



# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Reproduktionsökologie tropischer Aronstabgewächse  
(Araceae) am Beispiel von *Dieffenbachia aurantiaca*  
(Costa Rica) und *Alocasia sarawakensis* (Borneo)“

verfasst von

Florian Etl

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2013

Studienkennzahl lt. Studienblatt: A 444

Studienrichtung lt. Studienblatt: Diplomstudium Biologie - Ökologie

Betreut von: Univ. Prof. Dr. Jürg Schönenberger



## Inhalt

<b>Allgemeine Einleitung</b>	5
<b>Bestäubungsbiologie und Fruchtverbreitung von <i>Dieffenbachia aurantiaca</i> (Araceae) im Südwesten Costa Ricas</b>	
Abstract	7
Einleitung	7
Material und Methoden	11
Resultate	15
Diskussion	35
Danksagung	38
Literatur	38
<b>Bestäubungsmutualismus zwischen <i>Alocasia sarawakensis</i> (Araceae) und einer unbeschriebenen <i>Colocasiomyia</i> Art (Diptera: Drosophilidae) in Sabah, Borneo</b>	
Abstract	44
Einleitung	44
Material und Methoden	46
Resultate	49
Diskussion	63
Danksagung	71
Literatur	71
<b>Allgemeine Diskussion</b>	74
<b>Danksagung</b>	77
<b>Literatur</b> (Allgemeine Einleitung und Diskussion)	77
<b>Anhang</b>	
Zusammenfassung	80
Lebenslauf	82



## Allgemeine Einleitung

Reproduktionsökologie bei höheren Pflanzen beinhaltet Bestäubung, Befruchtung und Samenverbreitung. Bestäubung und Samenverbreitung erfordern in den meisten Fällen externe Vektoren die biotischen (Tiere) oder abiotischen (Wind, Wasser, Schwerkraft) Ursprungs sein können. Die Reproduktion tropischer Pflanzen ist zum größten Teil von Tieren abhängig, sowohl was die Bestäubung als auch was die Frucht- bzw. Samenverbreitung angeht (Silva & Silingardi, 2006).

Innerhalb der Araceae, einer hauptsächlich pantropisch verbreiteten Pflanzenfamilie, gilt Tierbestäubung, und zwar bis auf wenige Ausnahmen durch Insekten, als allgemeines Merkmal (Gibernau, 2003). Dennoch sind bis jetzt von den ca. 4000 Arten (eingeteilt in 110 Gattungen) der Araceae nur ein Bruchteil untersucht worden. Daten über Bestäuber und Blütenbesucher existieren lediglich für 165 Arten aus 58 Gattungen und werden von Gibernau (2003, 2011) zusammengefasst. Dies bedeutet, dass ca. 50% der Gattungen überhaupt nicht untersucht wurden. Gleichzeitig basieren Rückschlüsse auf die Bestäubung der bereits untersuchten Gattungen sehr oft auf Untersuchungen von nur wenigen oder gar einzelner Arten. Solche Verallgemeinerungen auf ganze Gattungen können irreführend sein und verdecken möglicherweise die Existenz weiterer Interaktionen (Gibernau, 2003). Eine mögliche Bestäubung durch Kolibris (Krämer & Schmitt, 1999), innerhalb der hauptsächlich als bienenbestäubt geltenden Gattung *Anthurium* (Croat, 1980), kann hier als Beispiel genannt werden.

Araceae haben charakteristische Infloreszenzen die aus einem Blütenkolben (Spadix) und einem Hochblatt (Spatha) bestehen. Ursprüngliche Araceae haben zwittrige Blüten entlang des gesamten Kolbens verteilt, währenddem abgeleitet Taxa eingeschlechtliche und sterile Blüten hervorgebracht haben. Zudem sind weibliche bzw. männliche Blüten auf bestimmte Regionen des Spadix beschränkt. Die sterilen Blüten erfüllen spezialisierte Funktionen wie Wärmeentwicklung, Duftemission oder dienen als Nahrungssubstrat für Insekten. Die Spatha hat ebenfalls eine bestäubungsökologisch relevante Entwicklung durchgemacht, von einer relativ unspezialisierten Blattgestalt bis hin zu komplexen Kesselformen. Diese Kesselform der Spatha macht eine Infloreszenz zu einer Kesselblume, in der Insekten über einen längeren Zeitraum verweilen. Dadurch müssen diese nicht mehr in der weiblichen und in der männlichen Phase der Anthese angelockt werden, sondern lediglich in der weiblichen, welche bei den proterogynen Araceae zuerst abläuft. Ein Verlassen des Kessels vor Eintreten der männlichen Phase, wird schließlich durch Fallenmechanismen (Bröderbauer *et al.*, 2012) oder durch konstante Belohnung möglichst verhindert (Gibernau, 2003). Generell kann man innerhalb der Araceae-Bestäubung drei Interaktionstypen unterscheiden: 1) Klassische Blüten-Bestäuber Beziehung mit Nahrung oder Duftstoffen als Belohnung für die Bestäuber, 2) Paarungs- / Brutplatz- Mutualismus, 3) Täuschblumen mit Kesselfallen.

Die vorliegende Studie beschäftigt sich mit Paarungs- / Brutplatz- Mutualismen bei zwei Vertretern aus unterschiedlichen tropischen Regionen Südostasiens und Mittelamerikas. Diese Form des Mutualismus ist innerhalb der Araceae nur in Verbindung mit Fliegen- und Käferbestäubung zu finden. Die Insekten werden während der weiblichen Phase der

Infloreszenz durch unterschiedliche Düfte angelockt und durch Belohnung (Wärme, Obdach, Rendezvous Platz, Brutplatz, Futterkörper, Narbensekret) dazu veranlasst, sich bis zum Beginn der männlichen Phase innerhalb des Kessels aufzuhalten. Gattungen bei denen ein Brutplatz-Mutualismus mit Fliegen beschrieben wurde sind z.B. *Colocasia* und *Alocasia* (Takenaka Takano *et al.*, 2012; Ivancic *et al.*, 2008). Gattungen bei denen ein Paarungsplatz-Mutualismus mit Käfern beschrieben wurde sind unter anderen *Philodendron*, *Dieffenbachia* und *Xanthosoma* (Gottsberger, 1984; Young, 1986; García-Robledo *et al.*, 2004).

Trotz sehr einheitlicher Ergebnisse innerhalb dieser Taxa, wurden immer wieder kleine Unterschiede aufgedeckt und weitere Interaktionen mit anderen Blütenbesuchern beschrieben. Weiter veranschaulichen zusätzliche Studien innerhalb dieser und nahe verwandter Gattungen, in welchem Rahmen sich die beschriebenen Mutualismen bewegen können und decken möglicherweise Abweichung gängiger Muster auf.

In jüngerer Zeit wurden Araceae verstärkt als Modell verwendet um die Evolution von Bestäubungssyndromen zu untersuchen (Gibernau *et al.*, 2010; Bröderbauer *et al.*, 2012). Phylogenetische Studien dieser Familie (Cusimano *et al.*, 2011; Nauheimer *et al.*, 2012; Wong *et al.*, 2013) ermöglichen es Veränderungen und Auftreten bestimmter Mechanismen zu datieren und im Stammbaum zu platzieren. Vermehrt werden auch Studien zur Duftbiologie von Araceae durchgeführt (Maia *et al.*, 2013; Gottsberger *et al.*, 2013; Hentrich *et al.*, 2010) und die wichtige Rolle von Düften in deren Bestäubungsökologie verdeutlicht. Die Mechanismen hinter und die Gründe für mögliche Bestäuberwechsel und die Veränderungen im Bau der Infloreszenzen im Laufe der Evolution sind Gegenstand aktueller Untersuchungen (A. Maia pers. Komm.).

Für die vorliegende Arbeit habe ich zwei Arten untersucht, zu denen noch keine Daten zur Bestäubungsökologie erhältlich waren: *Dieffenbachia aurantiaca* aus Costa Rica und *Alocasia sarawakensis* aus Malaysia. Beide Arten gehören zu Gattungen bei denen Paarungsplatz-Mutualismen mit Käfern (*Dieffenbachia*) bzw. Brutplatz-Mutualismen mit Fliegen (*Alocasia*) bereits mehrfach beschrieben wurden.

Ein weiterer Fokus meiner Studie liegt auf der Fruchtausbreitung. Innerhalb der Araceae sind fleischige und farbige Früchte ein allgemeines Merkmal und deuten auf Tierverbreitung hin. Trotz dessen sind solche Beobachtungen innerhalb dieser Familie selten und es existieren nur sehr wenige Studien zu diesem Thema (Mayo *et al.*, 1997). Um etwas mehr Licht auf diese Thematik zu werfen, wurden intensive Beobachtungen bei *Dieffenbachia aurantiaca* durchgeführt.

Ziel meiner Studie ist es, die Reproduktionsökologie zweier tropischer Araceae genau zu untersuchen, um erstens weitere Beispiele für bestimmte Mutualismen zu liefern und zweitens, um Interaktionen mit anderen Blütenbesuchern und Fruchtverbreitern aufzudecken.

# Bestäubungsbiologie und Fruchtverbreitung von *Dieffenbachia aurantiaca* (Araceae) im Südwesten Costa Ricas

Florian Etl

Department für strukturelle und funktionelle Botanik, Universität Wien, Rennweg 14, 1100 Wien, Österreich

## Abstract

*Dieffenbachia aurantiaca* ist eine, in der Golfo Dulce Region im Südwesten Costa Ricas und Westpanamas, endemische Pflanzenart aus der Familie der Araceae, zu der bis jetzt weder blüten- noch fruchtbiologische Untersuchungen vorliegen. Diese Studie beschreibt erstmals die Bestäubungsbiologie, wobei Antheseverlauf, Thermogeneseentwicklung und Verhalten der einzelnen Blütenbesucher untersucht wurden. *D. aurantiaca* wird wie *D. oerstedii*, *D. nitidipetiolata* und *D. longispatha* von Käfern der Unterfamilie Dynastinae (Scarabeidae), in diesem Fall *Cyclocephala amblyopsis* und *C. gravis*, bestäubt und beherbergt noch eine Vielzahl weiterer Besucher, die einen mehr oder weniger großen Teil ihres Lebens in dem von den Infloreszenzen gebildeten Kessel verbringen. Ebenso wird die Fruchtentnahme durch 3 Vogelarten (*Manacus aurantiacus*, *Myiozetetes similis*, *Mionectes oleagineus*) und dem Helmbasilisk (*Basiliscus basiliscus*) über einen längeren Zeitraum dokumentiert. Dies ist die erste Untersuchung zur Fruchtverbreitung neotropischer Araceae und weist erstmals eine Verbreitung durch Reptilien (Saurochorie) in dieser Pflanzenfamilie nach.

## Einleitung

Die Araceae sind eine der artenreichsten Pflanzenfamilien in der Golfo Dulce Region. Im Gebiet der Tropenstation la Gamba wurden bereits 83 Arten nachgewiesen (Egger, 2005). Die Gattung *Dieffenbachia* (Schott) gehört zwar nicht zu den artenreichsten Gattungen im Gebiet, jedoch treten die wenigen Arten oft lokal in einer sehr hohen Individuendichte auf. Besonders der Tieflandregenwald um die Tropenstation la Gamba birgt duzende Standorte, die von *Dieffenbachia* dominiert werden. Neben *Dieffenbachia aurantiaca* wurden *D. oerstedii*, *D. concinna* und eine weitere möglicherweise noch unbeschriebene Art nachgewiesen (Egger, 2005). *D. aurantiaca* und *D. oerstedii* bilden flächendeckende Bestände aus, während *D. concinna* vereinzelt zu finden ist und nur an Wasserfällen häufiger ist.

Die Gattung *Dieffenbachia* wurde 1829 von H. W. Schott, anhand der brasilianischen Art *Arum seguine* Jaqu. (1760), beschrieben. Er benannte die Gattung nach Joseph Dieffenbach, dem damaligen Obergärtner der kaiserlichen Gärten zu Schönbrunn. Die Gattung *Dieffenbachia* beinhaltet nach neustem Stand etwa 135 Arten und kommt in den Neotropen von Argentinien bis Mexiko vor (Croat, 2004). Die bekannteste Art dieser Gattung ist bis heute *Dieffenbachia seguine*, welche als pflegeleichte Zierpflanze Einzug

in Wohnungen und Büros der ganzen Welt gehalten hat. Bekannt wurde sie auch durch ihre hohe Giftigkeit für Mensch und Haustiere, verursacht durch spezielle Zellen die nadelförmige Kalziumoxalatkristalle enthalten, welche tierisches Gewebe stark reizen (Bown, 2000; Coté, 2009). Bei Verzehr kann es zu starker Beeinträchtigung des Rachens bis hin zur Stummheit kommen. Diese Tatsache hat der Pflanzengattung auch den Namen Schweigrohr (engl.: dumb cane), eingebracht. Bedauerlicherweise wurden angeblich in Zeiten des Sklavenhandels, singende Sklaven durch Verabreichung von Pflanzenteilen zum Schweigen gebracht (Bown, 2000).

Der Habitus der Gattung ist sehr einheitlich und zeichnet sich durch grüne, meist glänzende, manchmal maserierete Blätter aus. Die krautigen Pflanzen treten je nach Art in Größen von wenigen Dezimetern bis zu etwa 3 Metern in Erscheinung. Sie besitzen einen relativ dicken, unverzweigten, grünlichen Stamm mit schraubig angeordneten Blättern. Blütenstände treten zu einer bestimmten Zeit im Jahr, in den Blattachsen junger Blätter an der Spitze der Pflanze hervor. Die monözischen Blüten sind auf einem Kolben (Spadix), stets so angeordnet, dass der obere Teil des Kolbens die männlichen und der untere Teil die weiblichen Blüten trägt. Zwischen männlichem und weiblichem Teil befindet sich eine Region mit sterilen männlichen Blüten (Staminodien), die sich auch im weiblichen Teil neben den Blüten befinden. Der Spadix ist von einem blattgrünen Hochblatt (Spatha) umschlungen, welches sich nur zur Zeit der Anthese öffnet und einen Kessel bildet, der die weiblichen Blüten umhüllt und die männlichen sichtbar sind. Die Anthese dauert, bei den bis jetzt untersuchten Arten, 2-3 Tage (Valerio, 1984; Young, 1986; Beath, 1999; Croat, 2004). Während der Fruchtreife färbt sich die Spatha Orange und präsentiert 8 Monate bis 1 Jahr später die roten Früchte.

*Dieffenbachia* gehört zur monokotylen Familie Araceae und hier zur Unterfamilie Aroideae. Hier gehört sie zum Tribus Spathicarpeae (Mayo *et al.*, 1997; Cusimano *et al.*, 2011), welcher mit dem *Anchomanes*-clade und dem *Homalomena*-clade den *Zantedeschia*-clade bildet. Der *Zantedeschia*-clade ist eine pantropisch verbreitete, heterogene Gruppe aus immergrünen oder überdauernden krautigen Kletter- oder Bodenpflanzen (Mayo *et al.*, 1997; Cusimano *et al.*, 2011).

Zur Reproduktionsökologie von *Dieffenbachia* gab es in den achtziger Jahren in Costa Rica mehrere umfangreiche Untersuchungen. *D. nitidipetiolata* wurde in La Selva, Costa Rica von Young (1986) untersucht und *D. oerstedii* ebenfalls in Costa Rica von Valerio (1984). Mehr als 10 Jahre später führte Beath (1999) eine Vergleichsstudie zwischen *D. nitidipetiolata* (La Selva, Costa Rica) und *D. longispatha* (BCI, Panama) durch. Seit dem gab es keine Untersuchungen dieser oder weiterer Arten.

