Alter der Blüte, verliert sie an Festigkeit und weist charakteristische Kratzspuren und Einstiche an der Außenseite auf. Die schlaffen Antheren werden braun und zeigen zum Teil Schimmelbefall, die Narbe bleibt grün und rezeptiv (Abb.: 3.3.2.3.2 b) bis in die Nacht des zweiten Tages.

Blütenvermessungen wurden an 78 Blüten durchgeführt. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen Blüten des ersten und des zweiten Tages.

Kronröh- reLänge	Kronen- Durchmesser	Kronröhren- Durchmesser	Fila- ment- Länge	Anthe- ren- Länge	Grif- fel- Länge	Nar- ben- länge
4,5 ± 0,6	2,4 ± 0,5	1,3 ± 0,2	1,3 ± 0,2	0,2 ± 0,03	1,4 ± 0,2	0,2 ± 0,02

Tabelle 3.3.2.2.3 Blütenvermessungen, Durchschnittswerte in cm (n = 78).

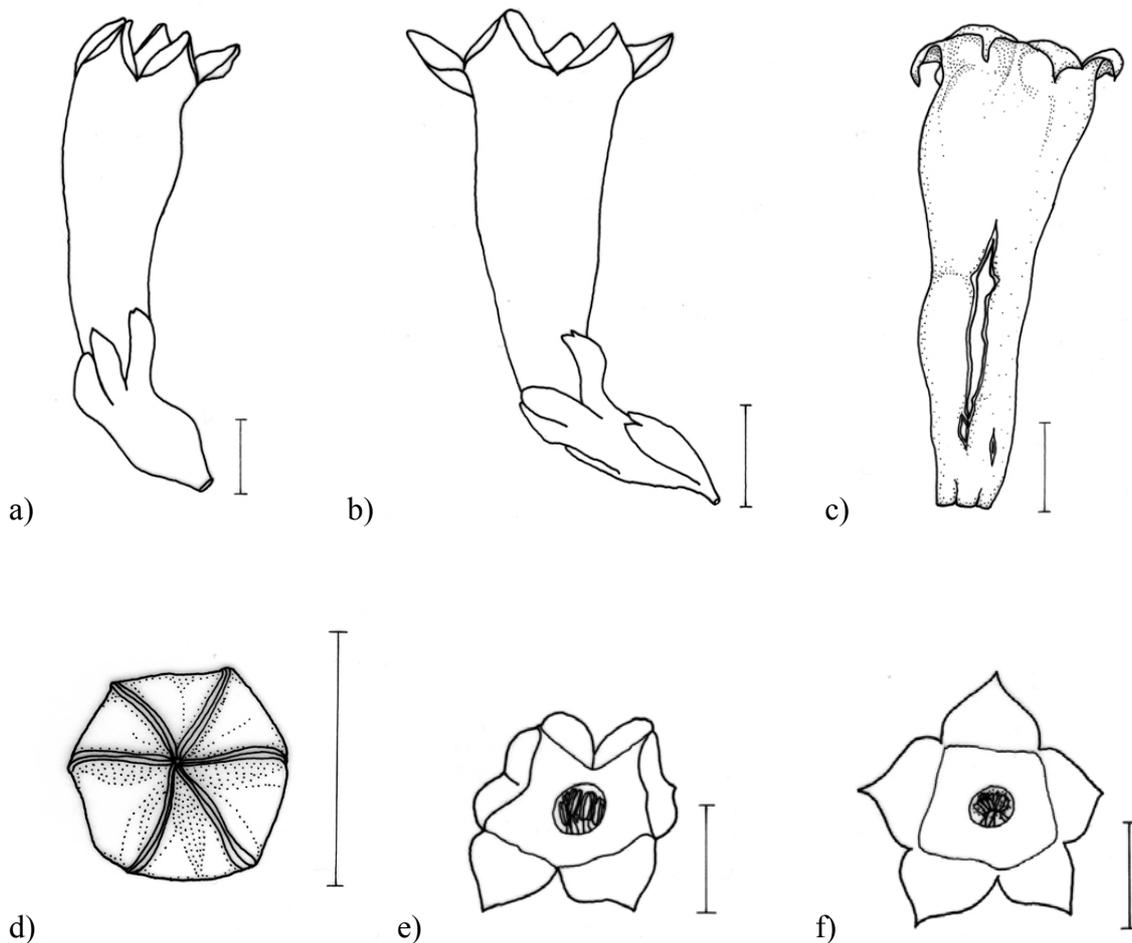


Abb 3.3.2.3.1: *Pentagonia tinajita*, Anthese-Stadien a) Stadium C, Blüte öffnet sich b) Stadium D, Anthese c) Stadium E, abgefallene Kronröhre, verletzt von Nektarräubern, d) Aufsicht auf Knospe - Valvate Ästivation, e) Stadium C, Kronzipfel stehen aufrecht, f) Stadium D, Kronzipfel sind nach außen gewölbt, ♂ Phase, (Linie = 1 cm);

3.3.2.3.1 Zeitliche Abläufe während der Anthese

Die Blüten beginnen sich am ersten Tag der Anthese um etwa 1:00 früh zu öffnen. Zu dieser Zeit ist noch kein Duft vorhanden und die Nektarproduktion ist noch nicht im Gange. Bis etwa 4:30 sind die Blüten dann soweit geöffnet, dass die Kronzipfel schräg nach außen zeigen. Etwa um die gleiche Zeit beginnt die Duft- und Nektarproduktion. Etwas verzögert, gegen 5:00, öffnen sich die Theken und Pollen wird in geringen Mengen frei (Abb. 3.3.1.2.2.2.e). Zwischen 6:00 und 6:30 sind die Antheren mit reichlich frischem, gelben Pollen bedeckt. Der Duft der Blüten ist sehr intensiv von den frühen Morgenstunden ab 6:00 bis am frühen Nachmittag, wo dann eine deutliche Abnahme zu verzeichnen ist. Erste Blütenbesuche von Bestäubern und Nektarräubern wurden kurz nach der Morgendämmerung ab 5:00 registriert. Die laufend verfügbare Nektarmenge (Standing crop) steigerte sich bis zum Einsetzen der Bestäubertätigkeit und fiel dann sehr rasch wieder ab. Gegen 8:00 erreichte die Bestäuberfrequenz einen Höhepunkt (Anmerkung: aufgrund unzureichender Datenmengen wurde die Bestäubertätigkeit nicht in Tabelle 3.3.2.2.1 integriert).

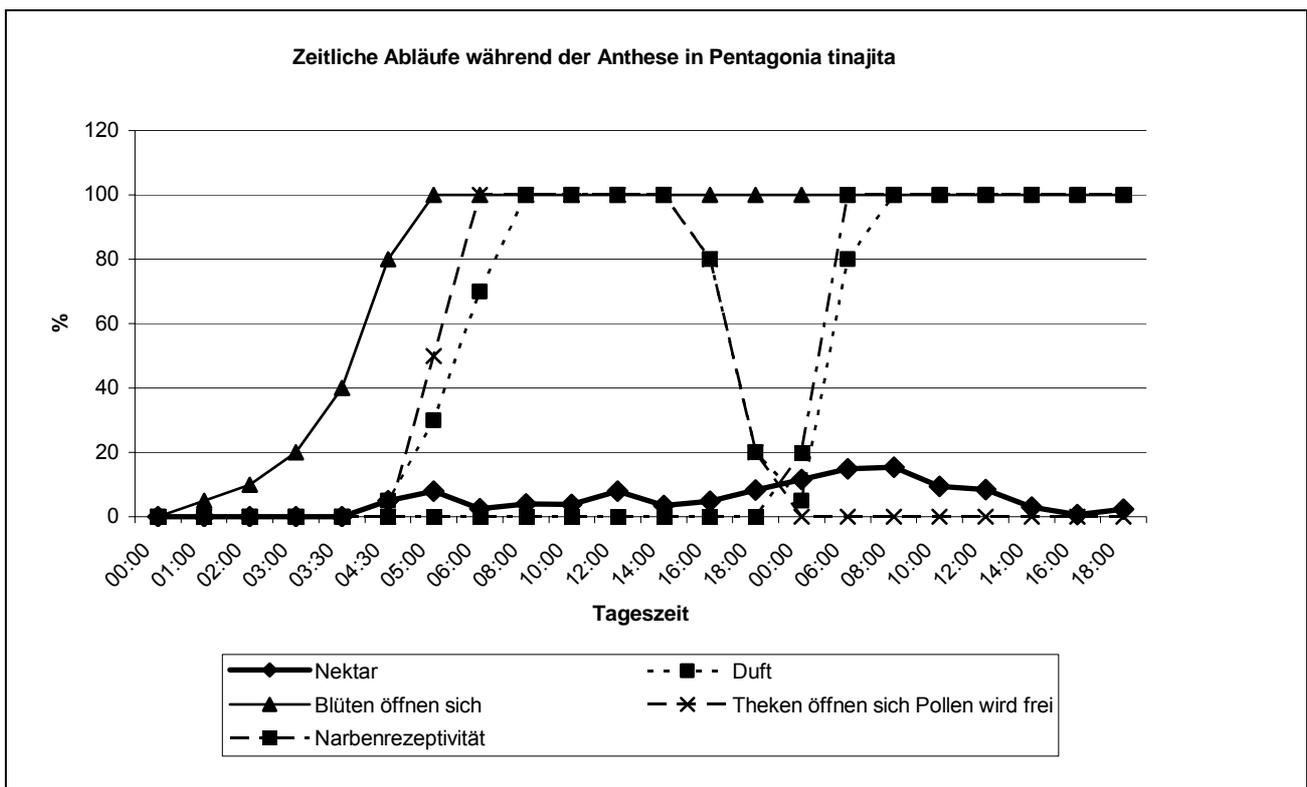


Tabelle 3.3.2.2.1 Zeitliche Abläufe von Nektarproduktion, Duftproduktion, Öffnen der Blüten, Antherendehiszenz und Narbenrezeptivität in %.

Am späten Nachmittag des ersten Tages beginnen die Antheren zu welken. Während der ersten Nacht verwelken die Antheren zur Gänze und legen sich flach an die Kronröhrenwand. Weiters finden ein Anstieg der Nektarmenge und ein Abfallen der Duftproduktion während der Nacht statt. Am Morgen des zweiten Tages weist die Nektarmenge ihren Höchststand auf, die Duftintensität ist gleich wie am ersten Tag. Die Blüte ist nun im weiblichen Stadium – die Narbenlappen sind geöffnet und rezeptiv bis zur 2. Nacht, in der die welke Kronröhre schließlich abfällt.

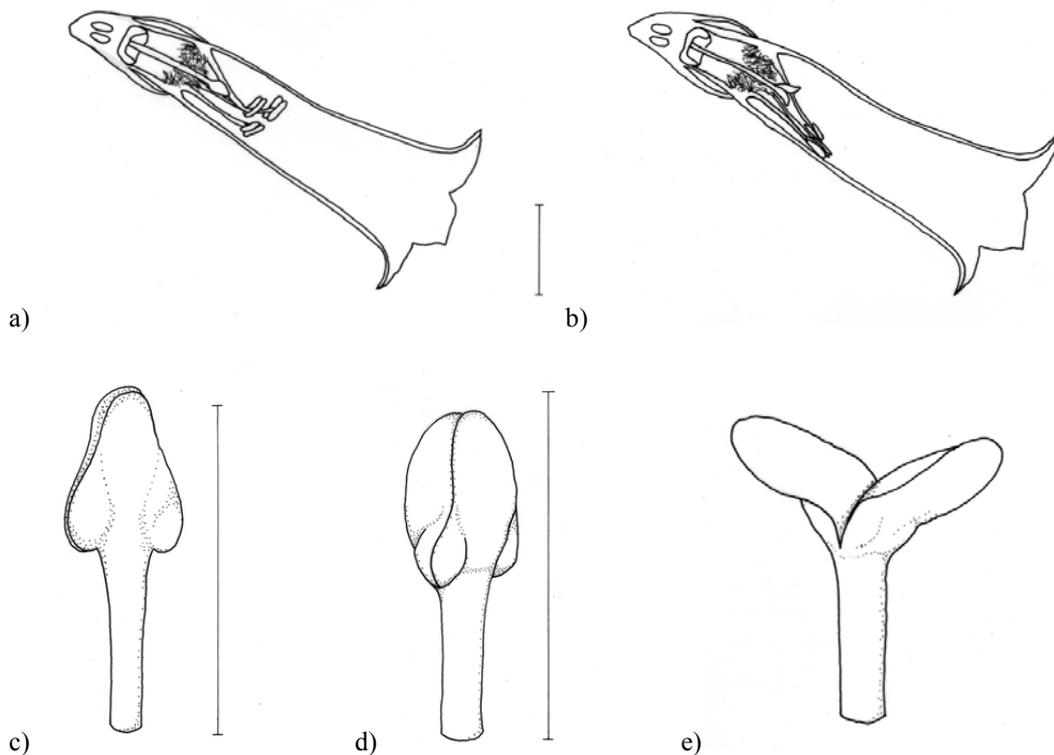


Abb.: 3.3.2.3.2 a) Blüte am ersten Tag der Anthese im männlichen Stadium, b) Blüte am zweiten Tag der Anthese im weiblichen Stadium (Linie = 1cm) c) Geschlossene Narbe, frontal (Linie = 0,5cm), d) geschlossene Narbe seitlich ♂ Stadium (Linie= 0,5 cm), e) Narbe mit geöffneten Narbenlappen,, ♀ Stadium

3.3.2.3.2 Der legitime Blütenbesuch:

Als legitime Blütenbesucher wurden Prachtbienen beobachtet. In 3.3.4.1.2 wird das Verhalten der Tiere beim Blütenbesuch beschrieben. Sobald das Insekt in die Kronröhre gelangt ist, klettert es in Richtung Nektarkammer. Bei Blüten in männlichem Stadium, bei denen die Antheren aufrecht in der Kronröhre stehen (Abb.: 3.3.2.3.2 a) muss sich die Biene über die Theken schieben um mit dem Saugrüssel, vorbei an den behaarten Filamenten, an den Nektar zu gelangen. Der Pollen bleibt an der Ventralseite des Thorax hängen. Beim Besuch einer Blüte in der weiblichen Phase muss die

Biene zunächst nicht die hinderlichen Antheren überwinden, denn diese liegen ja bereits in der Kronröhre. Das Hindernis, um zum Nektar zu gelangen, stellt nun die rezeptive Narbe dar, die mit ihren weit geöffneten Narbenlappen fast den gesamten inneren Kronröhrenquerschnitt einnimmt (Abb.: 3.3.2.3.2 b, e). Die Biene schiebt sich nun über die Narbe und bestäubt mit dem am Thorax haftenden Pollen aus vorangegangenen Besuchen die Blüten.