Die Ergebnisse der genannten Studien sind sehr einheitlich und beschreiben Käferbestäubung durch verschiedene Arten von Scarabeidae (Dynastinae), aus den Gattungen *Cyclocephala* und *Erioscelis*. Die Käfer werden möglicherweise vom starken Blütenduft angelockt (Young, 1986; Beath, 1999), welcher zu Einbruch der Dunkelheit auftritt und als fruchtig, würzig (Young, 1986) oder unangenehm faulig (Beath, 1999) beschrieben wird. Valerio konnte bei *D. oerstedii* keinen Blütenduft feststellen. Weiters wurde eine Erwärmung des Spadix (Thermogenese) (Wagner *et al.* 2008) beschrieben



(Young, 1986; Beath, 1999; Croat, 2004). Die bestäubenden Käfer paaren sich in den Infloreszenzen und fressen an den Staminodien. Trotz der ähnlichen Ergebnisse der bis jetzt untersuchten *Dieffenbachia* Arten ist eine Verallgemeinerung auf die gesamte Gattung möglicherweise irreführend und abgeleitete Interaktionen könnten übersehen werden (Gibernau, 2003; 2011). Die bienenbestäubte Art *Arum creticum* zum Beispiel, stellt eine Ausnahme in der sonst hauptsächlich fliegenbestäubten Gattung *Arum* dar (Diaz & Kite, 2006). In vielen Fällen innerhalb der Araceae ist auch nicht eindeutig bewiesen, dass die beobachteten Blütenbesucher auch tatsächlich die Bestäuber sind (Gibernau, 2003; 2011).

Käfer aus der Familie Scarabaeidae (Dynastinae), gehören zu den wichtigsten Bestäubern von Araceae in den Neotropen (Gottsberger, 1986; Schatz, 1990; Bernhardt, 2000; García-Robledo *et al.*, 2004). Bestäubung durch diese Käfer wurde bereits für *Philodendron* spp. (Gibernau *et al.* 1999, 2000; Gottsberger, 1990; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991; Seymour, 1999; Maia *et al.*, 2010), *Caladium bicolor* (Pellmyr, 1985; Maia & Schlindwein, 2006), *Taccarum ulei* (Maia *et al.*, 2012), *Dieffenbachia oerstedii* (Valerio, 1983), *D. longispatha* (Beath, 1999), *D. nitidipetiolata* (ursprünglich als *D. longispatha* beschrieben in Young, 1986), *Montrichardia arborescens* (Gibernau *et al.*, 2003), *Xanthosoma* spp. (Goldwasser, 2000; García-Robledo *et al.*, 2004) sowie für *Homalomena* und *Syngonium* (Mayo *et al.*, 1997) nachgewiesen. In vielen Fällen wurden nur bestimmte Dynastinae Arten als Bestäuber festgestellt. Im Falle von *Philodendron acutatum* (Maia *et al.*, 2010) garantiert nur eine einzige Art, *Erioscelis marginatum*, einen hohen Fruchtansatz. Wie hoch die Spezialisierung bestimmter Dynastinae Arten auf gewisse Araceae Arten ist, ist noch ungewiss und die Mechanismen, wie es zu solchen Spezialisierungen kommt, sind Gegenstand aktueller Diskussionen. Besonders in der Zusammensetzung der Blütendüfte wird momentan nach einer Antwort gesucht (Schiestl & Dötterl, 2012; Maia *et al.*, 2013).

Käferbestäubung wurde lange Zeit eher unterbewertet, da sie als sehr selten und unspezifisch galt (Faegri & van der Pijl, 1971). Je mehr Studien über Käferbestäubung aus den Neotropen, Südafrika und Australien bekannt wurden, desto mehr wurde Käferbestäubung in ein anderes Licht gerückt (Bernhardt, 2000; Peter & Johnson, 2009). Spezielle cantharophile Blumen in den Araceae gehören entweder zum Kesselblumentyp oder zum Kesselfallentyp. Dabei bildet die Spatha stets einen mehr oder weniger großen Kessel, in dessen Mitte der Spadix emporragt. Als Belohnung dienen im Kesselblumentyp energiereiche Nahrung (Pollen, Staminodien), Rendezvousplätze als geschützte Orte für die Paarung, oder Belohnung in Form von Wärme die von der Infloreszenz abgegeben wird. Beim Kesselfallentyp werden die Käfer zwar angelockt, aber selten belohnt. Der Versuch die Infloreszenz mangels Belohnung wieder zu verlassen, wird oft durch rutschige Spathainnenseiten verhindert, wie es zum Beispiel bei *Dracunculus vulgaris* auf Kreta der Fall ist (Lamprecht *et al.*, 2013) und für *Dieffenbachia oerstedii* beschrieben wird (Valerio, 1984).

In vielen Studien über Dynastinae-Bestäubung bei Araceae werden eine Reihe weiterer Blütenbesucher angegeben (Heteroptera, Dermaptera, Diptera, Coleoptera, Hymenoptera,

Arachnida), denen jedoch meist keine wichtige Rolle bei der Bestäubung zugeschrieben wird. Viele dieser Tiere nutzen jedoch die Infloreszenz für die gleichen Bedürfnisse wie es Dynastinae Käfer tun (Nahrung, Versteck, Paarungsplatz) oder nutzen sie als Eiablageplätze (Valerio, 1984; García-Robledo *et al.*, 2004, 2005). García-Robledo *et al.* (2005) ordnen die Infloreszenzen von *Xanthosoma* den Phytotelmata zu, und stellen fest, dass eine Reihe unterschiedlichster Arthropoden die Infloreszenz auch noch über die Anthese hinaus besiedelt. Es handelt sich bei den spezialisierten Käferblumen innerhalb der Araceae offenbar um Systeme mit vielen generalistischen Besuchern. Üblicherweise agieren in generalistischen Bestäubungssystemen mehrere Arten aus verschiedenen Ordnungen als Bestäuber (Endress, 1994). Bei den genannten cantharophilen Araceae Arten jedoch, bestäuben lediglich Arten aus der Unterfamilie Dynastinae die Blüten, während die große Zahl weiterer Blütenbesucher aus diversen Ordnungen als Kommensalisten oder Antagonisten anzusehen sind. Diese besuchen die Blüte, ohne ihr irgendeinen Nutzen zu bringen. Dabei richten die Besucher gelegentlich sogar Schaden an (García-Robledo *et al.*, 2004, 2005).

Maia *et al.* (2012) postulieren, dass es im Tribus Spathicarpeae möglicherweise mehrmals zu einem Bestäuberwechsel kam. Die von ihnen untersuchte Art *Taccarum ulei* zeigt Charakteristiken von fliegenbestäubten und käferbestäubten Arten. Ein möglicher Übergang der Bestäuber von Fliegen zu Käfern wird diskutiert.

García-Robledo *et al.* (2004) zeigen bei *Xanthosoma undipes*, welche von Dynastinae bestäubt wird, dass ein weiterer Besucher auch als Bestäuber fungieren kann. Dies war der erste dokumentierte Fall innerhalb der Araceae, wo ein Besucher, dessen Larven zugleich Fruchtprädatoren sind, auch als Bestäuber agieren kann. Es handelt sich in diesem Fall um den Käfer *Macrostola costulata*, aus der Familie Nitidulidae.

Es ist daher wichtig das Verhalten und den Lebenszyklus aller Besucher zu kennen um entweder neue Interaktionen zu finden oder Rückschlüsse auf die Evolution gewisser Interaktionen ziehen zu können.

Im Gegensatz zur mittlerweile häufig untersuchten Bestäubungsökologie von neotropischen Araceae, gibt es so gut wie keine wissenschaftliche Untersuchung zur Fruchtentnahme oder zur Fruchtausbreitung in dieser Familie. Das einheitliche Merkmal von farbigen Beerenfrüchten lässt darauf schließen, dass es sich in den meisten Fällen um Tierverbreitung handeln muss. Einzelne Beobachtungen dokumentieren Vögel, Affen, Zibetkatzen, Fledermäuse und sogar Ameisen als Konsumenten und Verbreiter der Früchte und Samen (Mayo *et al.*, 1997). In England wurde die Fruchtausbreitung von *Arum maculatum* im Detail studiert (Snow & Snow, 1988). Gelegentlich wurde in Studien zur Bestäubungsbiologie erwähnt, welche Tierarten bei der Fruchtentnahme gesichtet wurden. Im Falle von *D.nitidipetiolata* zum Beispiel, wird ein Eichhörnchen (*Sciurus* sp.) und ein Vogel (*Cacicus urupygialis*) nebenbei erwähnt (Young, 1986). Valerio (1984) vermutet ebenfalls bei *D.oerstedii* eine Verbreitung durch Tiere, da bei Keimungsexperimenten die Samen, bei denen das Fruchtfleisch entfernt wurde, entscheidend besser und früher keimten.

Wenn dies der Fall ist, und man die Abundanz von Araceae in tropischen Regenwäldern in Betracht zieht, dann sind deren Früchte eine bedeutende Nahrungsressource für diverse Tiere und sollten als Untersuchungsobjekte nicht vernachlässigt werden. An epiphytische Arten (*Philodendron*, *Syngonium*, *Anthurium*), die häufig im mittleren Kronenbereich wachsen, und terrestrische Arten wie *Dieffenbachia*, können Tiere, die nicht ins üppig blühende und fruchtende Kronendach des Regenwaldes vordringen, angepasst sein. Durch Untersuchungen zur Fruchtverbreitung solcher Arten, können bis jetzt nicht bemerkte Interaktionen aufgedeckt werden.

Ziel dieser Studie ist es, die Bestäubungsbiologie von *D. aurantiaca* zu dokumentieren. Im Fokus stehen der Antheseverlauf und die Identifizierung der bestäubenden Insekten.

Besonderes Augenmerk sollte auch auf weitere Blütenbesucher gelegt werden, um deren Beziehung zur Pflanze besser zu verstehen.

Die Thermogeneseentwicklung von *Dieffenbachia* sollte im Detail gemessen werden, wie es bei vielen anderen Araceae Gattungen bereits durchgeführt wurde (Chouteau *et al.*, 2007; Seymour, 1999; Gottsberger, 1984; Maia & Schindwein, 2006).

Die Fruchtstände sollten über einen längeren Zeitraum beobachtet werden, um ein möglichst großes Spektrum an Fruchtkonsumenten dokumentieren zu können.

## **Material und Methoden**

### **Ort der Untersuchung:**

Diese Untersuchung wurde in der „Tropenstation La Gamba“ der Universität Wien durchgeführt. Diese befindet sich in der Golfo Dulce Region im Südwesten Costa Ricas, in der Provinz Golfito im „Esquinas“ Nationalpark. Die Region zeichnet sich durch sehr hohen Jahresniederschlag aus. Ein Durchschnittswert von 5836 mm pro Jahr wurde von 1999 bis 2007 gemessen (Weissenhofer & Huber, 2008). Zwischen Jänner und April ist der Niederschlag geringer als im Rest des Jahres. Die Tropenstation liegt in einem auf etwa 120m gelegenen Tal, welches von einem bis zu 300m hohen Hügelkamm umgeben ist. Die Vegetation ist als primärer und sekundärer Tieflandregenwald charakterisiert (Weissenhofer *et. al*, 2000).

Während eines Projektpraktikums der Universität Wien, geleitet vom Department für Strukturelle und Funktionelle Botanik, konnte *D. aurantiaca* erstmals im Februar 2010 für etwa 10 Tage genauer untersucht werden. Die Untersuchung war an ein größeres Araceae Projekt der Universität angelehnt, welches sich mit der Evolution von Fallensystemen innerhalb der Araceae beschäftigte. Ziel war es, weitere Bestäubungssysteme der Araceae im Gebiet der Tropenstation La Gamba zu finden und diese zu studieren. Im Februar 2011 konnte eine weitere 27-tägige Feldstudie durchgeführt werden. Während dieser Zeit waren sowohl blühende als auch fruchtende Individuen vorhanden.

### **Pflanzen:**

*Dieffenbachia aurantiaca* (Engler) ist eine endemische Pflanze der Golfo Dulce Region im Südwesten Costa Ricas und Westpanamas. Durch den dreieckig geformten Stängel, einem milchig weißem Saft und einem unangenehmen, stinkenden Geruch (Croat, 2004), ist sie einfach von anderen *Dieffenbachia* Arten zu unterscheiden. Die Art ist häufig im Unterwuchs von feuchten Waldstücken, sumpfigen Standorten und Flussbiegungen zu finden, wo sie große Bestände von bis zu 1000m<sup>2</sup> ausbilden kann. Die zwei untersuchten Populationen liegen einerseits in einem ehemaligen Flussbett in einem sehr feuchten Talschluss und zweitens entlang eines kleinen Baches, ungefähr 500m voneinander entfernt. Beide Populationen wachsen im Unterwuchs eines dichten *Calathea lutea* (Aubl.) E. Mey. Ex Schult (Maranthaceae) Bestandes und werden teilweise von diesen hohen, großblättrigen Pflanzen beschattet. Bis auf eine, durch die Population windende Cucurbitaceae, wächst keine andere Pflanzenart in den Beständen, was vermutlich auf den lockeren, sehr schlammigen Untergrund zurückzuführen ist. Außerhalb des dichten Bestandes von *Dieffenbachia aurantiaca*, wo der Untergrund trockener und fester wird, wachsen *D. aurantiaca* und *D. oerstedii* (Schott) nebeneinander. Je trockener der Boden wird, desto mehr dominiert *D. oerstedii*.

### **Blühverlauf:**

Alle blühenden Individuen (n=6 im Jahr 2010; n=25 im Jahr 2011), beider Populationen wurden individuell markiert und jede Infloreszenz (n=5 im Jahr 2010; n=44 im Jahr 2011) nummeriert.

Alle untersuchten Pflanzen trugen prä- und postanthetische Infloreszenzen, mit jeweils nur einer blühenden zur selben Zeit. Alle Infloreszenzen wurden jeden Nachmittag kontrolliert um zu sehen ob sich neue geöffnet hatten. Am Abend, vor und nach Einbruch der Dunkelheit, wurden diese Infloreszenzen beobachtet. Wenn sie in der weiblichen Phase waren, wurde das Hauptaugenmerk auf den Beginn der Duftproduktion gelegt. Dabei wurde in regelmäßigen Abständen daran gerochen. War die Infloreszenz in der männlichen Phase, wurde der Zeitpunkt des Pollenausstoßes beachtet. Außerdem wurde die Länge der gesamten Infloreszenz zum Zeitpunkt der Anthese und die Breite und Länge der Spathaöffnung gemessen. Üblicherweise wurden die Beobachtungen mindestens bis Mitternacht fortgeführt. Dabei wurde dieselbe Route mehrmals abgegangen und jede aktive Infloreszenz bei jedem Besuch etwa zehn Minuten lang beobachtet. In acht Fällen wurden Langzeitbeobachtungen durchgeführt, bei denen eine einzige Infloreszenz, die entweder in der männlichen oder in der weiblichen Phase war, über eine Stunde lang ständig beobachtet wurde. Dafür wurde eine Zeitspanne von etwa 17:30 – 19:00 ausgewählt, da diese den Einbruch der Dunkelheit beinhaltet und zu dieser Zeit die meisten Beobachtungen gemacht werden konnten. Dabei konnte der exakte Zeitpunkt der Duftproduktion und des Pollenausstoßes dokumentiert werden. Nach Einbruch der Dunkelheit wurde eine Rotlichtlampe oder eine Videokamera mit Nachtsichtfunktion (Sony-Nightshot) verwendet um die Blühvorgänge nicht durch Licht zu beeinflussen.

### Thermogenese:

Bei vier Infloreszenzen von vier verschiedenen Individuen wurde zwischen 6.2.2011 und 19.2.2011 die Temperatur gemessen. Dazu wurde ein „Thermofox“ Daten Logger verwendet, welcher an ein multisensorisches Thermoelement mit vier externen Temperaturfühlern angeschlossen war. Der Daten Logger speichert die Temperaturen in fünf Minuten Intervallen. Während des Nachmittages der ersten sichtbaren Öffnung der Spatha, wurden drei Sensoren vorsichtig in den Spadix inseriert. Der erste an der Spitze des männlichen Bereichs, der zweite in den unteren Teil des männlichen Bereichs und der dritte in den sterilen Bereich zwischen weiblichem und männlichem Bereich. Der vierte Sensor misst die Umgebungstemperatur und wurde ungefähr 15 Zentimeter neben der Infloreszenz angebracht. Die Bereiche der Temperaturmessungen und der Infloreszenzaufbau von *D. aurantiaca* werden in Abb. 1 gezeigt. Die Temperatur wurde immer drei Tage lang (72 Std.) gemessen, um die gesamte Anthesezeit abzudecken. In zwei Fällen wurde noch ein zusätzlicher Tag zur Kontrolle angehängt. Die mitgelieferte „Thermofox“ Software wurde verwendet um die gemessenen Daten von dem Daten Logger auf den Computer zu überspielen. In Microsoft Excel wurden die Daten schließlich ausgewertet. Aus allen vier Messungen wurden Mittelwerte berechnet und Grafiken erstellt. Abweichungen von der gemessenen Umgebungstemperatur deuten auf eine Wärmeentwicklung durch Thermogenese der Pflanze hin.

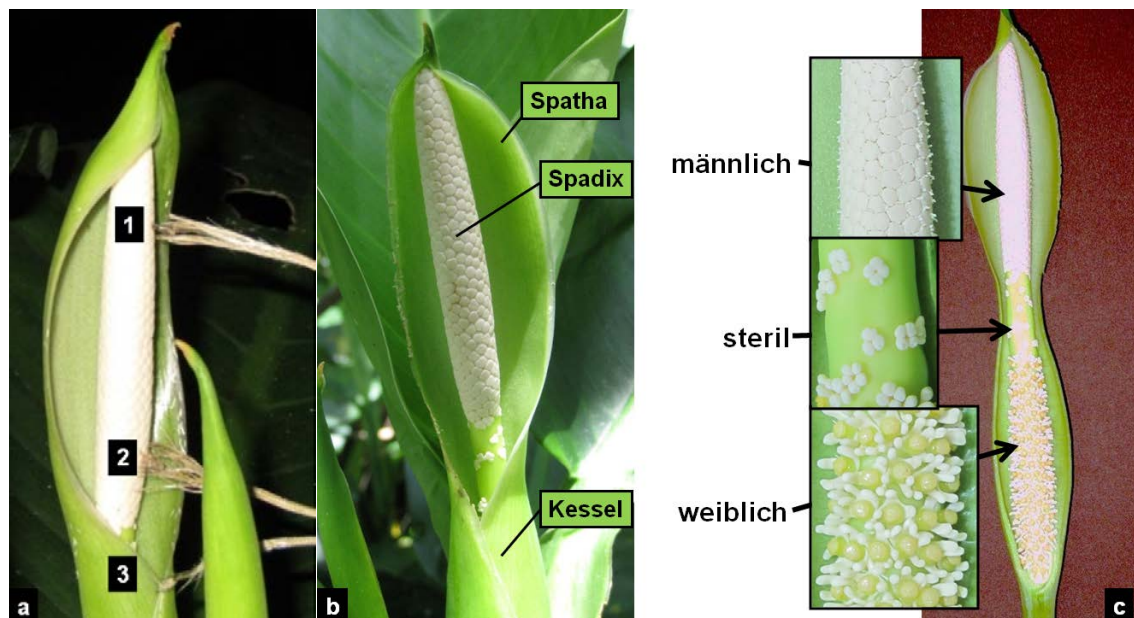


Abb. 1. 1a. Die drei Bereiche in die Temperaturfühler inseriert wurden: 1) oberer-, und 2) unterer männl. Bereich, 3) steriler Bereich. 1b. Aufbau einer Infloreszenz von *D. aurantiaca* zur Zeit der Anthese. 1c. Aufgeschnittene Infloreszenz und Vergrößerung der drei Bereiche. Im weibl. Bereich sind um die gelben weibl. Blüten, weiße Staminodien angeordnet.

### **Blütenbesucher:**

Alle Blütenbesucher vor, während und nach der Anthese wurden notiert. Ankunftszeit, Anzahl und Verhalten wurden während Tag und Nacht dokumentiert. Um eine Störung des Verhaltens während der Nacht zu vermeiden, wurde eine Rotlichtlampe oder eine Videokamera mit Nachtsichtfunktion (Sony-Nightshot) verwendet. Um zu sehen was im Blütenkessel vor sich geht, wurde ein handelsübliches Endoskop mit eingebauter Kamera verwendet. Dabei wurde der flexible, etwa 1m lange Teil des Endoskops, an dem sich die Kamera mit Leuchtdiode befindet, vorsichtig in den Blütenkessel inseriert. Das Verhalten der Insekten wurde sowohl fotografisch, als auch mit Videokameras festgehalten. Das Hauptaugenmerk der Beobachtungen wurde auf den Transport von Pollen und den Kontakt mit weiblichen Blüten gelegt. Von jeder blütenbesuchenden Arthropodenart wurden einige Tiere eingefangen, hinsichtlich auf darauf befindlichem Pollen unter einer binokularen Lupe im Labor kontrolliert, und in Ethyl-Acetat oder 70% Alkohol konserviert. Die Tiere wurden später auf Artniveau oder, wenn das nicht möglich war, zumindest auf Familien- oder Ordnungsniveau bestimmt. Coleoptera aus der Unterfamilie Dynastinae wurden anhand von Ratcliffe (2003) auf Artniveau bestimmt.

Fünf Dynastinae wurden für Laufexperimente auf der Innenseite der Spatha verwendet um ihre Fähigkeit darauf zu klettern festzustellen (Gaume *et al.*, 2004). In einem weiteren Experiment wurde der Spadix entfernt, sodass die Käfer keine andere Möglichkeit hatten aus dem Kessel zu entkommen als auf der Spatha hochzuklettern.

### **Bewohner der Infrukteszenz:**

Mehrere Infloreszenzen die gerade ihre Anthese abgeschlossen hatten und mehrere bereits in ihrer Entwicklung weiter fortgeschrittene Infrukteszenzen wurden täglich äußerlich auf etwaige Fraßspuren geprüft. Einige davon wurden abgeschnitten und im Labor geöffnet. Die Zusammensetzung des darin befindlichen Milieus und der Tiere in verschiedenen Entwicklungsstadien wurden näher untersucht. Dabei wurden das Verhalten der Tiere, die verschiedenen Entwicklungsstadien und der Grad des Schadens den diese anrichten geprüft. Verschiedene Typen von Fraßschäden wurden fotografisch festgehalten. Von allen darin enthaltenen Tieren wurden Proben entnommen und in 70% Alkohol aufbewahrt.

Um eine Zuordnung zu den adulten Stadien vornehmen zu können, wurden Larven und Puppen in separaten Behältnissen unter geeigneten Bedingungen aufgezogen bis sie schlüpften.

### **Fruchtentwicklung:**

Während des Untersuchungszeitraumes wurden mehrere Infrukteszenzen in verschiedenen Reifestadien nach der Anthese täglich geprüft. Die Färbung, etwaige Bewegungen und der Zeitpunkt des Öffnens der Spatha wurden fotografisch dokumentiert. Zusätzlich wurden Infrukteszenzen die kurz vor der Fruchtreife standen, abgeschnitten und im Labor untersucht. Dabei wurde die äußerliche Farbe und Festigkeit der Infrukteszenz und die Farbe und Größe der darin enthaltenen Früchte notiert. Die

Früchte selbst wurden mit einem Skalpell geteilt und die Anzahl der Samen sowie die Dicke und Zusammensetzung der Fruchthülle untersucht.

### **Fruchtentnahme:**

Um herauszufinden welche Tiere die reifen Früchte fressen und verbreiten, wurden 14 Pflanzen mit kurz vor der Öffnung stehenden Infruktenszenzen, an drei verschiedenen Standorten, in einem Zeitraum von 23 Tagen abwechselnd beobachtet. Beobachtungen wurden aus etwa 15m Entfernung mit einem Feldstecher (Swarovski Habicht 10x40) oder aus nächster Nähe mit drei verschiedenen Videokameras (Sony, Canon) auf Stativen durchgeführt. Kameras wurden getarnt und so platziert, dass eine Fruchtentnahme durch Tiere bei der Auswertung der Videos gut sichtbar war. Beobachtungen dauerten zwischen 15 und 154 Minuten, abhängig von den Wetterbedingungen und von der Aufnahmezeit der verschiedenen Kameras. Die mittlere Beobachtungszeit von 58 Beobachtungen betrug 57 Minuten. Die gesamte Beobachtungszeit betrug 3313 Minuten bzw. 55 Stunden und 13 Minuten. Diese Zeit wird aufgeteilt in drei Beobachtungsperioden: Früher Morgen (5:40 – 8:00) n=19, insgesamt 18 Stunden und 32 Minuten, später Morgen (8:00 – 10:00) n=11, insgesamt 14 Stunden und 51 Minuten, und Nachmittag (15:20 – 17:40) n=25, insgesamt 18 Stunden und 49 Minuten. Diese Beobachtungszeiten überblicken einen Zeitraum zwischen 5:40 – 10:00 und 15:20 – 17:40 und decken damit die Hauptaktivitätszeiten der meisten Vögel ab (Howe, 1977). Da angenommen wurde, dass Vögel zu den häufigsten Besuchern zählen, wurden diese Zeitintervalle gewählt. Zusätzlich wurden drei Beobachtungen während der Mittagszeit (11:15 – 13:50), insgesamt 3 Stunden und 1 Minute, durchgeführt. Bei jedem beobachteten Besuch wurde die Tierart mithilfe von Bestimmungsbüchern (Garrigues & Dean, 2007; Reid *et al.*, 2010) identifiziert. Es wurde die exakte Zeit des Besuches, die Pflanzenummer, die Dauer des Besuches und die Anzahl der entnommenen Früchte aufgenommen. Wenn die Anzahl der entnommenen Früchte nicht genau beobachtet werden konnte, weil ein Blatt die Sicht versperrte, oder das Tier falsch herum zum Sitzen kam, wurde die Beobachtung nicht in die Berechnungen der Fruchtentnahme einbezogen.

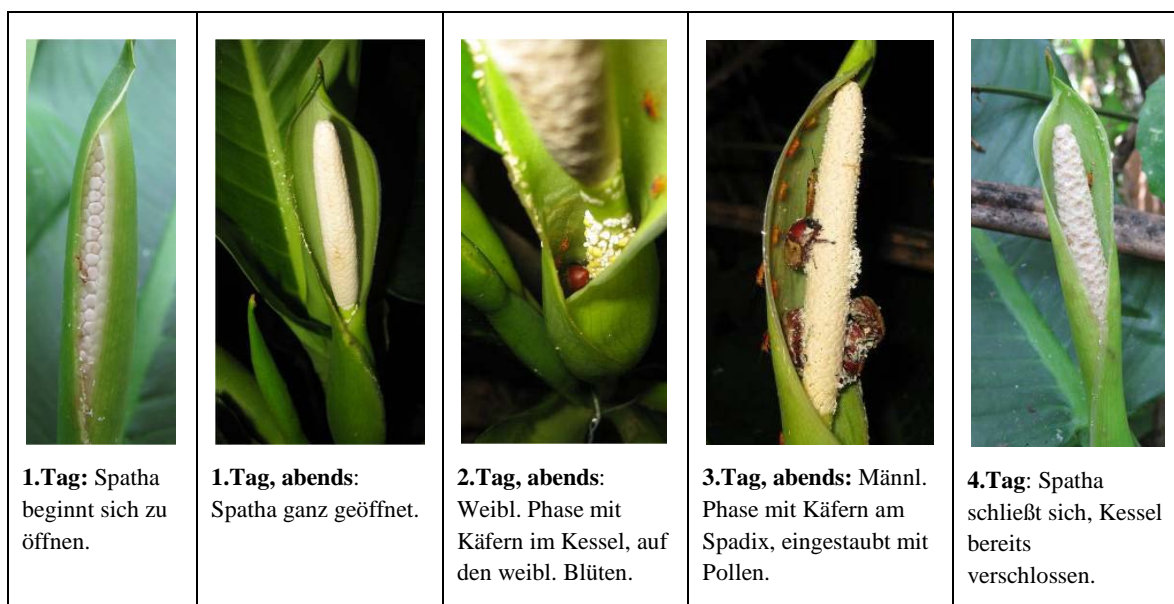
### **Resultate:**

#### **Blühverlauf:**

Die Spatha benötigt fast einen ganzen Tag um sich komplett zu öffnen. Diese Öffnung beginnt frühestens zur Mittagszeit von Tag 1 der Anthese und vollzieht sich bis zum nächsten Morgen. Am Vormittag ist die Infloreszenz zwar schon geöffnet aber befindet sich noch in einer Art Ruhephase. Die weibliche Phase beginnt am Nachmittag des 2.Tages und ist durch feuchte, glänzende Narben zu erkennen. Ein starker, angenehm würziger Duft kann zum ersten Mal zwischen 18:15 und 18:45 (n=17) desselben Tages festgestellt werden. Dabei wird der Duft vom Spadix abgegeben und kann bereits mehrere Meter neben der Pflanze wahrgenommen werden. Der Duft wird mit fortschreitender Nacht schwächer und ab Mitternacht ist keine Duftproduktion mehr spürbar. Die

männliche Phase beginnt am Nachmittag des darauffolgenden und somit 3.Tages mit dem Ausstoß großer Mengen von Pollenfäden. Diese bestehen aus vielen klebrigen Pollenkörnern die an den Antheren haften bleiben. Während des Abends dieses 3. Tages schließt sich die Spatha fest um den sterilen Teil des Spadix, und verschließt dadurch den Zugang zu den weiblichen Blüten. Am nächsten Morgen hat die Spatha den gesamten Spadix wieder eingehüllt und es ist nur noch die Spitze des männlichen Teiles sichtbar. Im Laufe des 4.Tages verschließt die Spatha auch diese Öffnung komplett. Meistens bleibt viel Pollen am männlichen Teil zurück wenn dieser verschlossen wird. Der gesamte Blühverlauf wird in chronologischer Reihenfolge zusammen mit den Hauptereignissen der einzelnen Tage in Abb. 2 gezeigt. Die Ankunftszeiten der Besucher werden weiter unten beschrieben und werden in Tab. 2 gemeinsam mit dem Antheseverlauf zusammengefasst.

Die mittlere Länge von 39 Infloreszenzen, ohne Spatha, beträgt 20,25cm (Minimum 16cm, Maximum 29cm). Die Länge und Breite der Spathaöffnung zum Zeitpunkt der Duftproduktion beträgt 9,8cm x 3,6cm (n=15).



**Abb. 2. Die 4 Tage der Anthese mit den Hauptereignissen der einzelnen Tage.**

### **Thermogenese:**

Thermogenese konnte bei allen 4 gemessenen Infloreszenzen festgestellt werden. Bis zum zweiten Tag der Anthese beträgt die Spadixtemperatur an allen Messpunkten ungefähr 1C° mehr als die Umgebungstemperatur, welche zwischen 28C° unter Tags und 21C° in der Nacht schwankt. Am Nachmittag des 2.Tages kommt es zu einem stetigen Temperaturanstieg der um etwa 15:00 beginnt und gegen 17:00 seinen Höhepunkt erreicht. Der Spitzenwert der Spadixtemperatur lag bei 32,5C° (16:30). Da die Außentemperatur bei dieser Messung zu diesem Zeitpunkt bei 24,8C° lag, war dieser



Unterschied von 7,7C° allerdings nicht der maximal gemessene Temperaturunterschied. Bei einer anderen Messung wurde eine maximale Erwärmung von 8,4C° (31,5C°) an der Spitze des männlichen Teils des Spadix um 16:40 gemessen. Zu dieser Zeit betrug die Umgebungstemperatur 23,1C°. Im Mittel kommt es zu einer maximalen Erwärmung von 7,1C° bzw. auf 31,3C° (n=4). Nach Erreichen der Temperaturspitze fällt die Temperatur wieder langsam ab und erreicht um ca. 19:00 den Ursprungswert von etwa 1C° über Umgebungstemperatur. Der untere Bereich des männlichen Teils war ebenfalls thermogenetisch aktiv, wenn auch meist etwas schwächer. Der sterile Teil hingegen zeigte nur eine sehr schwache Erwärmung von 1,8C° im Mittel. Am 3.Tag der Anthese kommt es zu keinem weiteren Temperaturanstieg. Die Spitzenwerte und Temperaturunterschiede zur Umgebungstemperatur der einzelnen Infloreszenzen werden in Tab. 1 zusammengefasst. Die gesamte Messreihe aller 4 Infloreszenzen im Mittel wird in Abb. 3, zusammen mit der ebenfalls gemittelten Umgebungstemperatur, und in Abb. 4, als Differenz zur Umgebungstemperatur, dargestellt. Der durch Thermogenese bedingte Temperaturanstieg ist als saubere Spitze zu erkennen. Die rauschenden Temperaturschwankungen zur Mittagszeit ergeben sich durch direkte Sonneneinstrahlung die durch Schattenflecken immer wieder unterbrochen wird.