3.3.2.4 Früchte und Samen

3.3.2.4.1 Früchte

Nach der erfolgreichen Bestäubung der Blüten beginnt der vom Kelch umhüllte Fruchtknoten zu wachsen und bildet zunehmend deutlichere Lentizellen an der Außenseite aus (Abb. 3.3.2.3.1.1 a). Die Kelchzipfel bleiben als röhrenförmiges, steifes Gebilde an der reifenden Frucht. Vielfach wurden kleine, rote Ameisen (cf. *Pheidole*) mit ganzen Kinderstuben in den halb vertrockneten Kelchzipfelresten gefunden. Sobald die Fruchtreife erreicht ist, verfärbt sich die massiv ausgebildete Fruchtschale (ca. 3mm dick) (Abb. 3.3.2.3.1.1 c), die nun eine warzige Struktur aufweist, orangerot (Fototafel 10 c), im Inneren ist die Plazenta zu einer fruchtigen wohlschmeckenden Pulpe herangewachsen und trägt die kantigen dunkelbraunen Samen (Abb. 3.3.2.3.1.1 b).

3.3.2.4.2 Samenverbreitung durch Fledermäuse

Die Früchte stellen eine beliebte Futterquelle für frugivore Fledermäuse dar. Am Vortag markierte, reife Früchte wurden über Nacht geöffnet und der Inhalt geleert, oder fehlten ganz. Die Zugänglichkeit der Früchte für Fledermäuse ist durch den Etagenbau begünstigt. Am Boden gefundene oder an der Pflanze verbliebene Fruchthüllen zeigten charakteristische Kratz- und Biss-Spuren von Klauen und Zähnen (Fototafel 10 d). Die Samen hängen relativ fest an der fleischigen Plazenta, womit man annehmen kann, dass die Fledermäuse den Fruchtinhalt als Ganzes fressen und die Samen unverdaut wieder ausgeschieden und somit verbreitet werden (Endozoochorie).

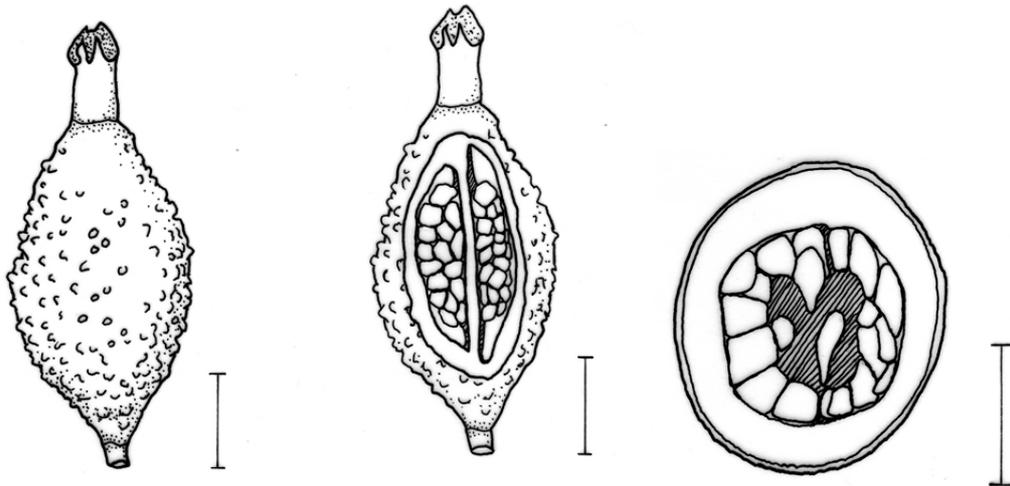


Abb. 3.3.2.4.1.1: *Pentagonia tinajita*, a) reife Frucht mit Lentizellen, b) Frucht längs c) Frucht quer mit kantigen Samen (Linie = 1 cm)

3.3.2.4.3 Samen

Die Samen sind etwa 2 mm groß mit kantigen Seiten (Abb. 3.3.2.4.1.1. b c). Die Samenauszahlungen pro Frucht basieren auf 23 Früchten.

Durchschnittliche Anzahl an Samen pro Frucht	Max.	Min:
27,1 ± 14,1	51	10

Tabelle 3.3.2.4.3.1 Samenausählung pro Frucht (n = 23)

Eine sehr interessante Beobachtung konnte in Bezug auf die Samenkeimung gemacht werden; Es scheint, dass Viviparie bei *Pentagonia tinajita* und anderen Pentagonien (*P. wendlandii*) häufig vorkommt. Samen, die durch Zufall in der sehr festen Fruchthülle zurückbleiben, keimen auf der Mutterpflanze aus (Fototafel 10 a). Es wurde nicht beobachtet, ob oder wie die Keimlinge auf den Boden gelangen und dort weiter wachsen.

3.3.3 „Belohnungen“ für Blütenbesucher

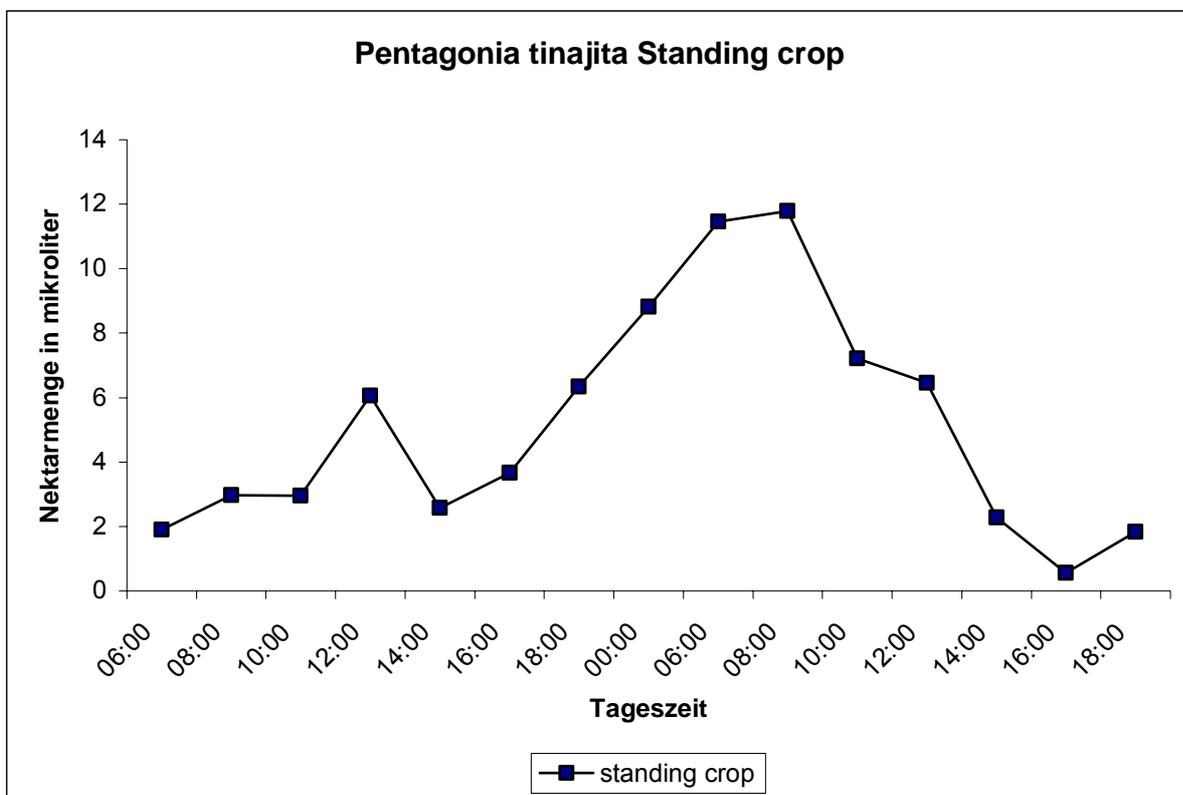
3.3.3.1 Nektar

Pentagonia tinajita bietet ihren Besuchern Nektar mit durchschnittlich 28 % Saccharose-Konzentration (n = 87) in großen Mengen an und wird durch das ganzjährige Blütenangebot von

Bestäubern und Nektarräubern frequentiert. Es wurde die Gesamtnektarproduktion einer Blüte für deren Lebensdauer von 2 Tagen ermittelt (Tabelle 3.3.3.1.1) und die laufend verfügbare Nektarmenge, standing crop, zu verschiedenen Zeitintervallen (Tabelle 3.3.3.1.2). Bei der Nektarentnahme mit Mikrokapillar-röhrchen stellte sich die zygomorphe Blütenform als unüberwindbares Hindernis heraus und so musste, wie durch die nektarraubenden Kolibris, kurzerhand Blüteneinbruch betrieben werden.

Durchschnittliche Nektarmenge in μl pro Blüte	Durchschnittliche Saccharose-Konzentration in %
$55,7 \pm 22,4$	$28,3 \pm 2,2$
Max: 88,7	Max: 32
Min: 28,4	Min: 23

Tabelle 3.3.3.1.1 Die durchschnittliche Nektarmenge pro Blüte (n=23) wurde von gebaggten Blüten am Ende des 2. Tages gemessen. Die Saccharose-Konzentration wurde anhand von 87 Messungen ermittelt.



le 3.3.3.1.2 Durchschnittliche Nektarmenge ungebaggter Blüten über 2 Tage - Standing Crop

Tabel-

Ein Vergleich der durchschnittlichen laufend verfügbaren Nektarmengen (standing crop) des ersten und des zweiten Tages ergab, dass Blüten in der männlichen Phase weniger Nektar als Blüten in der weiblichen Phase aufweisen.

	Blüten 1. Tag, männlich Nektar in µl	Blüten 2. Tag, weiblich Nektar in µl
Mittelwert	3,7	5,9
Standardabweichung	1,9	3,7
Maximum	6,4 (18:00 Zeitintervall)	11,5 (6:00 Zeitintervall)
Minimum	1,9 (6:00 Zeitintervall)	0,56 (16:00 Zeitintervall)

Tabelle 3.3.3.1.3 Durchschnittliche Nektarmenge standing crop, ♂ Phase und ♀ Phase im Vergleich

3.3.3.2 Duft

Die Blüten von *Pentagonia tinajita* besitzen einen schwachen Duft, der entfernt an unreife Birnen erinnert. Nach dem Geruchstest von LEX (1945), der am einfachsten im Feld, beziehungsweise der biologischen Station, durchzuführen war, konnte zumindest die Quelle der Duftproduktion in der Kronröhre und den Antheren geortet werden. Zudem deckten sich einige der qualitativen Aussagen, mit denen der vorhandene Duft beschrieben wurde. Fünf Testpersonen bezeichneten den Duft als, süß, fruchtig, frisch, zum Teil vanille-artig bis süß-modrig.

3.3.4 Blütenbesucher

3.3.4.1 Hymenopteren:

3.3.4.1.1 Stachellose Bienen

Stachellose Bienen (*Trigona fulviventris* (Fototafel 11 g), *Partamona cupira*), versuchten immer wieder in die Kronröhre zu gelangen. Aufgrund der viel zu großen Dimensionen der Blüte und der glatten Innenfläche der Blüten, gelang dies nur in einigen wenigen Fällen und meistens nur bei aufrechteren Blüten. Oftmals rutschten die Bienen gleich ab beim Versuch zu landen oder fielen einfach aus der Blüte. Stachellosen Bienen ist es wegen ihrer geringen Körpergröße im Vergleich zu

den Prachtbienen vermutlich nicht möglich an den Antheren oder den Narben vorbei an die Nektarkammer zu gelangen. An den verletzten Stellen außen an den Kronröhren waren stachellose Bienen häufig zu finden.

3.3.4.1.2 Euglossinen

Prachtbienen (Euglossini), Männchen und Weibchen, waren legitime Blütenbesucher und Bestäuber von *Pentagonia tinajita*. Identifizierte Arten waren: *Euglossa tridentata* (Fototafel 11 d) und *Euglossa cf. dodsonii* (Fototafel 11 a), weiters konnten 2 Arten beobachtet werden, die aber nicht näher bestimmt werden konnten: *Euglossa sp.1*, *Euglossa sp. 2*. Aufzeichnungen über Blütenbesuche begannen ab 6:00 morgens und endeten gegen 17:30.

Beim Anflug an die Blüte (Fototafel 11 i) blieben die Bienen immer wieder in kürzerer Entfernung für ein paar Sekunden in der Luft stehen und rieben die Hinterbeine, bevor sie an den unteren Kronzipfeln und am Kronröhreneingang landeten (Fototafel 11 b, e). Gelegentlich wurden auch Prachtbienen beobachtet, wie sie von der Kronröhre abrutschten und noch einmal die Blüte anfliegen mussten. Beim Klettern in die Kronröhre (Fototafel 11 c) schlugen die meisten Tiere mit den Flügeln, bis sie die endgültige Position erreichten (Fototafel 11 f). Nach etwa 2-15 Sekunden kletterten die Bienen rücklings aus der Blüte, blieben wieder im Flug stehen, um den körperlangen Saugrüssel (Fototafel 12 a) wiederholt mit den Beinen abzustreifen (Fototafel 12 b). Danach flogen sie in ruckartigem Zickzack um die Pflanze, bevor sie vor der nächsten Blüte entweder an derselben Pflanze oder an benachbarten Pflanzen, stehen blieben und den Ablauf wiederholten. Nach dem Besuch der Bienen untersuchte Blüten zeigten an der Innenseite der Kronröhre, knapp vor den Staubblättern, braun verfärbte Kratzspuren (Fototafel 11 h). Es ist anzunehmen, dass die Prachtbienen ihre Tarsen einsetzen um Halt in der Kronröhre zu finden und um sich über die Antheren beziehungsweise die Narbe zu schieben.

Generell konnte bei den Blütenbesuchen der Euglossinen festgestellt werden, dass sie sehr empfindlich auf Veränderungen in ihrer unmittelbaren Umgebung reagierten. Nachdem sie gestört wurden, unternahmen sie „Kontrollflüge“, bevor sie wieder zu einem Blütenbesuch zurückkehrten.

3.3.4.2 Ameisen:

Ameisen (*Crematogaster sp.*, und eine rote Ameisenart cf. *Pheidole*) waren oft in den Infloreszenzen, am Diskus abgefallener Kronröhren und generell auf den Pflanzen zu finden. Die nicht näher identifizierte Spezies kleiner roter Ameisen, bewohnte sehr häufig die persistierende Kelchröhre an sich entwickelnden Früchten und bildete darin ganze Kinderstuben aus.

3.3.4.3 Kolibris:

Kolibris konnten als regelmäßige illegitime Blütenbesucher beim Blüteneinbruch beobachtet werden. Identifizierte Arten waren: *Amazilia tzacatl* und *Phaethornis longuemareus* (Fototafel 12 c, d, f, h). Während des Versuchs die Nektarkammer von außen durch Durchbohren der Kronröhre anzustechen, drückten sich die Tiere mit den Beinen an den Kronzipfeln ab und hinterließen typische Kratzspuren an der Krone (Fototafel 12 e). Die Einstichstelle lag zu 90 % oberhalb der schützenden Kelchzipfel an der Oberseite der Blüte (Fototafel 12 g) und wurde bei späteren Besuchen immer wieder zur Nektarentnahme benutzt oder es wurde ein weiteres Loch hinzugefügt (Fototafel 12 h). Oftmals bildeten sich durch diese Perforation Risse in der Kronröhre (Abb.: 3.2.2.3.1 c, Fototafel 12 g), die Blüte wurde dann von stachellosen Bienen und Ameisen zusätzlich besucht und vielfach schwer beschädigt. In keinem einzigen Fall wurde ein legitimer Besuch durch die Kronröhre beobachtet. Die geknickte Blütenform (Fototafel 11 i) verhindert, dass der Kolibrischnabel (wie auch ein Mikrokapillar-Röhrchen) in die Nektarkammer gelangt.

3.3.4.4 Milben:

In 69% der untersuchten Blüten (n = 78) konnten Milben festgestellt werden. Entnommene Proben wurden von Prof. Walzl untersucht und wie schon bei *Isertia haenkeana* als phoretische Milben, die Hymenopteren und Kolibris als Transport nutzen oder in der Erde rund um die Wirtspflanzen leben, identifiziert

3.3.5 Reproduktionssystem

3.3.5.1 Bagging Experimente

Es wurden insgesamt 36 Einzelblüten an 18 verschiedenen Individuen gebaggt, davon zeigte keine Fruchtansatz nach 5 Wochen. Die nicht weiter entwickelten Fruchtknoten waren zum Teil vertrocknet auf der Pflanze verblieben oder abgefallen. Bagging-Experimente an *Pentagonia tinajita* waren mit sehr viel Vorsicht auszuführen. Etwa 20% der gebaggtten Blüten wurden beim Befestigen oder Entfernen des Bags und beim Markieren (Fototafel 10 i) verletzt worden. Eine ganze Infloreszenz zu baggen, war komplett unmöglich aufgrund der bereits beschriebenen morphologischen Verhältnisse.

3.3.5.2 Narbenempfängnisbereitschaft

Die Narben öffneten sich in der ersten Nacht kurz vor Mitternacht. An den offenen Narben (Abb.: 3.3.2.3.2 e) durchgeführte Rezeptivitätstests (n = 78) mit der Peroxidase-Reaktions-Technik zeigten, dass sie bis 19-21:00 des 2. Tages zu 100 % rezeptiv waren. Messungen zu späteren Stunden wurden nicht gemacht. Die Narben fielen gemeinsam mit den Kronröhren in den ersten Stunden des dritten Tages ab.

3.3.5.3 P:O Verhältnis

Die Auszählung der Pollenkörner und Samenanlagen erfolgte für insgesamt 6 Blüten von *Pentagonia tinajita* und ergab eine P:O Rate von 892,7.

Einzelblüten	Anzahl an Pollenkörnern	Anzahl an Samenanlagen
n 1	75680	130
n 2	58800	126
n 3	75840	104
n 4	114080	112
n 5	103640	66
n 6	120100	76
Durchschnitt ± Standardabweichung	91356,7 ± 24657,1	102,3 ± 26,2

3.4 *Pentagonia gymnopoda* Tribus: Hippotieae

Vorkommen: In immergrünen Tieflandregenwaldgebieten, von Costa Rica bis Panama (WEBER ET AL., 2001). *Pentagonia gymnopoda* war außerhalb des eigentlichen Untersuchungsgebietes im benachbarten Valle Bonito an einem Hang im Saum des Sekundärwaldes und einer Weide gefunden worden. Das war der einzige Fundort von *Pentagonia gymnopoda* in der näheren Umgebung (WILL, 2001).

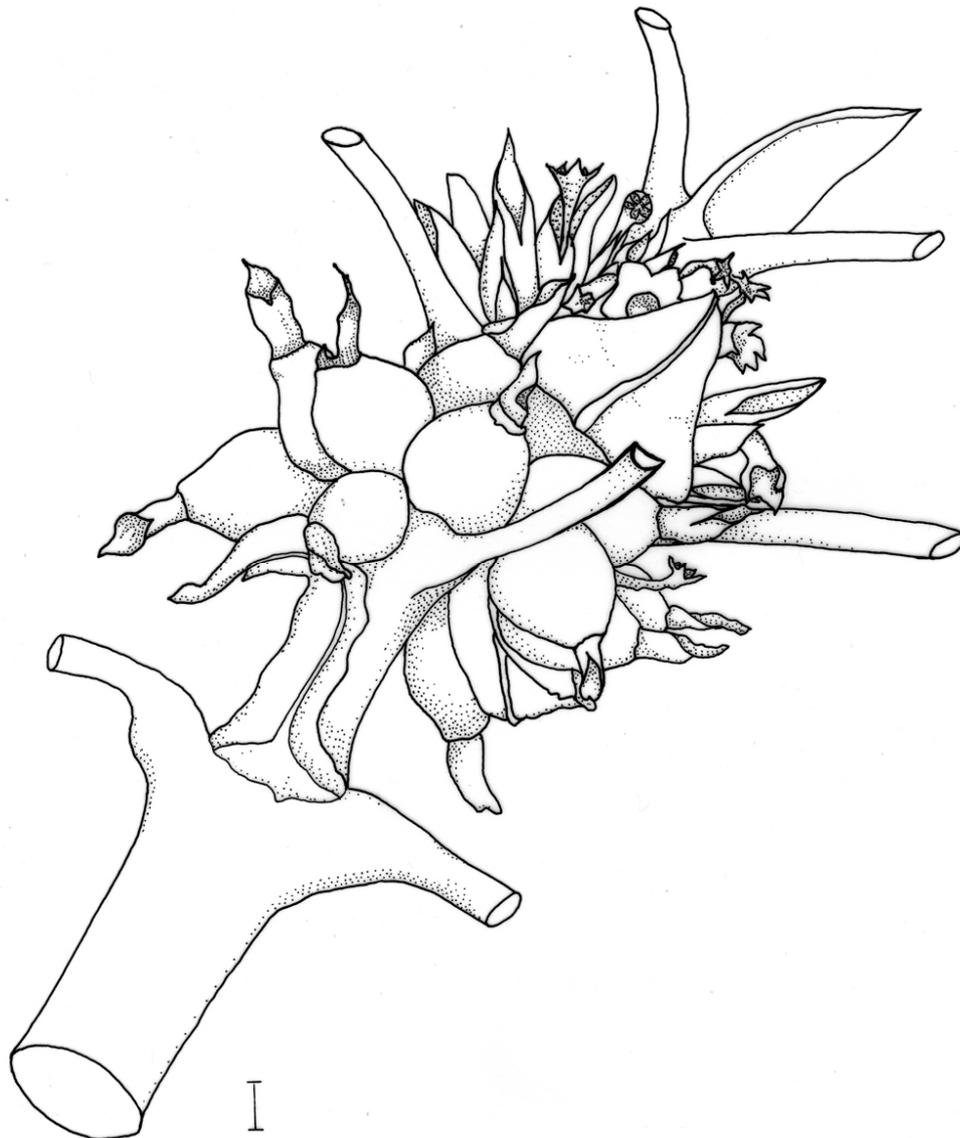


Abb. 3.4.1: *Pentagonia gymnopoda* Infloreszenz und Infrukteszenz (Linie = 1 cm)

3.4.1 Morphologie

3.4.1.1 Vegetativer Bau

Kleine Bäume, ca. 6 m Höhe, verzweigt. Seitenäste und Haupttrieb im „Etagen- oder Pagoden-Stil“ (Fototafel 13 a); Stipel 5 cm lang; Blattstiele 7 – 14 cm lang, Blatt bis 100 cm lang, obovate Blattform im Umriss, jedoch bis etwa 30 cm tief gelappt (WILL, 2001).

3.4.1.2 Reproduktive Pflanzenteile

Pentagonia gymnopoda hat annähernd sitzende Infloreszenzen in den obersten, dekussierten Tragblättern (Abb. 3.4.1). Der Kelch ist zu einem röhrenförmigen spatha-ähnlichem Gebilde verwachsen, etwa 2cm lang, sehr stabil und hellgrün gefärbt (Fototafel 13 f). Im Knospenstadium umhüllt der Kelch die Knospe zur Gänze (Fototafel 13 h, Abb. 3.3.2.1 a, b). Die 5-zählige Corolla ist grünlich, weiß bis creme oder hellgelb, die Kronröhre ist etwa 3cm lang, dickwandig, deutlich gebogen und zygomorph. (Abb. 3.4.1.2.1 a)) Die Kronzipfel sind dreieckig bis 1cm lang. In der Knospe liegen die Kronzipfel in valvater-reduplikater Ästivation (Abb. 3.4.2.1 c). Die Filamente sind unterschiedlich lang, an der Basis stark behaart (Abb. 3.4.2.2 a) und an einer Seite innerhalb der Kronröhre gebündelt. Die Narbe ist zweilappig (Abb. 3.4.2.2. b) Die Früchte sind eiförmig, ca. 3cm lang, tragen den persistierenden Kelch an der Spitze und zeigen oftmals abgeflachte Seiten von der Position innerhalb der dicht gepackten Infloreszenz bzw. Infrukteszenz. (Fototafel 13 d, Abb.3.4.2.2 c).

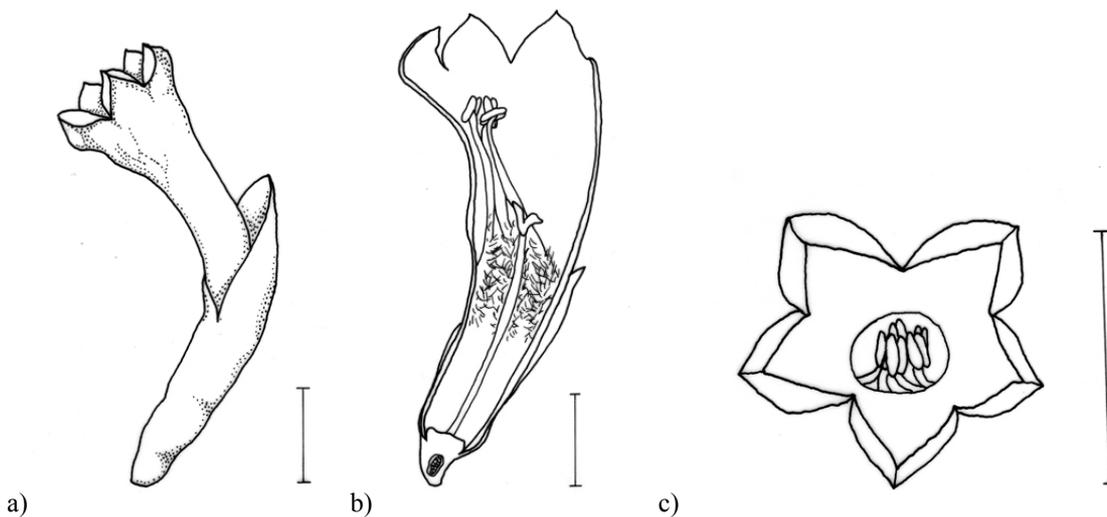


Abb.: 3.4.1.2.1 *Pentagonia gymnopoda* a) Blüte am zweiten Tag der Anthese im männlichen Stadium, b) Blüte am zweiten Tag der Anthese längs (Linie = 1cm) c) Blüte in männlicher Phase , Antheren aufrecht, (Linie = 1cm)

3.4.2 Beobachtungen zu *Pentagonia gymnopoda*

Die Blüten von *Pentagonia gymnopoda* zeigen Dichogamie. Die Blüten sind 2 Tage in Anthese und protandrisch:

1. Tag – die Blüte ist funktionell männlich

Die Filamente, sind auf der unteren Hälfte der Kronröhre gebündelt und positionieren die Theken so, dass sie aufrecht in der Kronröhre stehen (Abb.: 3.4.1.2.1 c). Die Narbe bleibt während des ersten Tages geschlossen. Die Antheren welken gegen Ende des 1. Tages und die Filamente beginnen sich abzusenken.

2. Tag – die Blüte ist funktionell weiblich

In der Nacht von ersten auf zweiten Tag, welken die Staubblätter gänzlich und legen sich nach unten an die Kronröhrenwand, während die Narbe sich öffnet und rezeptiv wird (Abb. 3.4.1.2.1 b). Die Blüten welken in der Nacht des zweiten Tages (Fototafel 13 g).