**Tab. 1. Zeitpunkt und Temperatur in C° der Spitzenwerte der 3 Messpunkte von 4 unterschiedlichen Infloreszenzen, unabhängig von der Umgebungstemperatur und die Differenz zur Umgebungstemperatur (grau unterlegter Bereich rechts). Mittelwerte wurden aus den Werten aller 4 Infloreszenzen berechnet.**

Infl. Nr.	Zeitpunkt Temp. Spitze	Umg. Temp.	männl. Teil oben	männl. Teil unten	steriler Bereich	Diff. männl. oben	Diff. männl. unten	Diff. steriler Bereich
1	16:55	24,5	31,8	31,6	26,7	7,3	7,1	2,2
2	16:30	24,8	32,5	29,9	26,4	7,7	5,1	1,6
3	16:40	23,1	31,5	31,4	24,7	8,4	8,3	1,6
4	17:10	24,2	29,4	30,9	26,3	5,2	6,7	2,1
Mittelw.	16:48	24,1	31,3	30,9	26	7,1	6,8	1,8

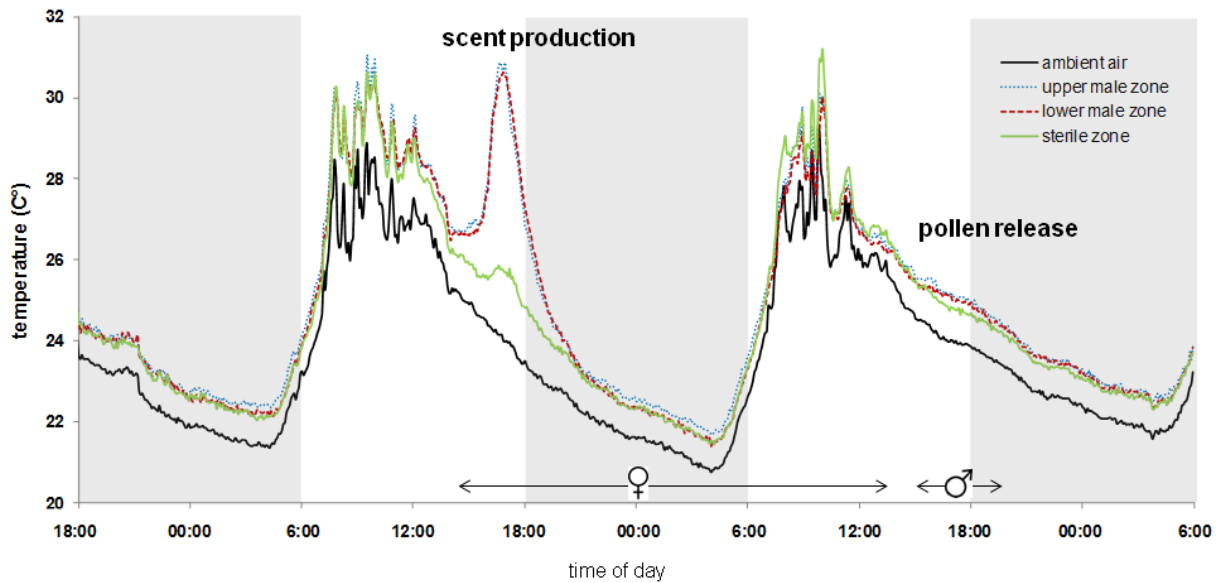


Abb. 3. Temperaturkurven der 3 Messpunkte (oberer- und unterer männl. Bereich, steriler Bereich), zusammen mit der Umgebungstemperatur während der 3-tägigen Anthese. Die Kurven wurden aus den Mittelwerten von 4 gemessenen Antheseverläufen berechnet. Die grau unterlegten Bereiche kennzeichnen die Nächte. Der durch Thermogenese bedingte Temperaturanstieg am Nachmittag von Tag 2 (Beginn der weiblichen Phase), ist in der roten und blauen Kurve deutlich zu erkennen. Die ungefähre Dauer der weiblichen bzw. männlichen Phase der Infloreszenz wird unter der X-Achse angedeutet.

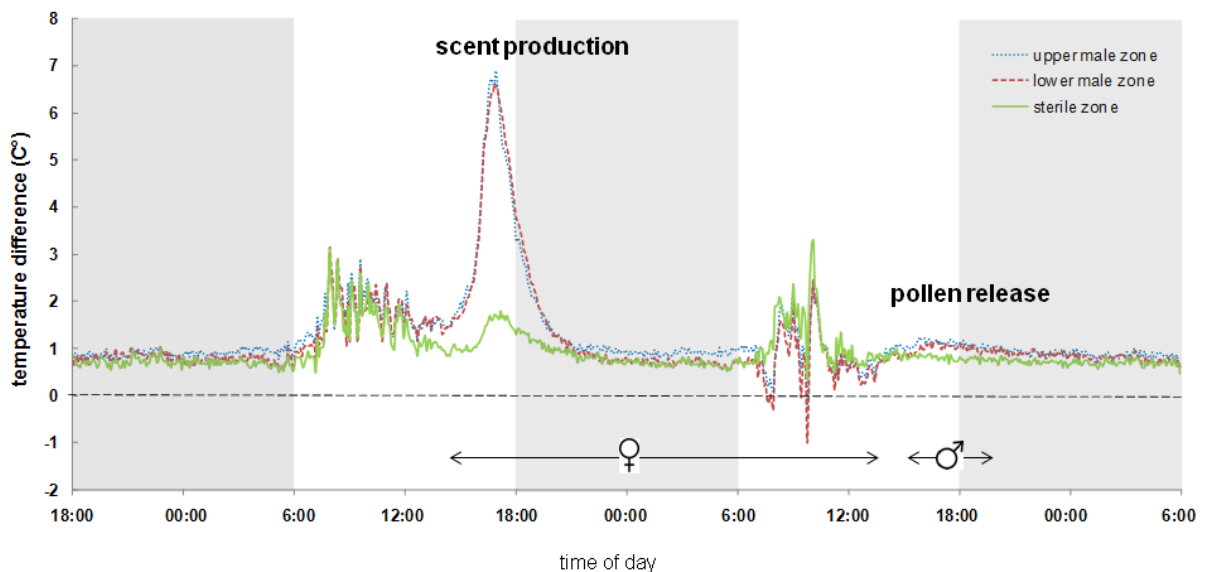


Abb. 4. Temperaturkurven der 3 Messpunkte (oberer- und unterer männl. Bereich, steriler Bereich), als Differenz zur Umgebungstemperatur während der 3-tägigen Anthese. Die Kurven wurden aus den Mittelwerten von 4 gemessenen Antheseverläufen berechnet. Die grau unterlegten Bereiche kennzeichnen die Nächte. Der durch Thermogenese bedingte Temperaturanstieg am Nachmittag von Tag 2 (Beginn der weiblichen Phase), ist in der roten und blauen Kurve deutlich zu erkennen. Die ungefähre Dauer der weiblichen bzw. männlichen Phase der Infloreszenz wird unter der X-Achse angedeutet.

## Blütenbesucher:

Tiere aus unterschiedlichen Ordnungen der Insekten und der Spinnentiere wurden als Blütenbesucher dokumentiert. Jede Art besucht die Infloreszenz zu einer bestimmten Zeit der Anthese (Tab. 2) und zeigt ein spezifisches Verhalten.

**Tab. 2. Die 4 Tage der Anthese mit den Hauptereignissen und den Blütenbesuchern der einzelnen Tage, aufgeteilt in 3 Zeitperioden (vormittags, nachmittags, nachts).**

Zeit:	1.Tag	2.Tag	3.Tag	4.Tag
8-12	Spatha geschlossen	Spatha geöffnet, kein Duft, keine Besucher,	Kein Duft, Cyclocephala im Kessel	Cyclocephala ist weg, Spatha fast ganz geschlossen
13-18	Spatha beginnt Öffnung	Erste Besucher: Drosophila, Chalcidoidea, Dermaptera	Kein Duft, Pollenausstoß, männl. Phase, Cyclocephala im Kessel	Spatha schließt sich noch mehr, fast alle Besucher weg
18-2	Spatha geöffnet, kein Duft, keine Besucher	Duft beginnt, weibl. Phase, weitere Besucher Cyclocephala, Miridae, weitere Coleoptera	Kein Duft, Pollenausstoß, Cyclocephala verlässt den Kessel, Spatha schließt sich	Spatha ganz geschlossen

Alle Besucher bis auf zumindest zwei Fliegenarten aus der Familie Tephritidae und Ameisen der Gattung *Crematogaster*, treffen erst ein wenn sich die Infloreszenz geöffnet hat.

Die dokumentierten Tiere werden in **häufige** (regelmäßig gesichtet) und **seltene Blütenbesucher** (einmalig oder selten gesichtet) unterteilt. Die häufigen Blütenbesucher werden nach ihrer Ankunftszeit, vor- bzw. nach der Spathaöffnung, eingeteilt. Die Tiere, die nach der Spathaöffnung erscheinen, werden wiederum nach ihrer Ankunftszeit vor- bzw. nach Einbruch der Dunkelheit, eingeteilt.

## **Häufige Blütenbesucher:**

### Vor der Spathaöffnung:

Tephritidae, (Diptera): Ab dem ersten Erscheinen der Infloreszenzen zwischen den obersten Blättern, bis kurz vor der Öffnung der Infloreszenzen, konnten weibliche Fliegen von zwei Arten, zu verschiedenen Zeiten unter Tags beobachtet werden. Das Verhalten der größeren, etwa 5-7mm großen, und häufigeren der beiden wurde dokumentiert. Die schwarz-rote Fliege landet auf den Blättern von *D. aurantiaca* oder direkt auf den geschlossenen Infloreszenzen. Während sie auf den langen kreisrunden Infloreszenzen herumläuft zeigt sie ein für die Familie Tephritidae typisches langsames Drehen der Flügel. Kurz darauf beginnt sie mit der Eiablage, wobei sie sich so platziert, dass sie an der Stelle, wo sich die zusammengerollte Spatha überlappt, sitzen bleibt. Dann dreht sie ihr Abdomen unter ihrem Körper nach vorne, stülpt einen verlängerten Legeapparat aus

und inseriert diesen unter den überlappenden Teil der Spatha (Abb. 5a). Dabei werden weiße, etwa 1mm lange Eier abgelegt (Abb. 5b). Diesen Vorgang wiederholt sie mehrmals, wobei sie den Ablageort oder die Infloreszenz durchaus wechselt. Die Aufenthaltsdauer der Fliegen dauert meist nur einige Minuten bevor sie wieder wegfliegt. Meist wurde nur eine Fliege pro Pflanze bei diesem Verhalten beobachtet. Selten kam es vor, dass 2 Fliegen gleichzeitig Eier ablegten. Es konnten ausschließlich Weibchen beobachtet werden und es kam zu keiner einzigen Paarung auf der Pflanze. Die Fliegen wurden ausschließlich vor Beginn der Anthese an den Infloreszenzen beobachtet. Jede untersuchte Infloreszenz zeigt eine Vielzahl von abgelegten Eiern entlang der gesamten Überlappungszone. Dieselbe Fliege wurde auch an *Philodendron grandipes* bei der Eiablage beobachtet und die typischen Eier und später Larven und Puppen (Fig. 5c) wurden bei allen Infloreszenzen weiterer *Dieffenbachia* und *Philodendron* Arten gefunden (*D. oerstedii*, *P. pterotum*, *P. auriculatum*, *P. microstictum*). Die Entwicklung der Larven und Puppen (Abb. 5c) wird weiter unten beschrieben.

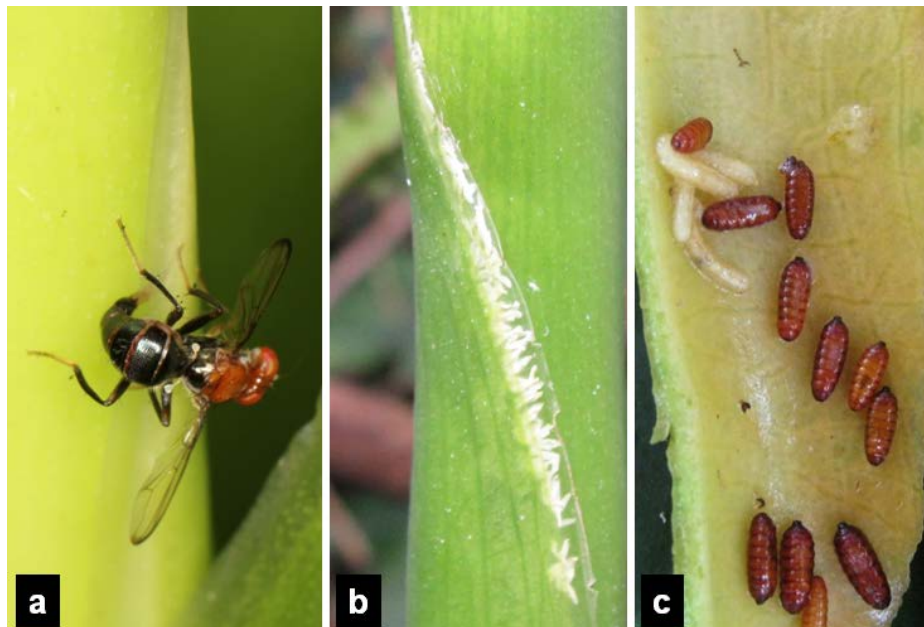


Abb. 5. 5a. Tephritidae Weibchen bei der Eiablage unter die zusammengerollte Spatha. 5b. Abgelegte Eier am Rand der Überlappungszone der zusammengerollten Spatha. 5c. Larven und Puppen der Tephritidae, an die Innenseite der Spathawand angeheftet.

*Crematogaster*, (Hymenoptera): Diese 1-2mm großen, hellbraunen Ameisen konnten vielfach dabei beobachtet werden wie sie die Eier der Tephritidae zwischen der Spatha wieder herauszogen. Dabei treten sie in Gruppen von 5-10 Arbeiterinnen unter Tags auf und halten sich oft mehrere Stunden auf den geschlossenen Infloreszenzen auf.

#### Nach der Spathaöffnung:

Die Spatha benötigt etwa einen Tag um sich zu öffnen. Am 1.Tag der Öffnung wurden weder nachmittags, abends noch nachts, Besucher gesichtet. Ab dem 2.Tag der Anthese bis zum 4.Tag konnten diverse Insekten und Spinnentiere beobachtet werden. Die

Ankunft der Tiere beschränkt sich auf den 2.Tag, bevor, während und nach Beginn der Duftproduktion. Die ersten Besucher erscheinen am frühen Nachmittag und gehören zu den Ordnungen Diptera, Hymenoptera und Dermaptera.

Vor Einbruch der Dunkelheit:

*Drosophila cf. castanea*, (Diptera): Diese etwa 3-5mm große, schwarze Fliegenart mit leuchtend roten Augen (Abb. 6a), ist meist der erste Besucher am frühen Nachmittag von Tag 2 der Anthese. Sie erscheint lange bevor noch ein Duft spürbar ist. Es wurden zwischen 1 und 6 Fliegen gleichzeitig auf einer Infloreszenz beobachtet. Die Fliegen bewegen sich hauptsächlich am Spadix, wobei sie sich im Kessel zwischen und auf den weiblichen Blüten aufhalten. Die offensichtlich ausschließlich weiblichen Individuen legen Eier in die weiblichen Blüten ab. Dabei verlängert sich ihr Abdomen und sie inserieren ihren Legeapparat relativ tief in die weichen, feuchten, gelben Narben. Die weißen, etwa 1mm großen Eier sind leicht erkennbar (Abb. 6b). Pro Blüte werden in etwa 1-3 Eier abgelegt. Die Fliegen zeigen ein eher träges Verhalten und bleiben oft mehrere Stunden vor Ort. Es kommt vor, dass die Fliegen die ganze Nacht in der Infloreszenz verbringen. Teilweise wurde diese Fliegenart auch noch am 3.Tag der Anthese beobachtet, wobei sie jedoch nicht mit den männlichen Blüten in Kontakt kamen. Eine Nahrungsaufnahme konnte nicht beobachtet werden. Die Entwicklung der Larven und Puppen (Abb. 6c) wird weiter unten beschrieben.