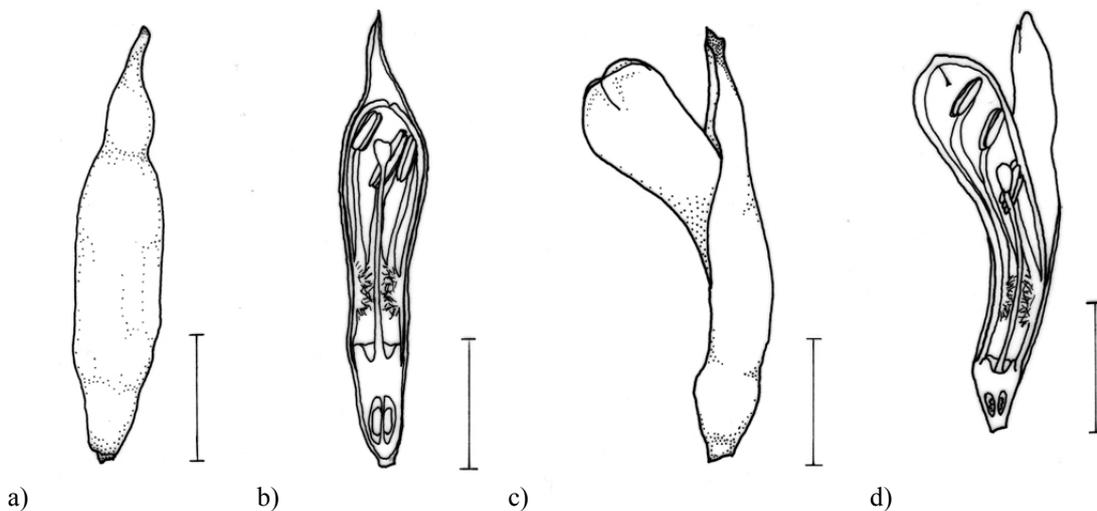


Abb. 3.4.2.1: *Pentagonia gymnopoda*: a) Blütenknospe – eingehüllt in spatha-ähnlichen Kelch, b) Blütenknospe längs, c) spätes Knospenstadium seitlich, d) spätes Knospenstadium – Längsschnitt, (Linie = 1cm)

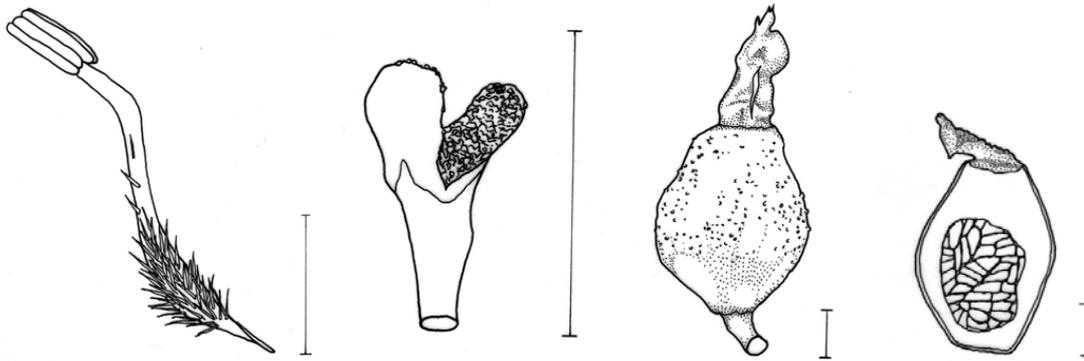


Abb. 3.4.2.2: *Pentagonia gymnopoda*, a) Anthere, geschlossen mit Behaarung an der Basis (Linie = 1cm), b) papillöse Narbe geöffnet, (Linie = 0,5 cm), c) Frucht (Linie = 1 cm), d) unreife Frucht Längsschnitt, (Linie = 1 cm)

3.4.3 Früchte und Samen

Die sehr großen Früchte von *Pentagonia gymnopoda* weisen deutliche Lentizellen an der Außenseite auf (Abb. 3.4.2.2 c). Die Kelchzipfel bleiben an der reifenden Frucht. (Fototafel 13 e, Abb. 3.4.2.2 c). Die Samen sind etwa 2 mm groß mit kantigen Seiten aufgrund der Anordnung in der Frucht (Fototafel 13 i, Abb. 3.4.2.2 d).

3.4.4 Blütenbesucher

Beim Sammeln des Pflanzenmaterials für die vorliegenden Skizzen konnte ein Kolibri beim Besuch einer Blüte beobachtet werden. *Pentagonia gymnopoda* gilt als frequentierte Nektarquelle für Euglossinen (JANZEN, 1981).

4. Diskussion

4.1 Diverse Blütenbiologische Untersuchungen

4.1.1 Bestäubungssyndrome der Rubiaceen-Arten in der Golfo Dulce Region

Neotropische Rubiaceen zeigen diverse Lebensformen, Blütenformen, Blütengrößen und charakteristische Bestäubungsmechanismen für die Familie, wie Heterostylie, Sekundäre Pollenpräsentation, Dichogamie und unisexuelle Blüten (ROBBRECHT 1988). Vielfältig sind auch die Blütenformen und Bestäubungssyndrome, die innerhalb der Familie auftreten. In den Rubiaceen der Golfo Dulce Region sind Melittophilie und Sphingophilie am häufigsten anzutreffen, gefolgt von Sphingophilie und Ornithophilie. In einem Vergleich mit anderen neotropischen Pflanzenfamilien scheint die Bestäubung durch Kolibris innerhalb der Rubiaceen überrepräsentiert zu sein (BAWA 1985). Weniger häufig sind Phalaenophilie, Myophilie und Chiropterophilie, wobei angenommen wird, dass die Bedeutung und Häufigkeit dieser Bestäubungstypen höher ist als bisher bekannt. Autogamie ist in vielen Arten ein wichtiger Teil der Reproduktion, jedoch sind weit weniger Spezies als vermutet selbstkompatibel (BAWA&BEACH 1983).

4.1.2 Zwei heterostyle Arten: *Notopleura polyphlebia* und *Psychotria solitudinum*

Heterostylie ist innerhalb der Rubiaceen am häufigsten in den Triben Psychotrieae und Hedyotideae zu finden. Sie ist fast immer in Verbindung mit einem funktionierenden Selbstinkompatibilitätssystem zu finden. Heterostyle Arten können nur von Pollen des jeweils anderen Morphs bestäubt werden und produzieren selbst nur wieder Samen aus denen ihr eigener Typus (lang- oder kurzgriffelig) hervorgeht (Proctor, Yeo& Lack, 1996). Das Ergebnis der Auszählungen ergab bei *Psychotria solitudinum* ein in etwa ausgeglichenes Verhältnis der kurz- und langgriffeligen Formen innerhalb der Population.

4.1.3 Lebensdauer von Einzelblüten

Die Lebensdauer von Einzelblüten ist innerhalb der Angiospermen sehr divers. Ihre Bedeutung in der Reproduktionsstrategie von Pflanzen wurde in letzter Zeit verstärkt in blütenbiologische Untersuchungen einbezogen (STRATTON 1989). Die mittlere Lebensdauer der Blüte (von Beginn der Anthese bis zum Abfallen der Corolla) kann Einfluss auf die Bestäuberaktivität und Auswirkungen auf den Inzuchtgrad innerhalb einer Art haben (PRIMACK 1985). In einer Zusammenfassung der bestehenden Literatur (ARROYO ET. AL 1981, WEBB& BAWA 1983, KOPTUR 1983, HOPKINS 1984, PERCIVAL 1974, KERNER 1905) zur Blütenlebensspanne konnte Primack (1985) interessante Tendenzen feststellen: Arten der gemäßigten Klimazone weisen generell längere Blütenlebensdauern auf, als tropische Arten. Frühlingsblüher der temperaten Zone zeigen langlebigere Blüten als Sommerblüher der gleichen Klimazone und Spezies aus höheren Lagen haben ebenfalls langlebigere Blüten als Spezies aus den Tieflagen. Generell erhöht sich die Lebensdauer der Einzelblüten in kühleren, gemäßigten Lebensräumen (STRATTON 1989). In Costa Rica nimmt die Lebensspanne der Blüten in Arten der Tieflagen von 1 Tag bis 4-8 Tage in Arten der Hochlagen zu, was Stratton (1989) als Ergebnis von weniger vorhersehbaren Bestäubungsvorgängen aufgrund der ungünstigen klimatischen Bedingungen in höheren Lagen (CRUDEN 1972) interpretiert. Oft sind Lebensdauer der Blüte und Bestäubungsmechanismus korreliert. So haben viele Gräser, als windbestäubte Arten, Blüten, die nur eine Stunde funktionell sind (KERNER 1905). Arten, deren Blüten von „Traplinern“ besucht werden, haben eine kurze Lebensdauer, wobei die Infloreszenzen oft recht lange in Blüte stehen (ENDRESS 1994). Die auf ihre Lebensdauer untersuchten Blüten sind fast alle, bis auf die protandrischen Blüten der *Pentagonia*-Arten, durchgängig nur einen Tag in Blüte.

4.2 *Isertia haenkeana*

4.2.1 Morphologie

4.2.1.1 Infloreszenzen

Die Infloreszenzen von *Isertia haenkeana* können sehr große Blütenzahlen ausbilden ($424,8 \pm 225,6$ Blütenknospen). Die Entwicklung einer jungen Infloreszenz von 1cm Größe bis zur blühenden Infloreszenz mit 21cm Länge dauerte ungefähr 7 Wochen (Beobachtung von 10 Infloreszenzen). Die Entwicklung der Blütenknospen wurde in Tab. 3.2.2.1.1 mit etwa 40 Tagen angegeben. Verständlicherweise decken sich die beiden Beobachtungen, da die Terminalblüte der Hauptachse der gesamten Infloreszenz diesen Zeitraum von $40,3 \pm 3,8$ zur Entwicklung benötigt. Während der Blütezeit der Infloreszenzen kommen anschließend die Terminalblüten der Teilblütenstände zur Anthese, danach folgen die Knospen der jeweiligen Wickel des Dichasiums. Die Aufblühfolge ist von „innen nach außen“. Der aufgelockerte, Aufbau der verzweigten Teilinfloreszenzen ermöglicht genug Raum für die Entwicklung der ersten Blüten zu Früchten während die jüngeren, weiter „außen“ liegenden Knospen erst später zur Anthese gelangen. Es erfolgt eine geringe Verlängerung der Teilinfloreszenzachsen nach jedem Blühschritt. Die Zeitspanne über die eine Infloreszenz in Blüte steht, wird durch die Verzweigungsverhältnisse der Blütenstände (terminale Thyrsen mit doppelwickeligen Partialinfloreszenzen) möglich. Damit zählt *Isertia haenkeana* gemeinsam mit *Hamelia patens* (ENDRESS, 1996) und *Erythrina sp.* die das gleiche Bestäubungssyndrom zeigen, zu den Langzeitblühern im Untersuchungsgebiet.

4.2.1.2 Blüten

Die Blüten zeigen verhältnismäßig oft Abweichungen von der 6-Zähligkeit (Tabelle 3.2), 7- und 8-zählige Blüten wurden gefunden. Die Erweiterung der Blütenzähligkeit, Pleiomerie, ist innerhalb der Rubiaceae öfter zu beobachten (ROBBRECHT, 1988) und beruht vielfach auf Fusion oder Blütenverdoppelung (NOZERAN, 1955) Bei den Isertieae sind die Blüten meist 4-5-zählig, mit Ausnahmen zur 7-Zähligkeit. Der beschriebene Sonderfall zweier fusionierter Blüten zu einer Terminalblüte (Abb.: 3.4) ist aber eher als ein unvollständig ausgebildeter dichasialer Verzweigungsschritt innerhalb einer Partialinfloreszenz zu deuten.

Die Anzahl der Kelchzipfel ist 4, unabhängig von der Anzahl der sonstigen Blütenorgane, wobei wie in Fototafel 1 c ersichtlich einzelne Kelchzipfel extrem verlängert sein können. Dieser Trend

zur Vergrößerung einzelner Kelchblätter ist innerhalb der Tribus Isertieae häufiger zu finden. Der Effekt petaloider Kelchzipfel liegt in der Erhöhung der Schauwirkung (ROBBRECHT, 1988), diese ist im Falle von *Isertia haenkeana* kaum zu steigern.

Die Ausbildung vergrößerter und gefärbter Kelchzipfel bedeutet daher keinen unmittelbaren Vorteil für die Reproduktion. Ausnahmeerscheinungen dieser Art sind als Ausdruck der Verwandtschaftsbeziehungen zu sehen.

Ein deutliches Verwandtschaftsmerkmal innerhalb der Gattung *Isertia* ist die Kammernstruktur der Antheren, die von einer Unterteilung durch sterile Gewebebahnen im Inneren der Theken herrührt. Diese Art der Strukturierung ist für die ganze Familie lediglich aus der monotypischen Gattung *Keriantherea* und aus 7 Arten der Gattung *Isertia*, darunter *I. haenkeana* und *I. laevis*, bekannt (ROBBRECHT 1988, BOOM 1984).

Die Blüten von *Isertia haenkeana* sind sehr stabil. Speziell die Form der Kronzipfel verleiht die notwendige Festigkeit um den mechanischen Beanspruchungen beim Blütenbesuch stand zu halten (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; PROCTOR YEO & LACK, 1996). Da Kolibris als Bestäuber dienen, müssen der ungehinderte Zugang zur Blüte und auch der Schutz der verletzlichen Geschlechtsorgane gewährleistet sein. Die generell dickwandigen und zusätzlich durch eine massive Ausbeulung in der Mitte noch verstärkten Kronzipfel sind beweglich und lassen sich auseinanderdrücken. Anschließend gehen sie in die Ausgangsposition zurück und stehen wieder aufrecht. An der Innenseite zeigen sie eine rote Kontrastfärbung, die die Schauwirkung der einzelnen Blüte stark erhöht.

Der Haarkranz verschließt nun wieder den Kronröhreneingang. Die Funktionen des Haarkranzes sind vielfältig: zum einen als Schutz nach außen vor Verdunstung des Nektars (HOLM, 1988), und zum anderen von außen gegen Nektarräuber und illegitime Blütenbesucher wie unspezialisierte Käfer, stachellose Bienen, Ameisen, Wespen. Des Weiteren erfüllt der Haarkranz wohl auch eine Leitfunktion für den Kolibrischnabel, sozusagen als richtunggebendes Futteral um Narbe und Griffel beim Einführen in die schmale Kronröhre nicht zu beschädigen (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). Bei heftigen Regenfällen bewahrt der Haarkranz das Innere der kurzlebigen aufrechten Blüten, vor allem aber den Nektar, vor dem Eindringen von Wasser.

Die Tatsache, dass sich die Kronröhren während des Alterns rötlich verfärben und damit der Farbkontrast und die Schauwirkung für Besucher der Einzelblüte stark gesenkt wird, könnte als Schutzmechanismus gegen weitere möglicherweise zerstörerische Blütenbesuche erklärt werden.

4.2.2 Phänologie

Isertia haenkeana blüht saisonal. Die Periodizität der Blütezeit von etwa Ende April bis Ende November fällt mit dem Beginn der Regenzeit und dem Beginn der Trockenzeit zusammen (BOOM, 1984). Das große Blütenangebot (Tabelle 3.2.2.1.1) über lange Zeit, und der damit verbundene Wasserbedarf zur Versorgung der Blütenknospen und zur Nektarproduktion spielen hier sicherlich eine Rolle. Durch die aufrecht stehenden Kronzipfel und den massiv ausgebildeten Haarkranz wird die Verdunstung minimiert (HOLM, 1988). Die Fruchtreife ist erst in der Trockenzeit abgeschlossen, wenn die Teilfrüchte aus den zur Gänze getrockneten, aufgesprungenen Früchten herausfallen. Etwa über 5-6 Monate stellt *Isertia haenkeana* aufgrund des reichen Nektarangebotes und der extrem hohen Schauwirkung eine bekannte und gut frequentierte Nektarquelle unter anderem für so genannte „Trapliner“ (ENDRESS, 1996) dar. Die gleiche Strategie, weit verstreutes Vorkommen, konstantes Blütenangebot über einen längeren Zeitraum und das gleiche Bestäubungssyndrom (Ornithophilie) zeigten in der näheren Umgebung *Erythrina cf. berteriana*. und *Hamelia patens*. Am Untersuchungsstandort waren auch zahlreiche Individuen von *Lantana camara* zu finden, die zwar nicht in der Größe, jedoch in der Farbgebung - gelb, orange, rot – der Blüten und bei den Blütenbesuchern Ähnlichkeiten hatten. Obwohl *Lantana camara* hauptsächlich von Tagfaltern besucht wurde (KEBER 1997), waren manchmal auch Kolibris, die zuvor noch an Blüten von *Isertia haenkeana* waren, gelegentliche Blütenbesucher. Nach SIMBERLOFF & DYAN (1991) spricht man von Gilden, wenn eine Gruppe von Arten dieselben Ressourcen in ähnlicher Weise nutzt, zum Beispiel einen Bestäuber. Beispielsweise geht *Lantana camara* Gildenbildung mit *Asclepias curassavica* und *Epidendrum radicans* (nektarlos) ein. Die drei Arten sehen sich oberflächlich sehr ähnlich und werden von denselben Tagfaltern bestäubt. Der Nutzen dieser Gildenbildung liegt in der erhöhten Schauwirkung auf Bestäuber für alle Beteiligten und für *Epidendrum radicans* in der uneingeschränkten Attraktivität für Blütenbesucher trotz der Absenz von Nektar (BOYDEN, 1980).

4.2.2.1 Fruchtentwicklung und Samenverbreitung

Zunächst wurde angenommen, dass die Früchte, die sich während der Reife rotschwarz verfärben, von Vögeln gefressen werden. Samenverbreitung durch Vögel ist sehr häufig in der Familie. Jedoch konnte diese Annahme nicht bestätigt werden. Die Früchte blieben mehr oder weniger unversehrt an den Pflanzen und trockneten über 2-3 Monate hinweg, bis der gesamte Blütenstand verdorrt war und abbrach. Die Früchte besitzen wenig bis gar kein fleischiges Mesokarp und sind daher für Vö-

gel zwar zu Beginn optisch attraktiv (wegen der Schwarzfärbung), aber nicht zum Verzehr geeignet. Ganze Früchte oder Teilfrüchte fielen schon vorher, je nach Reifegrad ab. Vor allem starke Regenfälle und Wind lösten die trockenen Teilfrüchte. *Isertia haenkeana* bildet trockene Spaltfrüchte, die sich apikal öffnen und die Teilfrüchte als Diasporen entlassen.

Im Bestand waren immer wieder Jungpflanzen zu finden, jedoch schienen die überprüften Individuen zum Großteil durch Ausläuferbildung entstanden zu sein. Zusätzliche Untersuchungen zur Fruchtentwicklung und Samenkeimung sind notwendig.

4.2.3 Blütenbesucher – Bestäubungssyndrom

4.2.3.1 *Isertia haenkeana* zeigt überwiegend das ornithophile Bestäubungssyndrom:

Der rot-gelb Kontrast der Blüten und der Infloreszenz lockt Vögel über große Entfernungen an. Scharfe Umrisse, klare Formen und Farb-Kontraste sind für Vögel sehr attraktiv. Die stabilen Röhrenblüten bieten keine Sitzgelegenheit für ihre Besucher an – die Blüten müssen im Schwirrflug besucht werden. Duft ist bei *Isertia haenkeana* nicht vorhanden - der Geruchssinn ist bei Vögeln nur gering entwickelt (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). Die Blüten bieten große Mengen an dünnflüssigem Nektar an mit geringem Zuckergehalt (Tabelle 3.2.3.1.1, Tabelle 3.2.3.1.2, Tabelle 3.2.3.1.3), der gut in den schmalen, oft verstärkten und stabilen Röhrenblüten verborgen ist (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). Mit dem langen, mehr oder weniger gebogenen, Schnabel und der langen, an der Spitze gespaltenen, Zunge saugen die Kolibris den Nektar aus der Blüte. *Isertia haenkeana* ist tagblütig, die Blüten sind gut exponiert und leicht zugänglich für Kolibris. Tagfalter wurden ebenfalls als Blütenbesucher auf *Isertia haenkeana* Blüten verzeichnet (KEBER, 1997).

4.2.3.2 Blütenbesucher

Kolibris sind die legitimen Blütenbesucher und Bestäuber von *Isertia haenkeana*. Beim Blütenbesuch identifizierte Arten, *Amazilia decora* (Fototafel 5 a + e) *Amazilia tzacatl* (Fototafel 5 c), waren häufig an Sekundärstandorten, ungeschützten Weideflächen und in Gärten zu sehen. *Florisuga mellivora*, *Phaethornis longuemareus* (Fototafel 6 a), *Phaethornis superciliosus* und *Thalurania colombica* konnten, ausgenommen bei Blütenbesuchen des untersuchten Bestandes von *Isertia haenkeana*, nicht ausserhalb des Waldes beobachtet werden. Generell kann man die Kolibris in zwei ökologische Kategorien unterteilen: Hermits (*Phaethorninae*), die die meiste Zeit über im

Wald in etwa 3-5 m Bodenhöhe zu finden und unscheinbar gefärbt sind und die so genannten "Exhibitionisten", die auffällig gefärbt auch an offeneren Standorten anzutreffen sind (SNOW & SNOW, 1972). Die spezialisierten Hermit Kolibris verfolgen die "Traplining-Strategie" (Baker 1970) und besuchen über weite Entfernungen bekannte Nektarpflanzen in bestimmter Reihenfolge. Die Anforderungen, die eine Pflanze für "Trapliner" haben muss, sind geringes aber konstantes Blütenangebot über lange Zeit, Vorkommen in niedriger Dichte und an ungestörten Standorten (JANZEN 1971). *Isertia haenkeana* dürfte also eine sehr lohnenswerte Nektarquelle darstellen, die die territorialen Kolibris auch vehement gegenüber Eindringlingen verteidigen. Es konnten Verfolgungsjagden innerhalb des Bestandes von mehreren Tieren beobachtet werden und sogar hin und wieder gesichtete Schmetterlinge wurden beim Blütenbesuch von den Kolibris gestört (THOMAS, LACKIE, BRISCO & HEPPER, 1986). Die in fast 63% der untersuchten Blüten (n=70) gefundenen Milben könnten auch von den Kolibris von Blüte zu Blüte transportiert werden (COLWELL, 1995). Proben des Erdreiches rund um die Pflanzen könnten Aufschluß darüber geben ob es sich um phoretische Milben handelt.

Das Bestäubungssyndrom der Psychophilie wurde zumindest in einzelnen Punkten erfüllt: Rot-orange gefärbte Blüten, Nektar dünnflüssig und tief verborgen. Vereinzelt beobachtete Tagfalter zählten ebenfalls zu den legitimen Blütenbesuchern, spielen aber eine vernachlässigbare Rolle in der Bestäubung.

Das Syndrom der Vogelbestäubung und das reiche Nektarangebot erklären die Anziehungskraft der Infloreszenzen auf den Zuckervogel, *Coereba flaveola* (PORSCH, 1930; MOLLER, 1931; CAMPBELL & LACK, 1985; STILES, 1981). Da die enge Röhrenform und die Länge der Blüte einen legitimen Besuch unmöglich machen, durchbohrt das Tier kurzerhand die Kronröhrenbasis von außen und saugt den Nektar heraus. Der Nektarvogel kann nicht wie die Kolibris in der Luft stehen und muss daher auf den Infloreszenzen sitzen (Fototafel 6 c und Fototafel 7 a + b). Die Häufigkeit der Besuche bestätigt auch hier, dass *Isertia haenkeana* zur Blütezeit bei den potentiellen Blütenbesuchern hinreichend bekannt ist.

Hymenopteren versuchten zwar, die reiche Nektarquelle zu nutzen, blieben aber auf verletzte Kronröhren und Nektarreste am Diskus angewiesen. Ebenso beobachtete Ameisen, die aber scheinbar auch die Hohlräume in alten Infrukteszenzen als Wohnhöhlen nutzen.

4.2.3.3 Bestäuberaktivität

In Tabelle 3.2.2.2.1 werden die zeitlichen Abläufe während der Anthese mit der Bestäubertätigkeit verglichen. Ein Höhepunkt der Besucherfrequenz ist in den frühen Morgenstunden nach Sonnenaufgang zu verzeichnen. Kolibris haben einen sehr hohen Energiebedarf und benötigen offenbar nach der Nacht sofort Nahrung um die Energiereserven wieder aufzufüllen. Gegen Mittag ist eine Abnahme der Besucherfrequenz erkennbar, die Aktivität der Kolibris ist durch die Mittagshitze eingeschränkt (THOMAS, LACKIE, BRISCO & HEPPER, 1986) auch bei heftigen Regenfällen, wie sie in der Regenzeit täglich in den Nachmittagsstunden vorkommen, vermieden die Tiere Blütenbesuche. Kurz vor der Abenddämmerung wurde eine geringe Steigerung der Bestäubertätigkeit registriert - die gut bekannte Nektarquelle wird offenbar noch einmal vor Einbruch der Nacht genutzt.

4.2.4 Nektar

Nektar ist grundsätzlich eine wässrige Lösung von Zuckern in einer Konzentration von 15-75 Gewichtsprozenten. Die drei Hauptbestandteile sind Saccharose, Glukose und Fruktose, wobei der Anteil dieser Zucker nicht notwendigerweise gleich sein muss (PERCIVAL, 1961; BAKER & BAKER, 1983). Saccharose-reicher Nektar ist meist mit verborgenen Nektardrüsen und langrüsseligen Bienen, Schmetterlingen, Faltern oder Vögeln assoziiert. Dünnflüssiger Nektar mit etwa 15 – 25 % Saccharose Anteil ist oft in vogel-, fledermaus- und schmetterlingsbestäubten Arten zu finden (PROCTOR, YEO & LACK, 1996). PERRET, CHAUTEMS, SPICHINGER, PEIXOTO und SAVOLAINEN (2000) ordnen kolibribestäubten Blüten Nektar-Zuckerkonzentrationen um die 23,9% zu.

Die Zucker-Konzentration in Nektar aus *Isertia haenkeana* liegt mit durchschnittlich 22 % im oben erwähnten Bereich für melittophile, ornithophile und psychophile Pflanzen. MCDADE (2004) führte umfassende Nektarmessungen an kolibribesuchten Pflanzen durch und verzeichnet einen Durchschnittswert von etwa 20% Zuckerkonzentration für *Isertia haenkeana*. Vogelblüten produzieren in Relation zu ihrer Größe sehr große Mengen an Nektar – im Fall von *I. haenkeana* sind 42 Mikroliter im Durchschnitt pro Blüte (Tabelle 3.1.3.1.1), deren „Fassungsvermögen“ durchschnittlich 69 Mikroliter beträgt (berechnet mit der Formel für das Volumen eines Kegels), etwa 61 % des möglichen Volumens. Der durchschnittliche Saccharose-Gehalt für kolibribestäubte Blüten liegt zwischen 20% und 24% (BAKER, 1975). Baker erklärt den geringen Zuckeranteil damit, dass die Viskosität des Nektars eine gewisse Grenze nicht überschreiten darf, sodass der Kolibri den Nektar schnell, im Schwirrflug mit seiner Zunge aufnehmen kann. Die Kapillarwirkung darf nicht beeinträchtigt sein.

Charakteristisch für die Nektarproduktion in vogelbestäubten Arten ist ein morgendlicher Peak in der Produktion (REBELO, 1987). In Tabelle 3.2.3.1.3 ist gut zu sehen, dass am frühen Morgen ein Einbruch der laufend verfügbaren Nektarmenge mit einem Peak der Bestäuberaktivität zusammenfällt. Die hohe Nektarverfügbarkeit ist offensichtlich bei den Blütenbesuchern bekannt. Die genaue Zusammensetzung des Nektars von *Isertia haenkeana* wurde nicht untersucht.

4.2.5 Reproduktionssystem

Reife männliche und weibliche Blütenorgane sind weder räumlich noch zeitlich voneinander getrennt. Die Narben werden etwas zeitverzögert rezeptiv und sind zur Reife bereits mit eigenem Pollen übersät. Autogamie ist zu jeder Zeit möglich, da Antheren und Narbenlappen auf gleicher Höhe in der Blüte stehen.

Die durchgeführten Bagging-Experimente ergaben 100% Fruchtansatz (n=32). Ein Teil der Früchte wurde auf den Entwicklungszustand der Samen nach 4 Wochen untersucht. Allerdings konnten die Früchte nicht bis zur endgültigen Reife weiter beobachtet werden und die geringe Stichprobenzahl kann nur einen Hinweis liefern. Dennoch kann zumindest eine Tendenz in Zusammenhang mit der errechneten Pollen-Ovula-Rate genannt werden. Die Auszählung der Pollenkörner und Samenanlagen für *Isertia haenkeana* ergab eine P:O Rate von 238,27, was fakultativer Autogamie nach CRUDEN (1977) entspricht. *Isertia haenkeana* ist nach den oben genannten Verhältnissen selbstkompatibel. Um genauere Ergebnisse zum Reproduktionssystem zu erhalten, sind weiterführende Versuche zur Pollenkeimung notwendig. Die Pflanzen betreiben einen sehr hohen Energieaufwand bei der Infloreszenz, Blüten- und Fruchtbildung – man kann also davon ausgehen, dass neben der Fremdbestäubung Selbstbestäubung als weitere Möglichkeit zur Samenbildung und damit Reproduktion zum Einsatz kommt.

4.3 *Pentagonia tinajita* Tribus: Hippotieae

4.3.1 Morphologie

4.3.1.1 Infloreszenz

Pentagonia tinajita zeigt in Etagen angelegte geclusterte, vielblütige Infloreszenzen. Die fast sitzenden Teilinfloreszenzen sind schwer voneinander abzugrenzen. Die Anzahl der Teilinfloreszenzen korreliert mit dem Alter der Pflanze – in den obersten Nodien werden axilläre Infloreszenzen gebildet.

4.3.1.2 Blüte

Die Blüten von *Pentagonia tinajita* zeigen Zygomorphie (Abb. 3.3.1.2.2.1 a). Die Kronröhre hat auf Höhe der Insertionsstelle der Antherenfilamente einen leichten Knick. Die Filamente sind an der Unterseite im Inneren der Kronröhre gebündelt, positionieren die Theken aufrecht in der Kronröhre und unterstreichen damit die zygomorphen Blütenverhältnisse. Zygomorphie ist innerhalb der Rubiaceae nicht sehr weit verbreitet und meist nur durch eine mehr oder weniger leichte Krümmung der Kronröhre gekennzeichnet. Sie kommt in den krautigen Gattungen überhaupt nicht vor (ROBBRECHT, 1988) und ist aus 25 holzigen Gattungen bekannt. Zygomorphe Blüten werden hauptsächlich den Triben Henriquezieae und Alberteae zugeschrieben, jedoch treten auch in einigen anderen assoziierten Triben zygomorphe Blüten auf. Dazu zählen auch die taxonomisch nicht eindeutigen Hippotieae, denen die Gattung *Pentagonia* angehört.