Chalcidoidea, (Hymenoptera): Gleichzeitig, oder auch vor Ankunft der *Drosophila* Fliegen finden sich 2-3mm große, schwarze Erzwespen ein (Abb. 6d). Es wurden 1-6 Wespen gleichzeitig in Infloreszenzen beobachtet. Diese Tiere halten sich hauptsächlich am sterilen und am weiblichen Teil des Spadix auf. Sie bewegen sich sehr langsam und laufen die meiste Zeit zwischen den weiblichen Blüten umher. Trotz intensiver Beobachtungen konnte bis jetzt nicht sicher festgestellt werden, ob und wo Eier abgelegt werden. Die Wespen konnten bei keiner Nahrungsaufnahme beobachtet werden. Die Aufenthaltsdauer der Wespen beträgt mehreren Stunden und oft bis zum nächsten Tag. Die Tiere wurden sowohl am 2.Tag als auch am 3.Tag der Anthese in den Infloreszenzen gesichtet. Es wurden keine Pollenkörner auf den Tieren gefunden und sie wurden nie in Kontakt mit den männlichen Blüten beobachtet.

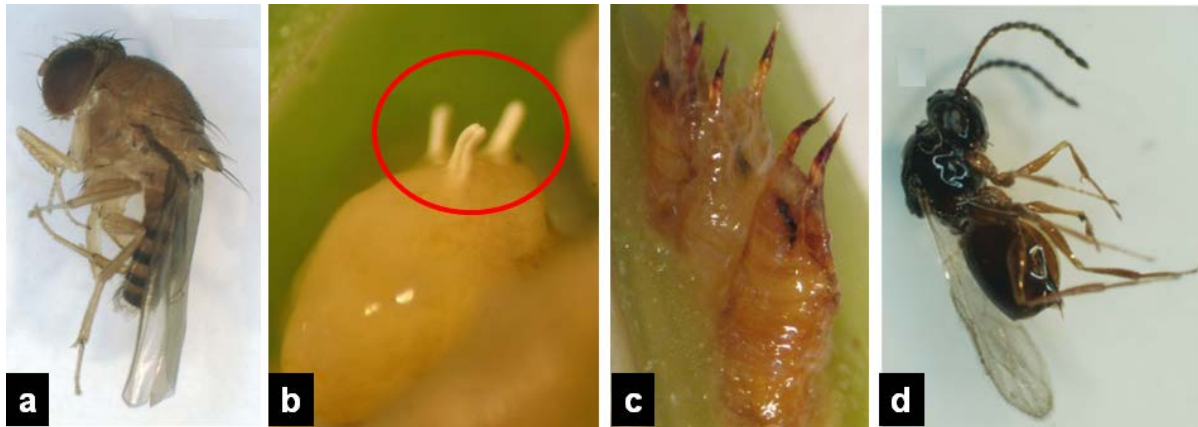


Abb. 6. 6a. *Drosophila* cf. *castanea* 6b. In eine feuchte Narbe abgelegte Eier 6c. Puppen mit den charakteristischen „Hörnern“, in der Spathawand steckend. 6d. Chalcidoidae mit sichtbarem kurzem Legebohrer am Abdomen.

(Dermaptera): Im Laufe des Nachmittags und auch noch nach Einbruch der Dunkelheit besucht eine Art von Ohrwürmern die Infloreszenz. Sie haben eine Länge von etwa 10-15mm und sind schwarz-gelb-braun gefärbt (Abb. 7a). Es konnten 1-4 dieser Tiere gleichzeitig in Infloreszenzen beobachtet werden, wobei sie an Tag 2 als auch an Tag 3 als Besucher auftreten. Sie halten sich über mehrere Tage in den Infloreszenzen auf, wobei nicht sicher ist ob es sich dabei immer um dieselben Individuen handelt. Manchmal wurden in derselben Infloreszenz an Tag 3 mehr Individuen als an Tag 2 gesichtet. Das heißt es herrscht ein Kommen und Gehen dieser Tiere an zwei Tagen der Anthese. Alle beobachteten Tiere waren Weibchen, was an den Zangen am Abdomen erkennbar ist. Sie bewegen sich über alle Teile der Infloreszenz und kommen dabei sowohl mit den weiblichen als auch mit den männlichen Teilen in Berührung. Trotzdem konnten keine nennenswerten Mengen an Pollenkörnern auf den Tieren festgestellt werden. Ohrwürmer wurden beim Fressen von Tephritidae Eiern, Pollenkörnern (Abb. 7a) und Staminodien beobachtet. Es konnte nicht beobachtet werden, ob die Insekten angefliegen kommen oder ob sie nur über die Blätter von Nebenpflanzen gekrabbelt sind. Bei vermehrtem Auftreten dieser Tiere kommt es vor, dass der gesamte Pollen in der Nacht des dritten Tages aufgefressen wird. Dieselben Ohrwürmer wurden auch in Blütenständen von *D. oerstedii*, *P. grandipes*, *P. pterotum*, *P. auriculatum* (Abb. 7b), *P. microstictum*, *Carludovica drudei* und *Tetrathylacium macrophyllum* beobachtet.

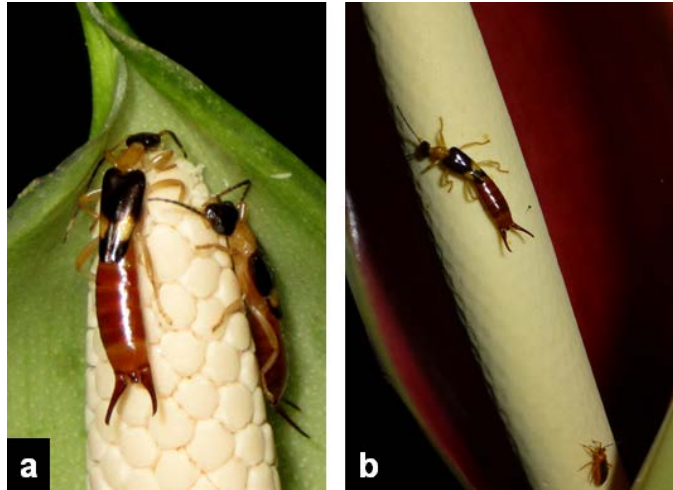


Abb. 7. Zwei Weibchen der besagten Dermaptera Art beim Fressen des gerade austretenden Pollens von *D. aurantiaca*. (7a), und am Spadix von *Philodendron auriculatum* (7b).

#### Nach Einbruch der Dunkelheit:

Mit Einbruch der Dunkelheit kommt es nicht zwingend zu weiteren Besuchen anderer Arten, was sich jedoch mit zunehmender Duftproduktion plötzlich ändert. Zwischen 18:15 und 18:45 kommt es schlagartig zu einer massiven Zunahme des Blütenduftes und einem damit einhergehenden Erscheinen von Insekten aus den Ordnungen Hemiptera und Coleoptera. Zusammen mit Coleoptera Arten erscheinen unbestimmte Milbenarten.

*Neella floridula*, Miridae, (Hemiptera): Adulttiere beider Geschlechter dieser 5mm großen, schwarz-orange gestreiften Weichwanzenart fliegen an, sobald ein Duft für die menschliche Nase erkennbar wird und lassen sich auf der Spatha, dem männlichen Spadixbereich und auf nahe gelegenen Blättern nieder. *Neella floridula* ist ein zuverlässiger Besucher von *D. aurantiaca* und konnte an jeder Infloreszenz mit einer Anzahl von 1 – über 100 Individuen beobachtet werden (Abb. 8a). Ausnahmen sind bei starkem Regen zur Zeit des Duftausstoßes zu vermerken. Die Ankunft beschränkt sich eindeutig auf Tag 2 der Anthese wobei die Tiere oft bis zum Ende der Anthese auf der Infloreszenz verharren. Es werden jedoch immer weniger Individuen, je länger der Duftausstoß her ist. Somit ist an Tag 3 stets nur ein Bruchteil der Tiere von Tag 2 an der Infloreszenz zu sehen. Die Insekten paaren sich auf der Infloreszenz (Abb. 8b) und inserieren ihr Mundwerkzeug (Rostrum) zwischen und in die männlichen Blüten um Phloemsaft aus dem Inneren des Spadix aufzunehmen (Abb. 8c). Es wurde nie beobachtet, dass sie in den Blütenkessel vordringen wo sie mit den weiblichen Blüten in Kontakt kommen würden. Wenn sie sich doch einmal zumindest im Bereich des Kesseleinganges aufhalten, dann meistens an der Innenseite der Spatha und nicht am Spadix. Obwohl die Tiere stets am männlichen Teil sitzen, wird dieses Verhalten mit Beginn des Pollenausstoßes seltener und die Tiere kommen selten mit den Pollenfäden in Berührung. Es konnte auch an Tieren die an Tag 2 angefliegen sind, keine Pollenkörner gefunden werden. *Neella floridula* besucht neben *D. aurantiaca* weitere Araceae im Untersuchungsgebiet (*D. oerstedii*, *P. grandipes*, *P. pterotum*, *P. auriculatum*, *P.*

*microstictum*), ist aber an deren Infloreszenzen nicht in so einer hohen Individuendichte zu finden (Abb. 8d).

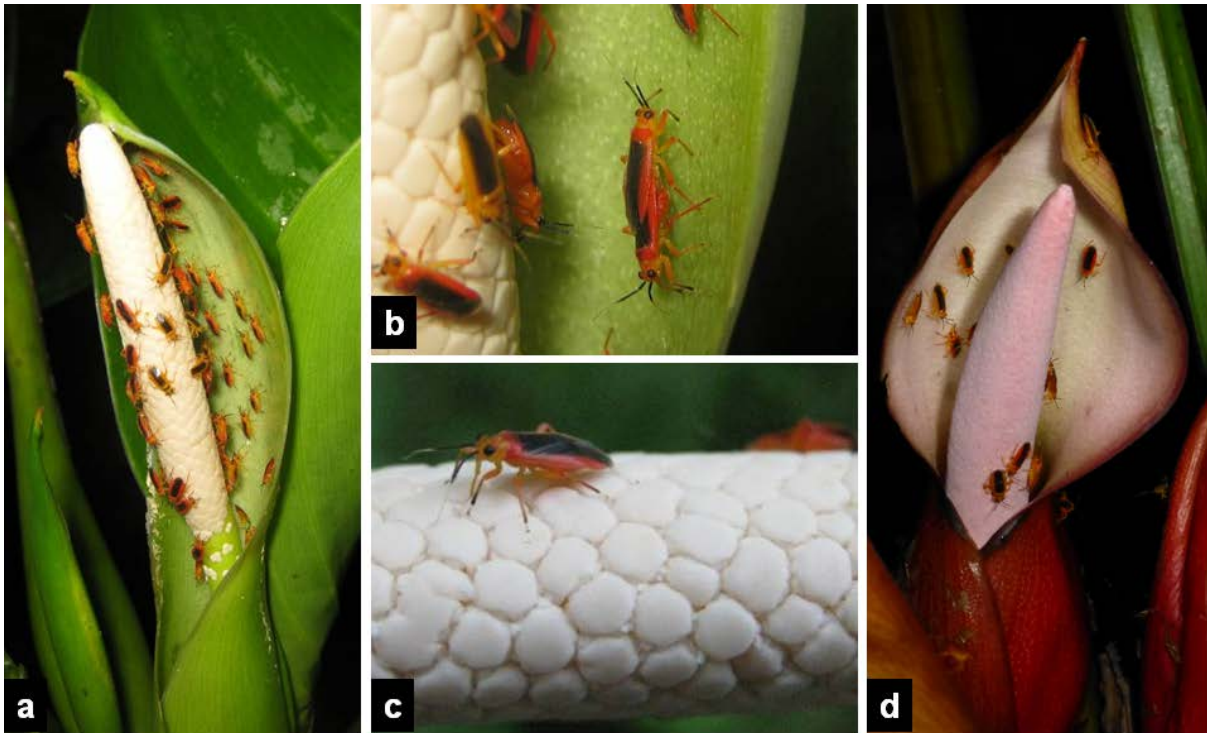


Abb. 8. 8a. Zahlreiche Miridae, (*Neella floridula*), besiedeln die Spatha und den männl. Bereich des Spadix von *D. aurantiaca* in der 2. Nacht der Anthese. Dabei paaren sie sich (8b), und saugen mit dem Rostrum zwischen den männl. Blüten (8c). *Neella floridula* wurde unter anderem auch an blühenden Infloreszenzen von *Philodendron grandipes* gesichtet (8d).

*Cyclocephala*, Scarabeidae, (Coleoptera): Zwei Arten, *Cyclocephala amblyopsis* und *C. gravis* besuchen ab Beginn der Duftproduktion die Infloreszenz (Abb. 9a, b). Beide Arten sind etwa 15-20mm lang, und etwa 1cm breit, wobei *C. amblyopsis* etwas größer als *C. gravis* ist. Die 2 Arten können an der typischen Färbung leicht auseinander gehalten werden. Sie haben beide eine hellbraune Grundfärbung, wobei *C. amblyopsis* etwas dunkler ist und zwei markante längliche schwarze Flecken am Pronotum trägt. *C. gravis* besitzt ein komplett weinrotes Pronotum. Männchen beider Arten können an den hakenartig verlängerten Vordertarsen von den Weibchen, die dieses Merkmal nicht besitzen, unterschieden werden (Abb. 9a). Die Käfer fliegen in kreisenden Bahnen um die Infloreszenz und landen schließlich am oberen Teil der Spatha oder des Spadix. Anschließend krabbeln sie sofort in den Blütenkessel wo sie an den Staminodien fressen und sich paaren. Da bei Anwesenheit dieser Käfer meist ein Großteil bis alle Staminodien bis auf den Grund abgefressen werden, kann man auch nach deren Verlassen feststellen ob sie die Infloreszenz besucht haben. In den meisten Fällen bleibt ein Käfer ungefähr 24 Stunden in der Infloreszenz und verlässt sie erst nach Eintreten der männlichen Phase, wenn sich die Spatha wieder zu schließen beginnt. In Einzelfällen verlassen Käfer die Infloreszenz gleich wieder am selben Abend oder sie verweilen bis zu Tag 4 der Anthese.



Um die Infloreszenz zu verlassen, klettern die Käfer stets den gesamten Spadix nach oben und kommen mit der Bauchseite in Kontakt mit dem Pollen (Abb. 9d, e, f). Dort verweilen sie, paaren sich und fressen gelegentlich Pollen (Abb. 9d, e). Um wegzufiegen klettert der Käfer an die Spitze des Spadix, spreizt seine Flügel ab und fliegt davon. Es konnten große Pollenmengen an Käfern festgestellt werden, die am 2.Tag der Anthese angefliegen kamen. Mit diesem Pollen am Körper kamen sie auch in Kontakt mit den rezeptiven weiblichen Blüten. Im Jahr 2010 wurden 2 von 5 untersuchten Infloreszenzen von *Cyclocephala* Käfern besucht. In Infloreszenz 1 waren 4 Individuen von *C. gravis* (3 Männchen und 1 Weibchen). In Infloreszenz 2 befand sich ein Pärchen von *C. amblyopsis*. Im Jahr 2011 wurden von 29 täglich kontrollierten Infloreszenzen 9 von Käfern besucht. Dabei konnten insgesamt 10 Käfer beobachtet werden (2 *C. gravis*, 8 *C. amblyopsis*). Das Maximum an Käfern in diesem Jahr war 2 in einer Infloreszenz. Dies ergibt einen Mittelwert von 0,3 Käfern pro Infloreszenz (n=29). In keinem Fall, weder in 2010, noch in 2011 wurden Käfer beider Arten in ein und derselben Infloreszenz gesehen. Individuen beider Arten besuchen auch Infloreszenzen von *D. oerstedii* und *P. grandipes*. Laufexperimente mit 5 Käfern ergaben, dass die Käfer auf der Innenseite der Spatha klettern können ohne Abzurutschen. In 2 Versuchen, bei denen der Spadix entfernt wurde, konnten die Käfer auch ohne dessen Hilfe den Kessel verlassen.