4.3.1.3 Dichogamie – Protandrie

Die zeitliche Trennung reifer männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane innerhalb einer Zwitterblüte gilt als Mechanismus um Selbstbestäubung zu vermeiden. Bei protandrischen Blüten reifen die Antheren vor den Narben, das heißt Pollen wird frei bevor die Narbe rezeptiv ist. Im Falle von *Pentagonia tinajita* haben die Blüten eine Lebensdauer von 2 Tagen, wobei am ersten Tag die Blüte in der männlichen Phase ist und sich am zweiten Tag in der weiblichen Phase befindet. Die beiden Geschlechtsphasen überlappen einander zeitlich nicht, sondern sind klar von einander getrennt. Die

Antheren liegen welk in der Kronröhre bereits am Abend des ersten Tages, die Narbenlappen öffnen sich erst gegen Mitternacht.

Die Infloreszenzen von *Pentagonia tinajita* zeigen abwechselnd kurze Ruhephasen, in denen keine Blüten zur Anthese gelangen und Phasen in denen mehrere Blüten gleichzeitig in Anthese sind. In Tabelle 3.3.2.1.2 ist die Entwicklung von 25 Knospen bis zur Anthese dargestellt. Dabei fällt auf, dass Blüten einer Infloreszenz, mit einer Ausnahme, synchron in derselben sexuellen Phase sind. Damit wird Geitonogamie, die Bestäubung durch Pollen benachbarter Blüten, verhindert. Geitonogamie ist genetisch mit Autogamie gleichzusetzen. MCDADE (1986) spricht von sequenzieller phänotypischer Unisexualität in ihrer Arbeit über *Pentagonia macrophylla*, die *Pentagonia tinajita* in Morphologie und Phänologie sehr ähnlich ist. Im Fall, wo sich männliche Blütenstadien und weibliche Blütenstadien an einer Pflanze befinden, ist die Nachbarbestäubung möglich. Oftmals sind bei älteren Individuen Infloreszenzen übereinander liegender Nodien gleichzeitig in Blüte.

4.3.2 Phänologie

Pentagonia tinajita blüht und fruchtet das ganze Jahr über und stellt somit eine konstante Nektarquelle für Prachtbienen und eine zuverlässige Nahrungsquelle für Fledermäuse dar. Es wurden keine signifikanten Unterschiede im Blütenangebot zwischen Regen- und Trockenzeit verzeichnet. Der Bestand von *Pentagonia tinajita* war im Überschwemmungsbereich eines Flusses anzutreffen, wo ständig Staunässe die Bodenverhältnisse prägte. Die extremen Wachstumsschübe vor allem im letzten Knospenstadium kurz vor der Anthese (Tabelle 3.3.2.2.2) müssen eine gewisse Grundwasserversorgung zur Voraussetzung haben. Das konstante Blütenangebot von *Pentagonia tinajita* über das ganze Jahr macht sie zu einer wichtigen Station für „Trapliner“ (siehe Kapitel 4.3.3).

4.3.3 Bestäubungssyndrom – Blütenbesucher

Das Bestäubungssyndrom von *Pentagonia tinajita* ist vorwiegend melittophil, bienenbestäubt. Merkmale die für Bienenbestäubung stehen, sind unter anderem Zygomorphie, wie oben bereits behandelt. Die glockenähnliche Blütenform mit zurückgeschlagenen Kronzipfeln und die grünlich bis gelbe Farbe der Corolla passen ebenfalls in das Schema bienenbestäubter Pflanzenarten. Die Größe der im Durchschnitt 4,5 cm langen Blüte wirkt auf den ersten Blick überdimensioniert gegenüber der Körpergröße der beobachteten bestäubenden Euglossinen mit etwa 1 cm Körperlänge.

Der Nektar ist tief verborgen in der waagrechten bis hängenden Blüte und gut geschützt durch die starke Behaarung an der Basis der Filamente, welche eine schützende Nektarkammer bilden. Die Antheren und die Narbe liegen auch verhältnismäßig tief in der Kronröhre, somit muss sich der Bestäuber auch dementsprechend weit in die Kronröhre hinein begeben, damit eine Bestäubung überhaupt erfolgen kann. Die beobachteten Prachtbienen kletterten mit schlagenden Flügeln in das Innere der Blüten vor und dürften sich aufgrund der gefundenen Kratzspuren bemühen die geeignete Position und Halt in der Blüte zu finden um an den Nektar zu gelangen. Mit der Ventralseite des behaarten Thorax werden Pollenkörner aus den funktionell männlichen Blüten mitgenommen. Aufgrund der Lebensdauer der Blüten, 2 ganze Tage, sind die offenen Blüten nachts auch für nocturne Besucher zugänglich. Es wurden einige kürzere Nachtbeobachtungen abgehalten, bei denen aber zu keiner Zeit Blütenbesucher auszumachen waren. In Frage kommen würden dafür nektarsaugende Fledermäuse, die ebenfalls die Fähigkeit besitzen Blüten im Schwirrflug zu besuchen. Da die Antheren am ersten Tag aber relativ spät nach dem Öffnen der Knospen reif werden und Pollen entlassen, bleibt für die Aufnahme und Verbreitung des Pollens und damit für die Bestäubung funktionell weiblicher Blüten nur ein ganz kleines Zeitfenster, da mit Tagesanbruch Fledermäuse ihre Aktivität einstellen. Dennoch ist nicht ganz auszuschließen, dass Fledermäuse eine Rolle bei der Bestäubung spielen könnten. Fledermausblüten sind neben andern Formen oft glockenförmig und passen wie eine Maske auf das Gesicht der Bestäuber (VOGEL, 1969). Es ist fraglich ob die eher enge Kronröhre mit den zwar weit geöffneten Kronzipfel einer Fledermaus genug Platz gibt und ob das Tier die Barriere der Filamente zur Nektarkammer mit seiner Zunge ebenso leicht überwinden kann wie die Bienen mit ihrem Saugrüssel. Ein Faktum, dass gegen nachtaktive Besuchertätigkeit spricht, ist die Tatsache, dass die Nektarmenge gegen Abend des ersten Tages leicht zunimmt und am Morgen des zweiten Tages ihren Höchststand erreicht (Tabelle 3.3.3.1.2). Der als angenehm empfundene Duft wurde als süßlich, frisch, nach grünen Birnen und süßmodrig beschrieben, was beide potentielle Bestäubergruppen anziehen könnte, denn muffige, modrige oder pilzähnliche Düfte sind meist bei fledermausbestäubten Arten zu finden und blumige, frische und fruchtige Düfte bei bienenbestäubten Blüten (VOGEL, 1954).

Prachtbienen sind Bestäuber von *Pentagonia tinajita* Blüten. Prachtbienen (Euglossini) sind bekannt als „Trapliner“ (JANZEN 1971). Das bedeutet, dass sie regelmäßig weite Strecken zurücklegen um lohnende Nektarquellen in bekannter Reihenfolge zu besuchen. Sie sind angewiesen auf verlängerte Blütezeiten und Blütenkonstanz über einen langen Zeitraum oder, wie bei *Pentagonia tinajita*, auf ganzjährig blühende Nektarpflanzen. Euglossinen sind damit in gegenseitigem Nutzen,

konstante und hochspezialisierte Bestäuber (BAKER 1973, GENTRY 1974, FRANKIE ET AL. 1974, FRANKIE 1975, STILES 1975; FEINSINGER & COLWELL 1978).

Kolibris betreiben gezielten Blüteneinbruch immer an der gleichen Stelle der Kronröhren – sie durchbohren die Kronröhre exakt im richtigen Winkel um mit dem Schnabel in die Nektarkammer zu gelangen. Die am häufigsten beobachtete Art war ebenfalls ein „Trapliner“, *Phaethornis longuemareus*, eine Hermit-Kolibriart, die ebenfalls dafür bekannt ist weit entfernte Nektarquellen in regelmäßigen Abständen aufzusuchen.

4.3.4 Nektar

Nektarmessungen für *Pentagonia tinajita* zeigten eine durchschnittliche Zuckerkonzentration von etwa 28%. Bienenblüten bieten in der Regel Nektar mit ca. 30 % Saccharose an (BUTLER, 1954). Die tageszeitliche Verteilung der laufend verfügbaren Nektarmenge, standing crop, ergab, dass Blüten des 2. Tages, funktionell weibliche Blüten größere Nektarmengen anzubieten hatten, als Blüten vom 1. Tag in der männlichen Phase. Ähnliches konnte auch MCDADE bei *Pentagonia macrophylla* nachweisen. Da die letzten Nektarmessungen des ersten Tages gegen Einbruch der Abenddämmerung stattfanden, die nächsten gegen Mitternacht und dann wieder am Morgen des 2. Tages, und eine sichtbare Steigerung der Nektarmenge registriert wurde (Tab.:3.3.3.1.2), kann angenommen werden, dass eine Kumulation des Nektars während der Nacht stattfindet. Das würde bedeuten, dass es zu keiner Nektarentnahme durch nachtaktive Blütenbesucher (Fledermäuse) kommt. Nachtbeobachtungen und weitere Bagging-Experimente können darüber Aufschluss geben.

4.3.5 Samenverbreitung durch Fledermäuse

Die Früchte stellen eine beliebte Futterquelle für frugivore Fledermäuse dar. Am Vortag markierte, reife Früchte wurden über Nacht von Tieren geöffnet und der Inhalt geleert, oder fehlten ganz. Die Zugänglichkeit der Früchte für Fledermäuse ist durch den Etagenbau begünstigt. Am Boden gefundene oder an der Pflanze verbliebene Fruchthüllen zeigten charakteristische Kratz- und Biss-Spuren von Klauen und Zähnen von Fledermäusen (Fototafel 10 d). Die Samen hängen relativ fest an der fleischigen Plazenta, womit man annehmen kann, dass die Fledermäuse den Fruchtinhalt als ganzes fressen und die Samen unverdaut wieder ausgeschieden und somit verbreitet werden (Endozoochorie). Die Samen beginnen zu keimen, sobald die Früchte geöffnet sind, ohne eine Ruhepause zu

benötigen. *Pentagonia tinajita* dürfte bei der Samenverbreitung und Keimung darauf angewiesen sein, dass die dickwandige Fruchtschale von einem Tier aufgebrochen wird.

4.3.6.Reproduktionssystem

Die Auszählung der Pollenkörner und Samenanlagen für *Pentagonia tinajita* ergab ein Verhältnis der Pollenkörner zu Samenanlagen von 892,7, das entspricht fakultativer Xenogamie (CRUDEN 1977). Die an Einzelblüten durchgeführten Bagging-Experimente ergaben 0 % Fruchtansatz und zeigen, dass eine Selbstbestäubung in der einzelnen Blüte nicht möglich ist. Die Reife der männlichen und weiblichen Sexualorgane ist zeitlich gut und vollständig voneinander getrennt (Dichogamie). Die protandrischen Blüten können jedoch, wenn Blüten männlicher und weiblicher Phase an einer Pflanze sind (MCDADE, 1986), möglicherweise vom Pollen der Nachbarblüten bestäubt werden. Geitonogamie kann aufgrund der Ergebnisse also nicht ausgeschlossen werden. Um die Nachbarbestäubung ausschließen zu können, sind weitere Bagging-Experimente mit künstlicher Bestäubung der Blüten von Hand, notwendig. *Pentagonia tinajita* bildet ein dichtes Ausläufersystem am untersuchten Standort und war äußerst robust gegenüber Bruchschäden oder Rodungen. Die verletzten Achsen trieben wieder neu aus und verzweigten sich als Folge der Verletzung. Keimlinge wurden häufig am Boden rund um die Mutterpflanzen gefunden. *Pentagonia tinajita* dürfte sehr beständig am Standort sein. Die genetische Diversität zu erhalten ist sicherlich entscheidend für den Bestand der Population, zumal in der näheren Umgebung keine weiteren Fundorte von *Pentagonia tinajita* bekannt sind. Da die Euglossinen zu den Traplining-Strategen gehören, legen sie sehr weite Strecken zurück und besuchen unter Umständen andere, für uns nicht bekannte Populationen von *Pentagonia tinajita* und sorgen mit dem Transport von Pollenkörnern indirekt für die Genfluss zwischen diesen Populationen.

4.4 Blütenvergleich zwischen *Pentagonia tinajita*, *Pentagonia gymnopoda*, *Pentagonia wendlandii* und *Pentagonia macrophylla*

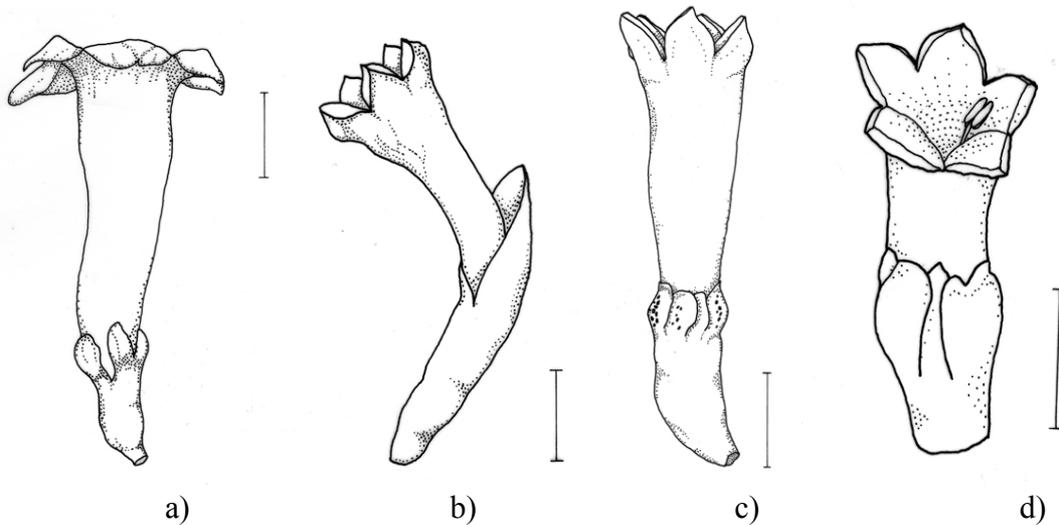


Abb. A) *Pentagonia tinajita*, b) *Pentagonia gymnopoda*, c) *Pentagonia wendlandii*, d) *Pentagonia macrophylla* (nach MCDADE, 1986), Linie = 1 cm

Die Blüten von *Pentagonia wendlandii*, *P. macrophylla* und *P. gymnopoda* sind dickwandig und sehr stabil. Sie stehen in der Infloreszenz aufrecht und sind mehr oder weniger gelb gefärbt. Der Kelch ist bei *P. gymnopoda* auffällig zu einer spathaähnlichen Hülle umgebildet, alle anderen *Pentagonia* Blüten haben differenzierte Kelchzipfel. Bei *P. wendlandii* und *P. macrophylla* ist der Kelch lebhaft rot bis rosa gefärbt. *P. gymnopoda* und *P. tinajita* dagegen haben grün gefärbte Kelche. Alle vier haben jedoch die Krümmung an der Kronröhrenbasis und damit die leichte Tendenz zur Zygomorphie gemeinsam. *P. tinajita* weist als einzige eine relativ zart beschaffene, waagrecht bis hängende Kronröhre auf, was im Zusammenhang mit der Bestäubung von Prachtbienen gebracht werden kann. *P. wendlandii* und *P. macrophylla* sind erwiesenermaßen kolibribestäubt (eigene Beobachtungen während der Forschungsaufenthalte - *P. wendlandii*, MCDADE, 1986 - *P. macrophylla*), bei *P. gymnopoda* konnte eine Zufallsbeobachtung eines Kolibribesuches gemacht werden. Jede der hier aufgelisteten *Pentagonia*-Arten zeigt Protandrie. Die Blütenmerkmale ähneln einander stark. An dieser Stelle muss erwähnt werden, dass in der bisherigen Literatur über Euglossinen oft *Pentagonia gymnopoda* als viel frequentierte Nektarquelle für Prachtbienen angegeben wird (JANZEN 1971, 1983). In dem Einführungskapitel über Insekten spricht Janzen über das zahlreiche Vorkommen von *Pentagonia gymnopoda* Jungpflanzen im Unterwuchs auf der im Süden Costa Ricas vorgelagerten Isla Caño. Nach einem privaten Besuch im April 2008 auf dieser kleinen

Insel, konnte ich feststellen, dass es sich um weitläufige Bestände von *Pentagonia tinjita* handelt. Die Überlegung ist nun, ob möglicherweise *Pentagonia tinajita* aufgrund ihrer gelappten Blattform und dem ähnlichen Habitus mit *Pentagonia gymnopoda* verwechselt wurde. Zumal *Pentagonia tinjita* das melittophile Bestäubungssyndrom zeigt und von Prachtbienen bestäubt wird.

Blütenbiologische Beobachtungen an ausgewählten Rubiaceen des Esquinas-Regenwaldes (Costa Rica)

Zusammenfassung

Blütenbiologische Aspekte von verschiedenen Rubiaceen-Arten wurden im Esquinas Nationalpark, im Süden Costa Ricas, untersucht. *Isertia haenkeana* und *Pentagonia tinajita* wurden genauer analysiert, weitere Arten wurden in Bezug auf Bestäubersyndrome und Phänologie studiert.

Pentagonia tinajita (Trib. Hippotieae) ist an Sekundärstandorten in Flussnähe zu finden und bildet dort individuenreiche Bestände. Die Ausbildung eines Schopfbäumchens mit etagenartig angelegten vielblütigen Infloreszenzen ermöglicht eine gute Zugänglichkeit für Blütenbesucher und Frugivore. *Pentagonia tinajita* blüht das ganze Jahr über und stellt daher eine konstante Nektarquelle für Blütenbesucher dar. Legitime Blütenbesucher und Bestäuber sind Euglossinen, die Nektar und Pollen aus den trichter- bis glockenförmigen Blüten sammeln.

Isertia haenkeana (Trib. Isertieae) ist an Sekundärstandorten wie Weide- und Waldränder und entlang von Straßenböschungen zu finden. Die kleinen Bäume oder Sträucher tragen zur Blütezeit (Ende April bis ca. Mitte November) leuchtend gelbrot gefärbte Infloreszenzen mit nektarreichen Röhrenblüten. Beobachtete legitime Blütenbesucher und Bestäuber waren Kolibris.

In einem weiteren Kapitel dieser Arbeit werden Daten zur Lebensdauer der Blüten von 27 Arten, zu Blütenformen und zu Bestäubungssyndromen von 165 Rubiaceen-Arten der Golfo Dulce Region (inkl. Esquinas Regenwald) präsentiert.

Keywords: Rubiaceae, Bestäubung, Bestäubungssyndrome, Blütenlebensdauer, *Isertia haenkeana*, *Pentagonia tinajita*, Kolibris, Euglossinen, Costa Rica

Investigations on flower biology of selected Rubiaceae species in Esquinas Rainforest (Costa Rica)

Abstract

The flower biology of some members of the Rubiaceae was studied in Esquinas National Park in the South of Costa Rica. Two species, *Pentagonia tinajita* and *Isertia haenkeana*, were looked at into more detail, others were documented in terms of pollination syndrome and phenology.

Pentagonia tinajita (Trib. Hippotieae) builds large populations near riverbanks. The characteristic growth (treelet with leaves clustered at the tip with multiflowered axillary inflorescences arranged in tiers) allows good accessibility for flower visitors and frugivores. *Pentagonia tinajita* flowers all over the year and therefore is a constant source of nectar for flower visitors. Periodically and legitimate visitors are euglossine bees (*Euglossa tridentata*), which extract nectar and pollen from the greenish-creme-white, more or less pendant, bell-shaped flowers.

Isertia haenkeana (Trib. Isertieae) can be found at pasture- and forest-margins and along roads. The small trees or shrubs bear, at flowering time from end of April to mid November, bright yellow and red colored inflorescences with up to 800 narrow-tubed flowers. Legitimate visitors are hummingbirds (from the following genera: *Amazilia*, *Phaethornis*, *Thalurania* and *Florisuga*), which are attracted by the intensely colored flowers and the great amount of nectar.

In addition to the detailed studied species, data related to flower lifespan of 27 species, to flower types and pollination syndromes of 165 species of Rubiaceae in the Golfo Dulce region (incl. Esquinas rainforest) are presented.

Keywords: Rubiaceae, pollination, flower types, flower lifespan, *Isertia haenkeana*, *Pentagonia tinajita*, hummingbirds, euglossines, Costa Rica;

Fototafel 1: *Isertia haenkeana*



a) Population am Untersuchungs-Standort



b) Infloreszenz



c) Gelb blühenden Form, Infloreszenz



d) Gelb blühende Form, Detail



e) Teilinfloreszenz der gelb blühenden Form

Fototafel 2: *Isertia haenkeana*



a) Junge Infloreszenz



b) Infloreszenz aus a) nach 11 Tagen



c) Pleiomerie: 8-Zähligkeit



d) verlängerter Kelchzipfel, ca. 1 cm lang



e) Infloreszenz mit Blüten und Früchten



f) ältere Infloreszenzen



g) heranreifende Früchte



h) reife Früchte mit Teilfrüchten

Fototafel 3: *Isertia haenkeana*



a) *Amazilia cf. decora* Foto-Sequenz des Besuches einer Infloreszenz



b) *Amazilia cf. decora* Schwirrflug

c) *Amazilia cf. decora*

Fototafel 4: *Isertia haenkeana*



a) *Amazilia tzacatl* im Schwirrflug



b) *Amazilia tzacatl* beim Blütenbesuch



c) *Amazilia decora* Schnabel tief in der Kronröhre



d) *Amazilia decora*



e) *Amazilia decora*



f) Schnabel drückt bewegliche Kronzpipfel auf, (*Amazilia decora*)

Fototafel 5: *Isertia haenkana*



a) *Amazilia decora*



b) *Thalurania colombica*



c) *Amazilia tzacatl*



d) *Crematogaster* sp. am Diskus

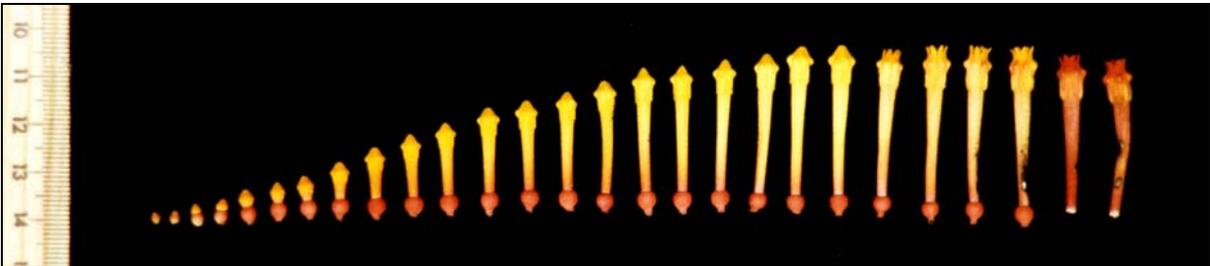


e) *Amazilia decora*

Fototafel 6: *Isertia haenkeana*



a) *Phaethornis longuemareus* beim Blütenbesuch



b) Reihe verschiedener Knospen- und Blütenstadien von *Isertia haenkeana*



c) *Coereba flaveola* beim Nektarraub

Fototafel 7: *Isertia hanekeana*



a) *Coereba flaveola*, beim Blüteneinbruch



b) *Coereba flaveola*, der häufige „Zuckervogel“ oder „Banana Quit“

Fototafel 9: *Pentagonia tinajita*



a) Habitus: Schopfbäumchen



b) Tragblatt mit Infloreszenz



c) Blüten



d) Diskus (*P. wendlandii*)



e) Nektarkammer



f) ♂ Phase Antheren aufrecht



g) ♀ Phase Antheren niederliegend, Narbe geöffnet

Fototafel 10: *Pentagonia tinajita*



a) Infrukteszenz, keimende Samen



b) Frucht mit Samen



c) Frucht, quer, längs, ganz



d) Fledermaus-Bisspuren



e) Blüten-Stadium C



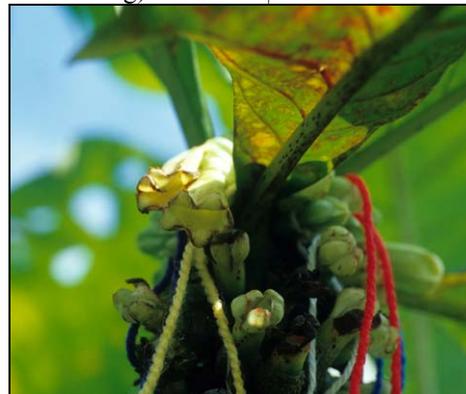
f) Blüten in ♂ Phase



g) Blüten in ♀ Phase



h) Blüten-Stadium E



i) markierte Einzelblüten

Fototafel 11: *Pentagonia tinajita*



a) *Euglossa cf. dodsonii*



b) beim Landen



c) Klettern in die Kronröhre



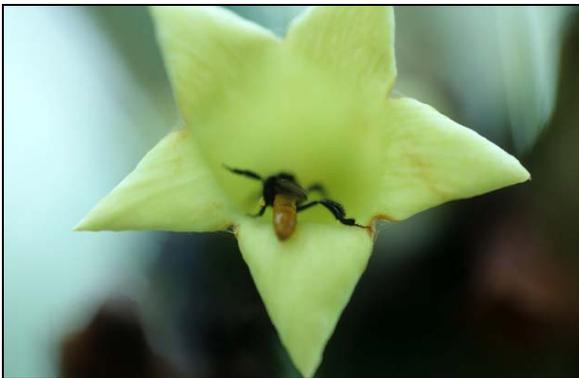
d) *Euglossa tridentata*



e) Klettern in die Kronröhre



f) Endposition in Blüte



g) *Trigona fulviventris* rutscht ab



h) Kratzspuren von *Euglossa* in Kronröhre



i) *Euglossa tridentata* beim Anflug in die Blüte

Fototafel 12: *Pentagonia tinajita*



a) *Euglossa tridentata*



b) *Euglossa tridentata*



c) *Phaethornis longuemareus*



d) beim Blüteneinbruch



e) zerkratzte, aufgeschlitzte Kronröhren



f) Durchbohren der Kronröhre



g) Einstiche des Kolibri schnabels



h) Nutzen der bestehenden Einstiche

Fototafel 13: *Pentagonia gymnopoda*



a) Habitus



b) Terminalstipel



c) Infloreszenz mit Blüten



d) Infrukteszenz, darüber Infloreszenz



e) persistierender Kelch



f) Blüte mit spathaähnlichem Kelch



g) Blütenstadium D und E



h) Knospe, längs



i) Frucht, längs

Fototafel 14: Poster zu Linzer biol. Beitr. 32/2 610

Blütenbiologische Beobachtungen an Rubiaceen des Esquinas-Regenwaldes, Costa Rica



STEFANIE CSEKITS*, MICHAEL KEHN*
 * Institut für Systematik, Universität Wien, Althanstr. 11, 1030 Wien
 E-mail: stefanie.csekits@univie.ac.at, michael.kehn@univie.ac.at

Die Familie der Rubiaceae ist in fast allen Klimaten der Erde verbreitet. Sie repräsentiert in tropischen Ökosystemen eine der bestentwickeltesten heteroprotandrischen Pflanzenfamilien (DREIER, 1985). Ihre Arten sind zum größten Teil angepasst an Bestäubungssysteme gibt es eine große Vielfalt: Melitt-, Psycchi-, Phoradendron- und Spargelartige (VOGEL, 1994), weniger häufig auch Ornithophilie und Chiropterophilie (ROBRECHT 1988).
 Im Untersuchungsgebiet des Esquinas-Regenwaldes in Costa Rica sind nach dem derzeitigen Kenntnisstand (WILL & KEHN 2000, WILL in Vorbereitung) 38 Rubiaceen-Gattungen mit ca. 80 Arten vertreten. Das Ziel der Untersuchungen war es, die Blütenbiologie einiger charakteristischer Arten zu studieren. Im Poster werden zwei ausgewählte Arten vorgestellt.



Pentagonia brevifolia (Tillb., Hillebrand) ist ein Sekundärstrauch in Flußnähe zu finden und bildet dort auf kleinem Raum individuenreiche Bestände. Die meist unverzweigten Schößlingsbüschel bilden stängelartig angelegte Infloreszenzen mit nach unten gerichteten Deckblätter. Diese Wuchstypus ermöglicht eine gute Zugänglichkeit für Blütenbesucher.
Pentagonia brevifolia blüht und fruchtet das ganze Jahr und stellt somit eine konstante Nahrungs- und Pollenquelle für ihre Besucher dar. Als legitime Blütenbesucher wurden Prachtlibellen (*Euphaea subtrita*, *Euphaea* sp.), Männchen und Weibchen, beobachtet.
 Die leicht zygomorphen, grünlich-cremefarbenen Blüten sind mit einer glatten Innenseite versehen, was kleinsten Hymenopteren den Blütenbesuch erschwert bis unmöglich macht. Bis einem einen schwachen, fruchtbares Duft auf und produziert reichlich Nektar. Der Nektar ist in einer Kammer, eingegrenzt durch die dicke Befruchtung der Filamentbasis, gut geschützt vor illegitimen Blütenbesuchern. Allerdings konnten Kolibris beobachtet werden (*Phaethon jaysakeri*, *Phaethon* sp., *Amazilia dacotae*), die Nektartrüb beiseite nehmen um die Kronschleimwand knapp oberhalb der Kalchblätter von oben durchzudrehen und den Nektar direkt aus der Nektarkammer gewinnen.