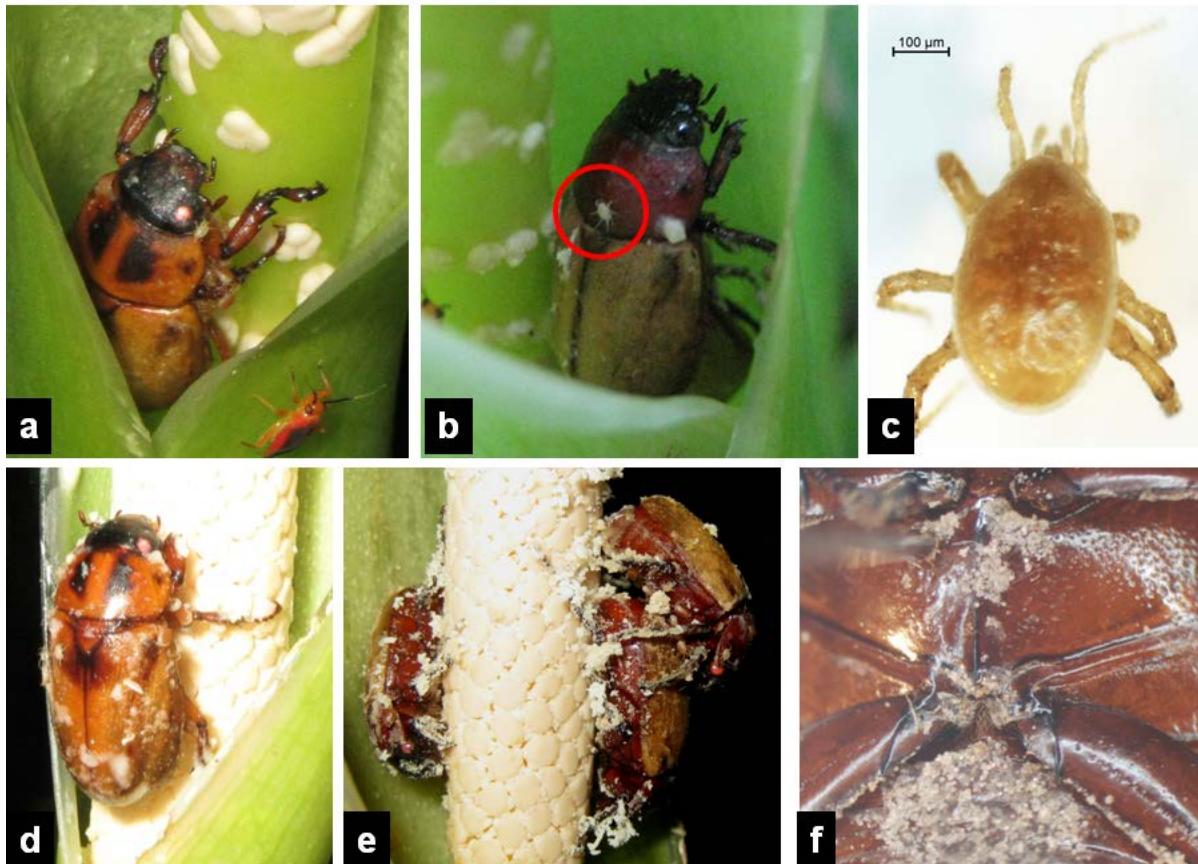


Abb. 9. *Cyclocephala amblyopsis* (9a) und *C. gravis* (9b) im Kessel von *D. aurantiaca* am 2.Tag der Anthese. Zahlreiche Milben nutzen die Käfer als Transportmittel (9b, c). Am 3.Tag der Anthese klettern die Käfer auf den mit Pollen übersäten, männlichen Teil des Spadix und beschmieren sich dabei mit Pollen (9d, e). Der Pollen bleibt besonders an der Ventralseite der Käfer gut haften (9f).

Acari, Milben (Arachnida): Zahlreiche 1mm große, unbestimmte Milben in verschiedenen Entwicklungsstadien sitzen auf *Cyclocephala* Käfern und fliegen mit ihnen von Infloreszenz zu Infloreszenz (Abb. 9b, c). In einer Infloreszenz angekommen laufen die Milben vom einen Käferindividuum zum nächsten oder in der Infloreszenz herum. Wenn ein *Cyclocephala* Käfer eine Infloreszenz besucht hat, bleiben stets einige Milben zurück. Die Milben wurden auf keinen anderen Blütenbesuchern gesichtet. Da die Milben sich hauptsächlich auf den mit Pollen eingeschmierten Käfern aufhalten, kommen sie zwangsläufig auch mit Pollen in Kontakt. Die Milben berühren beim Herumlaufen zwischen den weiblichen Blüten auch die Narben. Ob die Milben tatsächlich groß genug sind um Pollen zu transportieren konnte nicht beobachtet werden.

Nitidulidae (Coleoptera): 5mm lange, hellbraune Käfer aus der Familie Nitidulidae (maximal 6 Individuen pro Infloreszenz) wurden mehrfach nach Eintreten des Duftausstoßes in Infloreszenzen gefunden (Abb. 10a). Die Käfer halten sich zwischen den weiblichen Blüten auf und können leicht übersehen werden. Sie wurden beim Fressen der Staminodien und von Fliegenlarven und deren Eiern beobachtet. Die Käfer wurden nicht beim Fressen von Pollen am männlichen Teil des Spadix gesehen und es wurden auch keine Pollenkörner am Körper der Tiere gefunden. Ähnliche Nitidulidae konnten auch in

Infloreszenzen von *D. oerstedii*, *P. grandipes*, *P. pterotum*, *P. auriculatum*, *P. microstictum* gefunden werden. Ob es sich dabei um dieselbe Art handelt wurde nicht untersucht.

Die bis hierher beschriebenen Blütenbesucher treten mit einer gewissen Regelmäßigkeit an den Infloreszenzen auf, auch wenn nicht jede Infloreszenz immer von allen genannten Tieren gleichzeitig besucht wird. Dennoch kann es vorkommen, dass alle Besucher gleichzeitig und in großen Zahlen präsent sind. Im Folgenden werden Tiere genannt die sehr unregelmäßig oder überhaupt nur in Einzelfällen dokumentiert wurden.

### **Seltene Blütenbesucher:**

Staphylinidae (Coleoptera): In Einzelfällen konnten etwa 3-5mm lange, sehr flache, rot-schwarze Käfer aus der Familie der Kurzflügler (Staphylinidae) in Infloreszenzen beobachtet werden (Abb. 10b). Die Besuche dieser Tiere waren besonders am Rande der großen *D. aurantiaca* Population auffällig. Die Käfer laufen im Blütenkessel schnell umher, doch konnten sie bei keiner Art der Nahrungsaufnahme beobachtet werden. Sie verweilen mehrere Tage in der Infloreszenz und konnten auch noch nach Tag 4 beim Verlassen der bereits völlig geschlossenen Spatha beobachtet werden. Durch ihre flache Körperform ist es den Insekten möglich durch sehr kleine Öffnungen zwischen der zusammengerollten Spatha durchzuschlüpfen. Die Tiere wurden auch in Infloreszenzen von *Philodendron auriculatum* gesichtet.

Hydrophilidae (Coleoptera): In Einzelfällen wurden 3-5mm lange, rundliche, rot-schwarze Wasserkäfer beobachtet (Abb. 10c). Sie zeigen ein ähnliches Verhalten wie die besuchenden Staphylinidae und konnten auch in größeren Zahlen von 1-6 Individuen beobachtet werden. Ähnliche Käfer wurden auch in einer unbestimmten *Philodendron* Art gesichtet.

Pseudoscorpiones (Arachnida): In einem einzigen Fall wurde ein unbestimmter Pseudoskorpion in einer Infloreszenz von *D. aurantiaca* beobachtet (Abb. 10d). Keine weiteren Angaben zum Verhalten konnten dokumentiert werden.

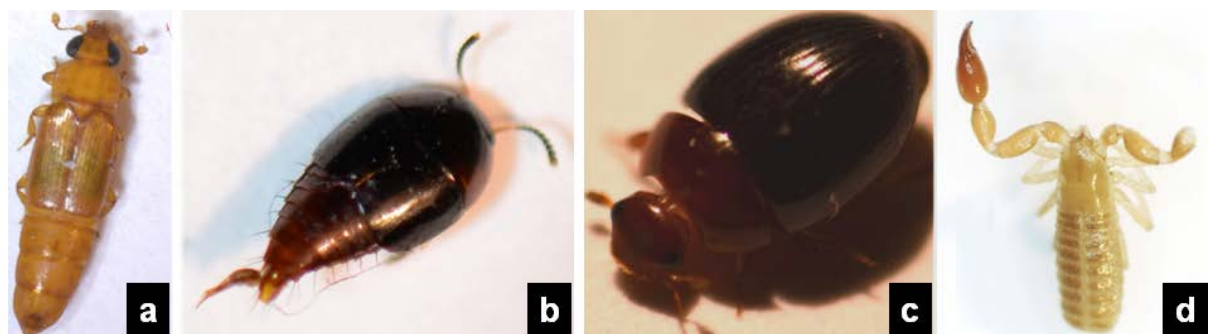


Abb. 10. Weitere Blütenbesucher von *D. aurantiaca*: 10a. Nitidulidae; 10b. Staphylinidae; 10c. Hydrophilidae; 10d. Pseudoscorpiones.

Orthoptera: In zwei Fällen wurde je eine unbestimmte Langfüßlerheuschrecke dabei beobachtet wie sie in der Nacht des 3. Tages auf dem männlichen Teil des Spadix saß und Pollen verzehrte.

Jagdspinnen (Arachnida): Unbestimmte Jagdspinnen halten sich vermehrt am Außenrand oder am Stiel der Infloreszenz auf. In Einzelfällen wurden Spinnen auch an der Innenseite der Spatha gesichtet. Es konnten keine direkten Angriffe auf Blütenbesucher beobachtet werden.

Frösche: In einem Fall konnte ein kleiner unbestimmter Frosch dabei beobachtet werden wie er Weichwanzen jagte.

In Abb.11 werden die elf häufigsten Blütenbesucher im direkten Größenvergleich nebeneinander abgebildet

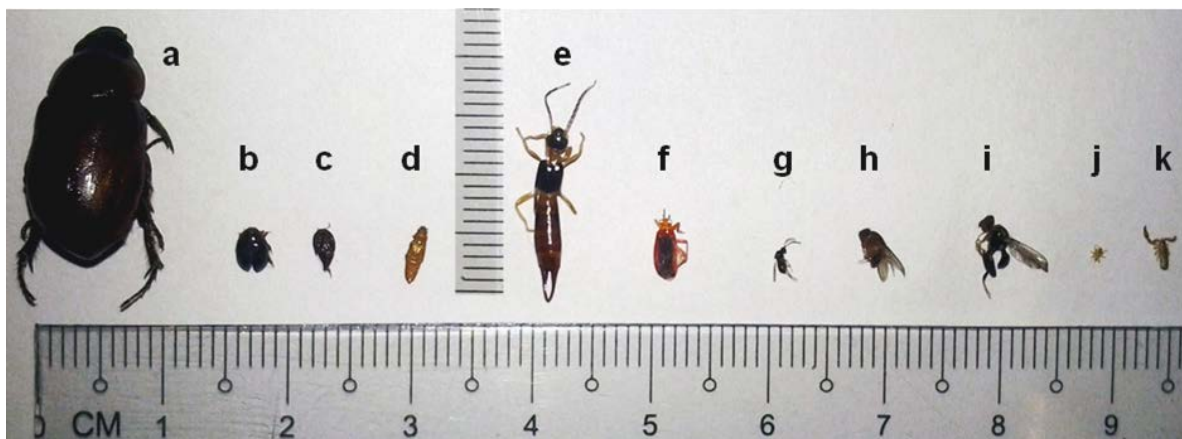


Abb. 11. Die elf häufigsten Blütenbesucher von *D. aurantiaca* im direkten Größenvergleich: a. *Cyclocephala amblyopsis*; b. Hydrophilidae; c. Staphylinidae; d. Nitidulidae; e. Dermaptera; f. *Neella floridula*; g. Chalcidoidea; h. *Drosophila cf. castanea*; i. Tephritidae; j. Acari; k. Pseudoscorpiones.

### Bewohner der Infrukteszenz:

Am 4.Tag der Anthese schließt sich die Spatha fest um den Spadix und die darauf sitzenden Blüten. Von diesem Tag an, beginnen die männlichen Blüten am oberen Teil des Spadix zu mazerieren. Die Konnektive zusammen mit dem übriggebliebenen Pollen werden weich und schleimig. Dasselbe passiert mit den Resten der Staminodien am sterilen Teil und am weiblichen Teil des Spadix. Auch die kurzen Griffeln und die darauf sitzenden Narben der weiblichen Blüten werden schleimig und mazerieren. Dadurch entsteht im gesamten Inneren der Spatha ein flüssiges Milieu welches bereits nach kurzer Zeit sehr übel zu riechen beginnt. Im Laufe der Fruchtentwicklung schreitet die Mazeration weiter fort, und der Gestank wird immer stärker. In diesem nach außen abgeschlossenen, feuchten und engen Raum tummeln sich zahlreiche Fliegenmaden und fressen das sich zersetzende Material. Die Maden halten sich vermehrt im oberen, männlichen Bereich auf und bohren sich durch die männlichen Blüten und durch den Spadix. Im unteren, weiblichen Teil, fressen sie zwar auch an den mazerierenden Blütenteilen, durchbohren jedoch so gut wie nie den Spadix mit den darauf sitzenden

Karpellen, sofern eine Befruchtung erfolgt ist. Nach einigen Wochen bis kurz vor der Fruchtreife wird der Innenraum jedoch immer trockener, das mazerierte Material ist nicht mehr sichtbar und der Gestank verschwindet. Wenn die Früchte reif sind, und sich die Infrukteszenz öffnet sind keine Spuren mehr des vorher flüssigen Milieus zu erkennen. Wenn sich keine Früchte entwickeln, durchbohren die Larven auch den unteren, weiblichen und den sterilen Teil des Spadix, welcher schließlich nach ca einem Monat abfällt. Es handelt sich bei den Fliegenmaden um die Larven der weiter oben erwähnten zwei Dipterenarten, *Drosophila cf. castanea* und einer unbestimmten Tephritidae. Die Larven der beiden Dipterenarten sehen äußerlich fast identisch aus (weiße, etwa 5mm lange augen- und beinlose Maden), unterscheiden sich aber in ihrer Entwicklungsdauer und dem Ort der Verpuppung deutlich.

#### *Drosophila cf. castanea*:

Die Larvalentwicklung dieser Taufliegenart ist nach wenigen Wochen abgeschlossen. Zu dieser Zeit herrscht meist noch ein flüssiges Milieu im Inneren der Infrukteszenz. Kurz vor der Verpuppung beginnen die Larven die Innenseite der Spatha anzubohren. In der etwa 5mm dicken Spathawand steckend beginnen sie sich zu verpuppen. Bis dahin wurde die Spatha noch nicht vollständig durchbohrt. Die Puppen sind an zwei nach vorne hin abstehenden „Hörnern“ leicht zu erkennen (Abb. 6c). Durch eine kontinuierliche Drehbewegung bohren sich die Puppen nun vollständig durch die Spathawand. Erst wird von außen ein bräunlicher Kreis sichtbar, an dessen Rändern kurz darauf die Spitzen der Hörner durchbrechen (Abb. 13a, b). Dies wird wiederholt bis eine kreisrunde Öffnung „ausgestanzt“ wurde, deren Inneres stark mazeriert. Die Puppen bewegen sich weiter nach außen bis sie nun zur Hälfte in der Spathawand stecken und herausragen. Dieser Vorgang ist nach wenigen Tagen abgeschlossen und die adulten Fliegen schlüpfen kurz darauf aus den Puppenhüllen, welche meistens in der Spathawand zurückbleiben. Die zurückbleibenden Löcher sind vermehrt im Übergangsbereich zwischen sterilem und männlichem Teil des Spadix und im gesamten männlichem Teil zu finden. Es entsteht dadurch eine durchaus beachtliche Zerstörung der Infrukteszenz. Durch die Durchlöcherung dieses Bereiches kommt es sehr oft vor, dass daraufhin der männliche Teil der Infrukteszenz zur Gänze abbricht. Des Öfteren kommt es vor, dass sich die Puppen auch durch den weiblichen Teil bohren. Allerdings nicht durch den Spadix als solches, sondern knapp daneben, wo die Spatha mit dem Spadix verwachsen ist. Meistens sind die entstandenen Löcher vereinzelt und in einer gewissen Entfernung von einander zu finden, und beeinträchtigen die Infrukteszenz als Ganzes nur wenig. Bei großer Anzahl an Fliegenlarven kommt es jedoch immer wieder vor, dass sich mehrere Puppen nebeneinander durchbohren und so große, bis zu mehreren Zentimetern im Durchmesser, mazerierte Stellen entstehen (Abb. 13b).