Isertia laevis (Dill. ex Spreng.) ist ein Sekundärstrauch in Berg- und Hochland und entlang von Straßenausbuchtungen zu finden. Die zwischen 2 bis hohen Büsche oder Baumchen tragen bei Blütezeit meist im Regen- oder Regenzeit im Anfang der Trockenzeit, SCOM, 1984) lockend gelblich gefärbte Blütenstände, die eine starke Farnwirkung auf die Blütenbesucher haben.
 Die vollständigen Infloreszenzen stehen terminal und setzen sich aus durchschnittlich 80 Farnähnlichen zusammen, die jeweils bis zu 22 Einzelblüten aufweisen können. Die Blütezeit eines Bestandes erstreckt sich über 4-6 Monate.
 Die Blüten von *Isertia laevis* sind heterostach, große Blütenstände. Ein echter Nektartrüb markiert den Kronschleimwand. Dieser Nektartrüb ermöglicht ausschließlich Blütenbesuchern mit kräftigen langen "Nektarsaugern", an den Nektar zu gelangen. Beobachtete Blütenbesucher waren Kolibris (*Amazilia berylla*, *Amazilia frontalis*, *Phoradendron laevis*, *Phaethon jaysakeri*, *Phaethon* sp., *Phaethon subtrita*).



Isertia laevis (Dill. ex Spreng.) ist ein Sekundärstrauch in Berg- und Hochland und entlang von Straßenausbuchtungen zu finden. Die zwischen 2 bis hohen Büsche oder Baumchen tragen bei Blütezeit meist im Regen- oder Regenzeit im Anfang der Trockenzeit, SCOM, 1984) lockend gelblich gefärbte Blütenstände, die eine starke Farnwirkung auf die Blütenbesucher haben.
 Die vollständigen Infloreszenzen stehen terminal und setzen sich aus durchschnittlich 80 Farnähnlichen zusammen, die jeweils bis zu 22 Einzelblüten aufweisen können. Die Blütezeit eines Bestandes erstreckt sich über 4-6 Monate.
 Die Blüten von Isertia laevis sind heterostach, große Blütenstände. Ein echter Nektartrüb markiert den Kronschleimwand. Dieser Nektartrüb ermöglicht ausschließlich Blütenbesuchern mit kräftigen langen "Nektarsaugern", an den Nektar zu gelangen. Beobachtete Blütenbesucher waren Kolibris (Amazilia berylla, Amazilia frontalis, Phoradendron laevis, Phaethon jaysakeri, Phaethon sp., Phaethon subtrita).



Literaturverzeichnis

- BAKER, H.G.; BAKER I.; HODGES S.A., 1998: Sugar Composition of Nectars and Fruits Consumed by Birds and Bats in the Tropics and Subtropics. *Biotropica* 30(4): 559 – 586
- BAWA, K. S.; J. E. CRISP, 1980. Wind-pollination in the understorey of a rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:871–876.
- BAWA, K. S.; BEACH, J. H., 1983; Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *Am. J. Bot.* 70: 1281-1288.
- BAWA, K. S.; BEACH, J. H., 1984; Self-Incompatibility in the Rubiaceae of a Tropical Forest. *Bio-Science* 34 (4): 257-259.
- BAWA, K. S.; BULLOCK, S. H.; PERRY, D. R.; COVILLE, R. E. AND GRAYUM, H. M. 1985: Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72: 346–356.
- BAWA, K. S., PERRY, D.R.; BEACH, J.H., 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72:331–345.
- BEACH, J., 1983: *Posoqueria latifolia*. In: JANZEN, D. (ed.): *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Stanford, California.
- BOOM, B.M., 1984: A Revision of *Isertia* (Isertieae: Rubiaceae). *Brittonia* 36(4): 425-454.
- BOYDEN TC. 1980 Floral mimicry by *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. *Evolution* 34. (1): 135 - 136 (1980)
- BOYDEN 1978 Territorial defense against hummingbirds and insects by tropical hummingbirds *Condor* 80: 216-221.
- BUCHMANN, S.L. 1983 Buzz pollination in angiosperms. *Handbook of Experimental Pollination Biology* pp. 73-113. Van Nostrand Reinhold, New York.
- BUTLER, C.G. 1954 *The world of the honeybee*. Collins, London.
- CARPENTER F.I. 1979 Competition between hummingbirds and insects for nectar. *Amer. Zool.* 19: 1105-1114
- CHAZDON, R.L.; CAREAGA, S.; WEBB, C.; VARGAS, O., 2003: Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73:331–347.
- COEN, E., 1983: Climate. In: JANZEN, D. (ed.): *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Stanford, California.

- COLWELL R.K., 1995: Effects of Nectar Consumption by the Hummingbird Flower Mite *Proctolaelaps kirmsei* on Nectar Availability in *Hamelia patens*. *Biotropica* 27(2): 206-217
- CRUDEN, R.W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176:1439-1440
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- CUNNINGHAM, S.A., 1994: Measuring the Relationship between Floral Duration and Fruit Set for *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Biotropica* 26(2): 227-229.
- DAFNI, A., 1992: *Pollination Ecology – A practical approach*. IRL Press (Oxford University Press), Oxford.
- DRESSLER, R.L., 1982: Biology of the Orchid Bees (Euglossini). *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 373-294.
- ENDRESS, PETER K. 1996: *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers* Cambridge University Press, 1996
- FAEGRI, K ; VAN DER PIJL , 1979: *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R.K. 1978 : Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18
- GENTRY, A.H., 1996: *A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa*. University of Chicago Press edition.
- HABER, W.A., FRANKIE, G.W., 1989: A Tropical Hawkmoth Community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. *Biotropica* Vol. 21 (2): 155-172.
- HABER, W.A., ZUCHOWSKI, W., BELLO, E., 1996: *An Introduction to Cloud Forest Trees*. Monteverde, Costa Rica.
- HOLDRIDGE, L.R., 1967: *Life zone ecology*. Rev. ed., Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- HOLDRIDGE, L.R.; GRENKE, W.C.; HATHEWAY, W.H.; LIANG, T.; TOSI, J.A., 1971: *Forest Environments in Tropical Life Zones*. Oxford, Pergamon Press.
- HOLM, E. 1988 *On Pollination and pollinators in Western Australia*. Eigil Holm, Gedved
- JANZEN, D. H. 1983: *Costa Rican natural history*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, and London, UK.
- JANZEN 1981 Reduction of euglossine species on isla de cano, a Costa Rican offshore Island. *Biotropica* 13:238-40.

- JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A.; STEVENS, P.F., 2007: Plant Systematics. A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- KATO, M.; ROUBIK, D.W.; INOUE, T., 1992: Foraging Behavior and Concentration Preference of Male Euglossines Bees (Apidae: Hymenoptera). *Tropics* 1(4): 259-264
- KEARNS, C.A.; INOUE, D.W., 1993: Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado. Niwot, Colorado.
- KRESS, W. J.; BEACH J.H. 1994: Flowering plant reproductive systems. 161–182 in MCDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S.; La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, and London, UK.
- KIRKBRIDE, J.H., 1985: Manipulus rubiacearum. IV: Kerianthera (Rubiaceae), a new genus from Amazonian Brazil. *Brittonia* Vol. 37
- LAUTSCH, D., 2000: Ferns and Fern Allies of Bosque Esquinas (“Regenwald der Österreicher”), Costa Rica. Diplomarbeit, Univ. Wien.
- LOISELLE, B.A.; SORK, V.L.; GRAHAM, C., 1994: Comparison of Genetic Variation in Bird-Dispersed Shrubs of a Tropical Wet Forest. *Biotropica* 27(4): 487-494.
- MCDADE, L.A.; WEEKS, J.A., :Nectar in Hummingbird-pollinated Neotropical Plants I: Patterns of Production and Variability in 12 Species. *Biotropica* Volume 36 (2)
- MCDADE, L.A.; WEEKS, J.A., :Nectar in Hummingbird-pollinated Neotropical Plants II: Interactions with Flower Visitors. *Biotropica* Volume 36 (2)
- MCDADE, L.A., 1986. Protandry, synchronized flowering and sequential phenotypic unisexuality in neotropical *Pentagonia macrophylla* (Rubiaceae). *Oecologia* 68:218-223
- OPLER P.A. (1983): Nectar production in a tropical ecosystem. – In: Bentley B. & T. Elias (Hrsg.): The biology of nectaries : 30-79. New York: Columbia Univ. Press
- OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W., BAKER, H.G, 1980: Comparative phenological studies of shrubs in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:167 -88.
- PERRET, CHAUTEMS, SPICHIGER, PEIXOTO & SAVOLAINEN, 2000: Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in Sinningeae (Geseneriaceae)
- PROCTOR, YEO & LACK, 1996: The Natural History of pollination. Timber Press.
- PUFF, C.; IGRSHEIM, A.; BUCHNER, R.; ROHRHOFER, U., 1995: The united stamens of Rubiaceae. Morphology, anatomy; Their role in pollination ecology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 357-382.

- PUFF, C., IGRSHEIM, A. & ROHRHOFER U., 1993: Pseudomussaenda and Schizimussaenda (Rubiaceae): Close aliies of Mussaenda. Bulltein du Jardin botanique national Belgique, Vol. 62
- REBELO, A.G. 1987 Bird pollination in the Cape Flora. A preliminary Synthesis of Pollination Biology in the Cape Flora: South African National Science Programmes, report no. 141pp.83-107. CSIR, Pretoria.
- RICH, P. V., RICH, T. H. 1983: The Central American Dispersal Route. In: JANZEN, D. (ed.): Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, Stanford, California.
- RICHARDS, A.J. 1986: Plant Breeding Systems. Allen & Unwin, London.
- RICHARDS, P.W., 1996: The tropical rain forest. 2. ed. Cambridge University of Chicago Press.
- RIVERA-MARCHAND, B.; ACKERMANN, J.D., 2006: Bat pollination Breakdown in the Caribbean Columnar Cactus *Pilosocereus royenii*. Biotropica 38 (5), 635-642.
- ROBBRECHT, E., 1988: Tropical woody Rubiaceae. Opera Bot. Belgica 1: 1-271.
- SITTE, P.; ZIEGLER, H.; EHRENDORFER, F.; BRESINSKY, A., 1991: Lehrbuch der Botanik. 33. Aufl.. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, Jena, New York.
- STILES, F.G.; SKUTCH, A. F.; GARDNER, D. , 1989: A Guide to the Birds of Costa Rica. Editorial Ithaca, N.Y., Cornell University Press.
- STRATTON, D. A., 1989: Longevity of Individual Flowers in a Costa Rican Cloud Forest: Ecological Correlates and Phylogenetic Constraints. Biotropica 21 (4) 308-318.
- TAYLOR, C. M., BURGER, W., 1993: Flora costaricensis, Family # 202 Rubiaceae. Fieldiana, Botany, 33.
- TROLL, W., WEBERLING, F., 1998: Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Gustav Fischer Verlag.
- VÁZQUEZ-YÁNES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A.; FRANCOIS, G.; TREJO, L. 1975: Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. Biotropica 7: 73–76.
- VOGEL, S., 1954: Blütenökologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. Troll W. & H. Guttenberg: Botanische Studien 1. Jena: Fischer.
- VOGEL, S., 1958: Fledermausblumen in Südamerika - Ein Beitrag zur Kenntnis des chiropterophilen Stiltypus. Plant Systematics and Evolution (Springer) 104 (4-5).
- VOGEL, S. 1978: Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. Part I - Flora,
- WALSH, R.P.D., 1996: CLIMATE. IN: RICHARDS, P.W., 1996: The Tropical Rain Forest. 2. ed. Cambridge University of Chicago Press.

- WOLFF, D., BRAUN, M., LIEDE, S. 2003: Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertia laevis* (Rubiaceae): A sphingophilous plant visited by hummingbirds Plant biol. Vol 5 (2003) 71-78 Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York
- WEBER, A., HUBER, W., WEISSENHOFER, A., ZAMORA, N., ZIMMERMANN, G., 2001: An introductory Field Guide to the Flowering Plants of the Golfo Dulce Rainforests – Corcovado National Park and Piedras Blancas National Park (“Regenwald der Österreicher”). Linz: OÖ Landesmuseum Stapfia 78.
- WEBERLING, F.; SCHWANTES, H.O., 1972: Pflanzensystematik. 2. Aufl., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- WEISSENHOFER A., HUBER, W., 2001: Der „Regenwald der Österreicher“. ÖkoL. 23/3, Sonderheft, Naturkundliche Station Linz.
- WILL, S. 2001: Diversity of the Rubiaceae Juss. (Coffee or Madder Family) in the Esquinas Rainforest, Costa Rica Thesis.
- WILL, S. & KIEHN, MICHAEL, 2008: Survey of Rubiaceae in the Golfo Dulce Area, Costa Rica: new species, combinations and name changes since 201
- WILLIAMS, G., ADAM, P., 1999: Pollen Sculpture in Subtropical Rain Forest Plants: Is Wind Pollination More Common than Previously Suspected? Biotropica Vol. 31 (3) 520-524
- YEO, P.F., 1993: Secondary Pollen Presentation. Form, Function and Evolution. Pl. Syst. Evol., Suppl. 6, p. 1-5.
- ZUROVCHAK, J.G., 1997: *Hamelia patens* (Rubiaceae) accelerates fruit maturation rate in response to increased fruit removal. Biotropica 29(2): 229-231.

Danksagung:

Meinen Kindern Laura und Daniel und meinem Mann Wolfgang für all ihre Geduld
Meiner ganzen Familie für die selbstlose Unterstützung

Mein Dank gilt weiters:

Prof. Michael Kiehn für die Unterstützung bei dieser Arbeit

Curriculum Vitae

Stefanie Csekits

Geburtsdatum..... 27.4.1973
Geburtsort..... Mödling
Staatsangehörigkeit..... Österreich

Ausbildung:

Volksschule Gumpoldskirchen.....1979-1983
Hauptschule Gumpoldskirchen.....1983-1987
Oberstufenrealgymnasium, Wien 23.....1987-1991
Matura.....1991

Universität Wien (Übersetzer und Dolmetscher).....1991-1993
Universität Wien (Biologie/ Botanik 1. Diplomprüfung).....1993-2000
Universität Wien (Biologie/ Botanik).....seit 2000

Familien Status:

Geburt meiner Tochter Laura.....2002
Geburt meines Sohnes Daniel.....2005

Arbeitsverhältnisse:

Arbeiterkammer Niederösterreich Administration.....1993 und 1994
Umfrage für Lebensministerium.....2004
Amadeus Travel Agency.....seit 2007