#### Tephritidae:

Die Larvalentwicklung dieser Fruchtfliegenart nimmt mehr Zeit in Anspruch als die von *Drosophila cf. castanea*, und ist in keinster Weise destruktiv für die Infrukteszenz. Die Verpuppung erfolgt erst wenn das Innere Milieu der Infrukteszenz bereits trocken ist, was mehrere Monate dauern kann. Die Larven suchen einen trockenen Platz innerhalb der

Infloreszenz auf, um sich zu verpuppen. Die dunkelbraunen, tönchenförmigen Puppen sind in den meisten Fällen zwischen den zwei sich überlappenden Spathawänden zu finden. Dort warten sie in einer Art Ruhephase bis zum Zeitpunkt der Fruchtreife (Abb. 5c). Erst wenn die Spatha sich öffnet schlüpfen die Fliegen aus. Dabei wird das vordere Ende der Puppenhülle aufgeklappt. Die Puppenhülle bleibt an der Stelle der Verpuppung haften. Bei der eben beschriebenen Art der Verpuppung entstehen keine sichtbaren Schäden an der Spathawand (Abb. 13c).



Abb. 13. 13a. Puppen von *Drosophila* cf. *castanea*, bohren sich bereits kurz nach der Anthese durch die Spathawand. Dabei bilden sich durch eine Drehbewegung braune Kreise die von den charakteristischen „Hörnern“ verursacht werden. 13b. Große Löcher im weibl. Teil der Infrukteszenz, verursacht durch zahlreiche Puppen von *D. cf. castanea* 13c. Puppen einer Tephritidae Art, die erst schlüpfen wenn sich die Infrukteszenz zur Fruchtreife öffnet.

Ameisen: In manchen Fällen werden die trockenen Infrukteszenzen von einer nicht identifizierten Ameisenart besiedelt. Dabei werden die von *Drosophila* cf. *castanea* gebohrten Löcher als Eingänge benutzt. Larven und Puppen der Ameisen befinden sich zwischen den heranreifenden Früchten. Die Ameisen richten keinen ersichtlichen Schaden an wenn sie in der Infrukteszenz wohnen. Meistens war dies der Fall, wenn Löcher im unteren weiblichen Bereich der Infrukteszenz vorhanden waren, da dann die Flüssigkeit, die sonst länger im Inneren bleibt, herausfließt.

### **Fruchtentwicklung:**

Wenn keine Bestäubung erfolgte, schrumpeln die Karpelle ein und verfärben sich gelblich. War die Bestäubung erfolgreich, bleiben die Karpelle hart und grün. Diesen Vorgang kann man nach etwa einem Monat bereits erkennen. Die Reifung der Früchte dürfte bei *D. aurantiaca* etwa ein Jahr dauern. Dies lässt sich daraus schließen, da reife Infrukteszenzen und in der Anthese stehende Infloreszenzen zur selben Zeit an verschiedenen Pflanzen vorhanden sind. In allen untersuchten Populationen waren im Zeitraum Februar keine sehr viel jüngeren Stadien zu finden. Bei *Dieffenbachia nitidipetiolata* beträgt die Fruchtreife 8 – 11 Monate (Young, 1986), und deckt sich in etwa mit diesen Beobachtungen. Während dieser Zeit verlängert sich die Infrukteszenz etwa um das doppelte der ehemaligen Infloreszenz, wird dicker und robuster und verändert ihre Farbe. Dabei verlängern sich allerdings nur der weibliche Teil und der ehemals sterile Teil der Infloreszenz, da der männliche Teil in den meisten Fällen bereits nach wenigen Wochen abfällt. Die ursprünglich grüne Farbe der Spatha und des Spadix verfärbt sich im Laufe dieses Jahres kontinuierlich in ein sattes grelles Orange (Abb. 12a). Die Oberfläche bleibt wachsüberzogen und erzeugt einen glänzenden Effekt. Die Karpelle bleiben die gesamte Zeit ihrer Entwicklung von der Spatha umschlossen. Sie schwellen an und verfärben sich von Grün über weißlich-gelblich zu einem satten grellen glänzenden Rot (Abb. 12d). Die ovale Frucht enthält einen einzelnen großen Samen und ein sehr dünnes, häutiges Perikarp. Das Perikarp umgibt den gesamten Samen bis auf eine helle runde Stelle an der Spitze, die vom ehemaligen Griffel stammt. Die Früchte erreichen ihre volle Größe von etwa 1cm Länge und 5mm Durchmesser im noch grünen Zustand, und bleiben noch lange grün, während die Spatha bereits orange gefärbt ist. Die Größe der reifen Früchte kann variieren. Meist finden sich Früchte in verschiedenen Größen in derselben Infrukteszenz. Während der gesamten Entwicklung behält die Infrukteszenz die gerade Form der ehemaligen Infloreszenz bei. Meistens biegt sich jedoch der Stiel des Fruchtstandes nach unten, sodass die Infrukteszenz bis zu 90° vom Stiel der Pflanze abstehen kann. Es finden sich jedoch auch Individuen wo alle Infloreszenzen gerade nach oben gerichtet bleiben oder lediglich eine Biegung von 45° erfahren. Mit eintretender Fruchtreife durchläuft die Infloreszenz eine weitere Bewegung indem sie sich kontinuierlich in die Richtung einrollt wo die Spatha mit dem unteren Teil des Spadix verwachsen ist (Abb. 12a). Dabei ist die Seite, an der die Früchte sitzen, nach außen gerichtet. Die orange Spatha, die bis jetzt die Früchte umschlossen hat, beginnt an der Spitze aufzureißen und spaltet sich entlang ihrer Mitte (Abb. 12b-d). Dabei rollt sie sich seitlich ebenfalls nach hinten in Richtung Spadix ein. Dieser Prozess dauert mehrere Tage und die roten Früchte werden kontinuierlich freigelegt und wie auf einem Tablett präsentiert. Die Früchte bleiben stets auf dem Spadix und fallen nicht ab. Es wurden in keinem Fall Früchte am Boden unter der Pflanze gesichtet. Es öffnet sich stets eine Infrukteszenz nach der anderen, wobei es jedoch oft vorkommt, dass nacheinander geöffnete Infrukteszenzen gleichzeitig ihre Früchte präsentieren. Dies liegt an der relativ langen Dauer der Öffnung (3-5 Tage) und hängt von der Geschwindigkeit der Fruchtentnahme ab. Die leeren Fruchtstände bleiben noch lange an der Pflanze (Abb. 12e) und beginnen langsam zu mazerieren bis sie schließlich gelblich werden, schlaff

herunterhängen und abfallen. Nach einem Jahr sind keine Spuren der alten Fruchstände an den Pflanzen sichtbar. Die verschiedenen Stadien der Infrukteszenz und der Vorgang der Öffnung werden in Abb.12 dargestellt.

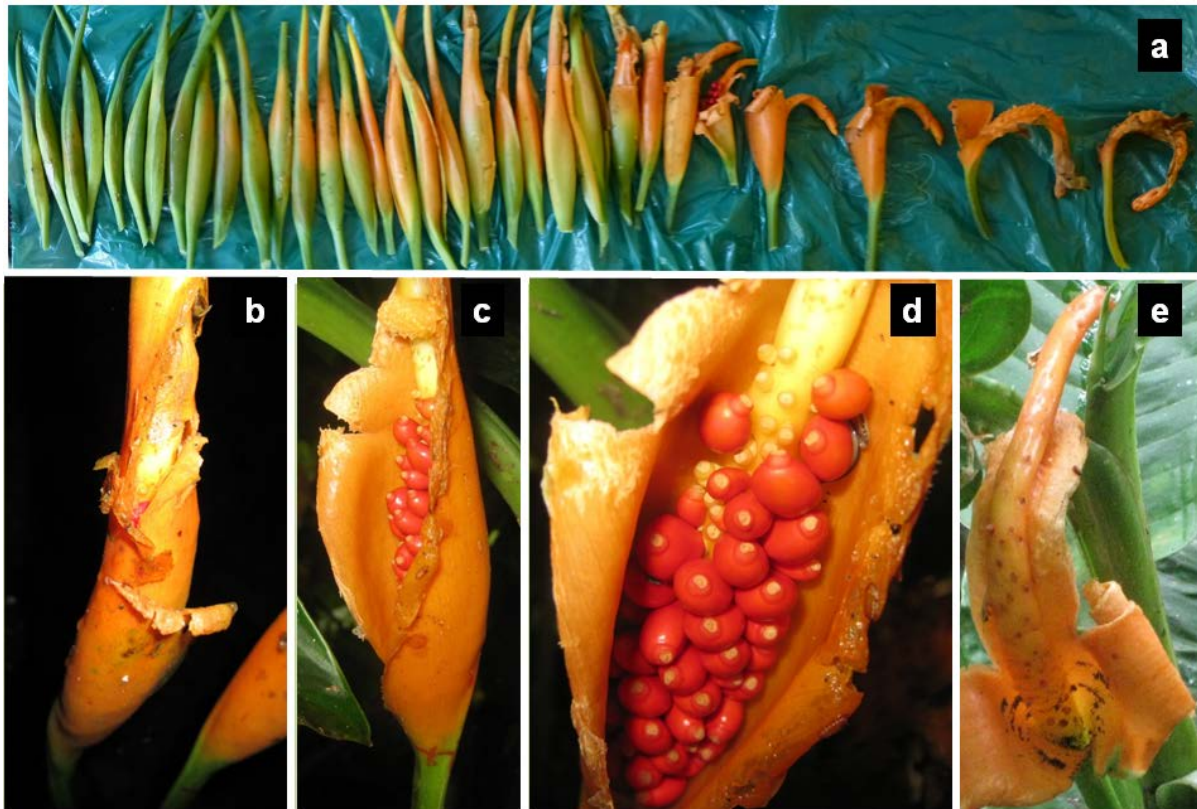


Abb. 12. 12a. Verfärbung der Infrukteszenz von Grün nach Orange und die Biegung bei der Öffnung. 12b-d. Öffnungsvorgang der Infrukteszenz bei dem die roten Früchte präsentiert werden. 12e. Nach wenigen Tagen wurden alle Früchte entnommen; in diesem Zustand bleibt die Infrukteszenz noch bis zu mehreren Wochen an der Pflanze stehen.

### Fruchtentnahme:

Während 58 Beobachtungsphasen konnten 26 Besuche dokumentiert werden. Dabei wurden insgesamt 57 Früchte an 5 verschiedenen Pflanzenindividuen entnommen. Drei Vogelarten (*Manacus aurantiacus*, *Myiozetetes similis*, *Mionectes oleagineus*) und der Helmbasilisk (*Basiliscus basiliscus*) entnahmen Früchte von offenen Infrukteszenzen.

Der häufigste Besucher war *Manacus aurantiacus* (Orange Collared Manakin). Männchen, Weibchen und Jungtiere dieser Vogelart fressen regelmäßige Früchte von *D. aurantiaca*. Während 15 Besuchen wurden insgesamt 21 Früchte entnommen. Die mittlere Dauer der Besuche beträgt 26,8 Sekunden und die mittlere Anzahl der entnommenen Früchte pro Besuch ist 1,4 (Minimum 0, Maximum 3). Von den 15 beobachteten Besuchen fanden 6 während des frühen Morgens statt, 7 während des späten Morgens und 8 am Nachmittag.



*Mionectes oleagineus* (Ochre Bellied Flycatcher) war der zweithäufigste Besucher. Neun Mal wurde dieser Vogel bei der Entnahme von insgesamt 12 Früchten beobachtet, wobei 11 davon am frühen Morgen und eine am späten Morgen entnommen wurden. Die mittlere Aufenthaltsdauer beträgt 7,8 Sekunden und die mittlere Anzahl entnommener Früchte 1,3 (Minimum 0, Maximum 3).

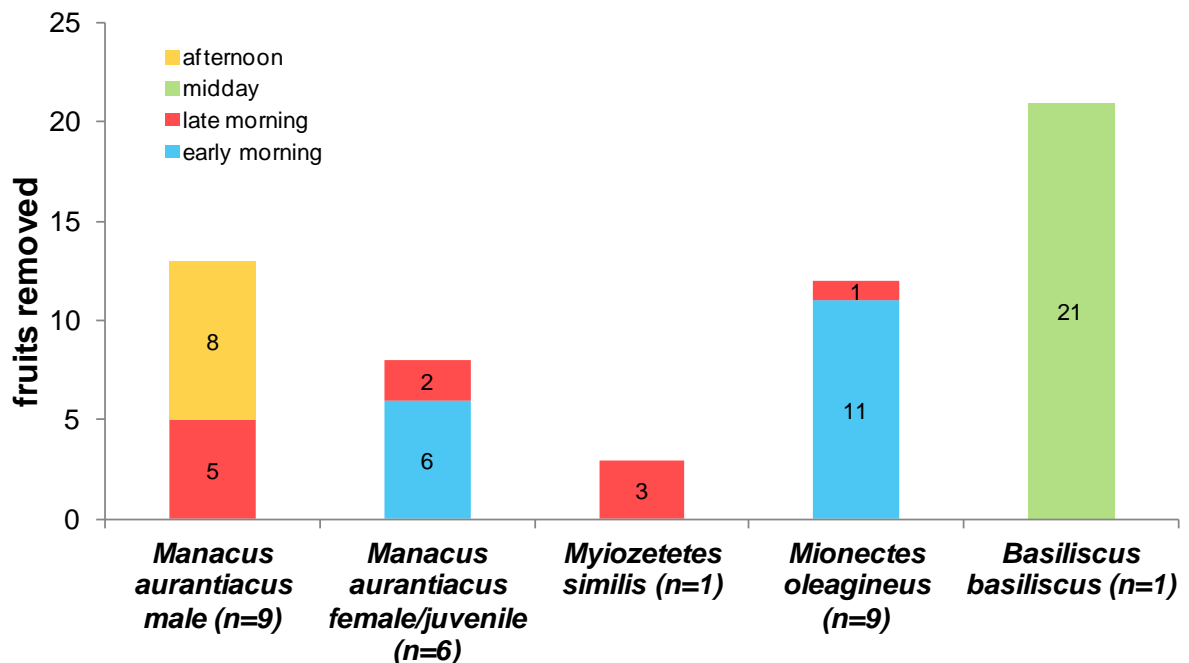
*Myiozetetes similis* (Social Flycatcher) wurde einmal während des späten Morgens bei der Entnahme von 3 Früchten in 19 Sekunden beobachtet.

*Basiliscus basiliscus* (Helmbasilisk) wurde einmal während der Mittagszeit gesichtet. Dabei fraß das Tier 21 Früchte in einer Zeit von 5 Minuten und 40 Sekunden.

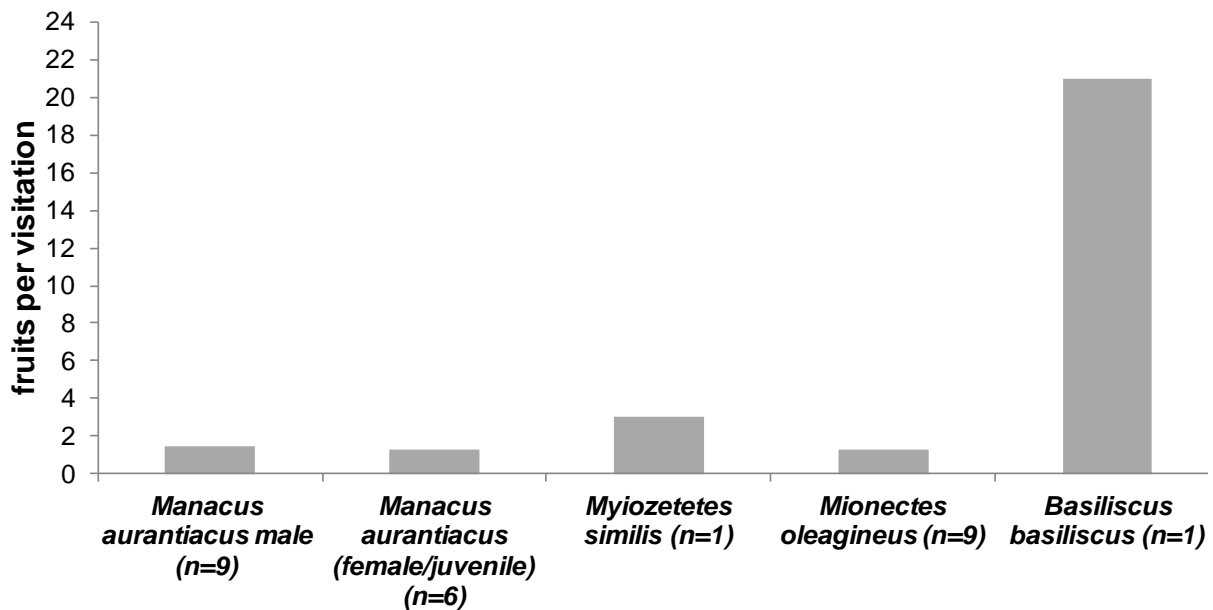
Die totale Anzahl an entnommenen Früchten pro Art während den unterschiedlichen Beobachtungszeiten ist in Tab. 3 zusammengefasst. Die mittlere Anzahl der entnommenen Früchte pro Art und pro Besuch wird in Tab. 4 dargestellt.

In manchen Fällen wurden Schaben, Heuschrecken und Nacktschnecken auf den Früchten beobachtet. Dabei wurden kleine Stücke oder Reste der entnommenen Früchte verzehrt, jedoch keine Samen entnommen.

Tab. 3. Die totale Anzahl der entnommenen Früchte pro Art während den verschiedenen Beobachtungszeiten (früher Morgen, später Morgen, Mittag, Nachmittag).



Tab. 4. Die mittlere Anzahl der entnommenen Früchte pro Art und Besuch.



#### Verhalten bei der Fruchtentnahme:

Alle Besucher verwenden die relativ lange und robuste Infrukteszenz, um sich festzuhalten während die Früchte gefressen werden. Dabei setzen sich die im Verhältnis kleinen Vögel häufig auf den sterilen, fruchtelosen Teil an der Spitze des Spadix. Je nachdem wie weit die Spatha bereits nach hinten aufgerollt ist, bleiben sie dort sitzen oder sie springen in kleinen Sprüngen entlang des Spadix weiter nach hinten um an die Früchte zu kommen. Die einzelnen Besucher zeigen ein mehr oder weniger artspezifisches Verhalten bei der Entnahme der Früchte.

*Manacus aurantiacus* ist sehr schnell und ruckartig in seinen Bewegungen und kontrolliert ständig seine Umgebung, wobei sein kleiner Kopf immer in Bewegung bleibt. Bei der kleinsten Unsicherheit fliegt er wieder weg, auch wenn er noch keine Frucht entnommen hat. Manchmal landet er vorher auf einer Pflanze daneben und prüft erst die Lage, bevor er auf die von ihm ausgewählte Infrukteszenz springt. Dabei sucht er nach geöffneten Infrukteszenzen mit sichtbaren Früchten. Die Früchte sind für seinen Schnabel relativ groß und so muss er die Frucht oft mehrmals im Schnabel drehen um sie schlucken zu können. Wenn er nicht gleich nach dem Schlucken der ersten Frucht wieder wegfliegt, pickt er noch schnell eine heraus und fliegt anschließend sofort los.

*Mionectes oleaginosa* zeigt eine völlig andere Strategie. Diese Vogelart vermeidet es meistens auf der Infrukteszenz Platz zu nehmen. Stattdessen entnimmt er die einzelnen Früchte im Flug, wobei er im Vorbeifliegen vor der Infloreszenz mit heftigen Flügelschlägen in der Luft stehen bleibt oder sich kurz festkrallt. Dieses Verhalten wiederholt er mehrmals hintereinander, und rastet dazwischen auf einem nahegelegenen Blattstiel. Es kommt jedoch durchaus auch vor, dass er sich auf dem Fruchtstand niederlässt. Dabei wird deutlich, dass sein Schnabel relativ breit ist und das Tier keine Probleme hat die Früchte schnell aufzunehmen und zu schlucken.

*Myiozetetes similis* ist größer als die beiden anderen Vogelarten. Bei dem einen beobachteten Besuch zeigt diese Art keine besondere Ängstlichkeit. Der Vogel setzt sich auf den Fruchtstand, frisst eine Frucht nach der anderen und fliegt weiter.

*Basiliscus basiliscus* (nur ein beobachteter Besuch) springt erst auf eine kleinere Pflanze von *D. aurantiaca*, um dann mit einem Satz auf die Infloreszenz zu springen. Dabei krallt sich der Basilisk mit allen vier Füßen fest und beißt sogleich in die offen liegenden Früchte. Das Tier macht ausgiebige Kaubewegungen zwischen den Entnahmen und bewegt sich dabei sehr langsam. Er pickt nicht einzelne Früchte heraus, sondern schnappt was er erwischt. Da diese Schnappbewegungen nicht sehr zielgerichtet sind, fallen manche Früchte zu Boden (Es wurde nicht beobachtet was mit diesen Früchten passiert). Mit seinem kräftigen Maul kann er auch Früchte freilegen, die eigentlich noch von der Spatha umschlossen sind. Durch sein Gewicht biegt er die gesamte Infrukteszenz nach unten. Erst nachdem alle Früchte der besuchten Infrukteszenz aufgefressen wurden, verlässt er die Pflanze indem er sich einfach fallen lässt.

## **Diskussion**

### **Blühverlauf und Blütenbesucher:**

Die bisher untersuchten *Dieffenbachia* Arten, *D. oerstedii* (Valerio, 1984), *D. nitidipetiolata* (Young, 1986) und *D. longispatha* (Beath, 1999), werden alle von Dynastinae Käfern bestäubt. Dasselbe gilt auch für alle bestäubungsbiologisch untersuchten *Philodendron* Arten: *P. bipinnatifidum* (Gottsberger & Amaral, 1984; Gottsberger *et al.*, 2013), *P. selloum* (Gottsberger & Amaral, 1984; Gottsberger & Gottsberger, 1991; Gottsberger *et al.* 2013), *P. solimoesense* (Gibernau *et al.*, 1999), *P. melinonii* (Gibernau *et al.*, 2000), *P. squamiferum* (Gibernau & Barabé, 2002) und *P. acutatum* (Maia *et al.*, 2010).

Alle genannten Arten sind proterogyn und weisen einen 2-3 tägigen Antheseverlauf auf. Der Bestäubungsprozess zeigt typische Aspekte käferbestäubter Blumen: Proterogynie, Wärmeentwicklung, starker Duft, Nahrungsangebot in Form von energiereichen Futterkörperchen und einen Kessel als Schutz und Paarungsplatz.

Neben den als legitime Bestäuber geltenden Dynastinae Arten, werden in vielen der eben genannten Studien verschiedene Arthropodengruppen als Blütenbesucher erwähnt: Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Dermaptera, Coleoptera, Acari.

*Dieffenbachia aurantiaca* stimmt in allen Aspekten mit den bereits untersuchten Arten von *Dieffenbachia*- und *Philodendron* überein, unterscheidet sich aber in der Zusammensetzung des Bestäuber- und Blütenbesucherspektrums in gewissen Punkten.

*D. aurantiaca* wird im Untersuchungsgebiet (La Gamba, Costa Rica) und Zeitraum (Februar) von 2 Dynastinae Arten, *Cyclocephala gravis* und *C. amblyopsis* bestäubt.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Young (1986) zu *D. nitidipetiolata* (La Selva, Costa Rica; März-September), wo 10 Arten Dynastinae zu den Bestäubern zählen, ist diese Artenzahl gering. Bei *D. oerstedii* (San Jose Provinz, Costa Rica; März-Juni) wurde

von Valerio (1984) nur eine Art (*Cyclocephala pubescens*) beobachtet. Beath (1999) fand 3 Arten bei *D. longispatha* (BCI, Panama; Juli), und 4 Arten bei *D. nitidipetiolata* (La Selva, Costa Rica; August).

Die Arten *C. gravis* und *C. amblyopsis* waren jedoch auch bei *D. nitidipetiolata* (Young, 1986; Beath, 1999) die häufigsten der insgesamt 10 dokumentierten. Möglicherweise sind die weiteren Arten, die bei *D. nitidipetiolata* gesichtet wurden, zu einer anderen Zeit im Jahr aktiv als *D. auriculatum* blüht, oder ihr Verbreitungsgebiet reicht nicht bis nach La Gamba. *C. gravis* wurde auch von Beath (1999) als Bestäuber von *D. longispatha* in BCI dokumentiert. Dies lässt die Vermutung zu, dass diese beiden Arten eine hohe Präferenz für die Gattung *Dieffenbachia* haben und für die Bestäubung mehrerer *Dieffenbachia* Arten in Costa Rica eine wichtige Rolle spielen. Interessanterweise fand Valerio (1984) weder *C. gravis*, noch *C. amblyopsis* bei *Dieffenbachia oerstedii*, sondern lediglich *C. pubescens*.

Morphologisch sind sich *D. aurantiaca*, *D. nitidipetiolata*, *D. longispatha* und *D. oerstedii* sehr ähnlich. Alle bilden einen Kessel der groß genug ist, um mehrere Käferindividuen zu beherbergen und bieten Futterkörper in Form von fleischigen Staminodien. Auch der Verlauf der Anthese und eine Entwicklung von Wärme haben diese 4 Arten gemeinsam. Allerdings ist die Höhe der Erwärmung bei *D. aurantiaca* höher als die bei *D. nitidipetiolata*. Während bei *D. nitidipetiolata* eine maximale Temperaturerhöhung von etwa 4 C° gemessen wurde (Young, 1986), beträgt diese bei *D. aurantiaca* über 8C°. So wie bei *D. nitidipetiolata* und *D. longispatha* werden die Käfer höchstwahrscheinlich vom Duft angelockt, da sie erst nach dessen Auftreten erscheinen und eine visuelle Anlockung nach Einbruch der Dunkelheit eher unwahrscheinlich ist. Valerio (1984) konnte jedoch keinen Duft bei *D. oerstedii* feststellen.

Neben dem Fressen der Staminodien und des Pollens, nutzen die Käfer bei *D. aurantiaca* die Infloreszenz auch als Rendezvous Platz, wie es bereits bei *Dieffenbachia*, vielen *Philodendron* und *Xanthosoma* Arten sowie bei *Taccarum ulei* bekannt ist (Gottsberger, 1986; Schatz, 1990; Maia & Schlindwein, 2006; Young, 1986; García-Robledo *et al.*, 2004).

Was das Spektrum der weiteren Blütenbesucher betrifft, wurden außer Thripse (Thysanoptera), welche bei *D. nitidipetiolata* (Young, 1986) gefunden wurden, die gleichen Gruppen in *D. aurantiaca* gefunden wie bei *D. nitidipetiolata* und *D. oerstedii* (Young, 1986; Valerio, 1984). Im Vergleich zu den Gattungen *Xanthosoma* (García-Robledo *et al.*, 2004) und *Philodendron* (Gibernau, 1999) ist das Artenspektrum auch sehr ähnlich. Dermaptera, Heteroptera und Diptera werden in den meisten Fällen berichtet. Bei *Xanthosoma undipes* wurden auch Syrphidae Larven, Curculionidae und Blattodea dokumentiert. Leider wurden in keiner hier erwähnten Studie von Dynastinae bestäubten Araceae Arten, andere Blütenbesucher als Dynastinae Käfer weiter als auf Ordnungs- bzw. Familienniveau bestimmt. Somit ist ein näherer Vergleich bestimmter Arten nicht möglich. Allgemeines Resultat ist in allen Fällen eine unbedeutende Rolle dieser Besucher bei der Bestäubung. Nur bei García-Robledo *et al.* (2004) werden Nitidulidae als mögliche Bestäuber genannt. In vielen Fällen nutzen die Besucher die

Infloreszenz auch als Nahrungssubstrat im Larvenstadium (Valerio, 1984; García-Robledo *et al.*, 2004, Maia *et al.*, 2012).

Die Besucher von *D. aurantiaca* verbringen ebenfalls einen mehr oder weniger langen Teil ihres Lebenszyklus in der Infloreszenz. Lediglich von den zwei Diptera Arten konnte Eiablageverhalten und Larvalentwicklung beobachtet werden, nicht aber von Nitidulidae. Möglicherweise ist dies auf die Giftigkeit von *Dieffenbachia* zurückzuführen. Die genannten Dipteren fressen nur das mazerierende Material, während die bei García-Robledo *et al.*, (2004), genannten Nitidulidae auch die Karpelle fressen. Durch die schädigende Wirkung der in *Dieffenbachia* enthaltenen Kalziumoxalatkristalle ist dieses Verhalten vielleicht nicht möglich. Da auch die Adulttiere der Nitidulidae bei *D. aurantiaca* beim Fressen der Staminodien beobachtet wurden, lohnt sich ein Blütenbesuch offenbar trotzdem. Eine interessante Parallele ist auch zwischen *Dieffenbachia aurantiaca* und *Taccarum ulei* zu erwähnen. In beiden Fällen werden Tephritidae bei der Eiablage dokumentiert, wobei nur bei *T. ulei* eine Schädigung der Infloreszenz beschrieben wird (Maia *et al.*, 2012). Auch dieses unterschiedliche Verhalten könnte auf die Giftigkeit von *D. aurantiaca* zurückzuführen sein. Die bei der Verpuppung von *Drosophila cf. castanea* an Infruktenszenzen entstehenden Schäden werden nicht durch Fraßschäden verursacht, sondern von einer Drehbewegung der Puppe, und Schädigen auch nicht die sich entwickelnden Früchte.

Die erwähnten Dermaptera wurden in vielen Fällen auch in Infloreszenzen von Araceae (Young, 1986; Valerio, 1984) berichtet. Auch bei der Cyclanthaceae, *Cyclanthus bipartitus* (Beach, 1980), die von Dynastinae Käfern bestäubt wird, ist von zahlreichen Dermaptera die Rede. In La Gamba wurden diese Ohrwürmer ebenfalls an der von Cuculionidae bestäubten *Carludovica drudei* (Cyclanthaceae) beim Fressen der Staminodien beobachtet. Dermaptera spielen generell bei Blütenpflanzen eine untergeordnete Rolle als Bestäuber, werden aber dennoch zum Beispiel bei *Alocasia macrorrhizos* auf den Salomonen als solche vermutet (Quéro Garcia *et al.*, 2008).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass *D. aurantiaca* eine wichtige Rolle im Leben all seiner Blütenbesucher spielt, unabhängig davon ob dieser ein Bestäuber, ein Kommensalist, ein Antagonist oder ein Räuber der Blütenbesucher selbst ist.

Warum überhaupt so viele Blütenbesucher auf der Infloreszenz geduldet werden, die teilweise Schäden anrichten und keine Rolle bei der Bestäubung spielen ist ebenfalls zu bedenken. Dies hat möglicherweise drei Gründe:

Einerseits ist es schwierig kleine Besucher auszuschließen, wenn der Hauptbestäuber sehr groß (1-2cm) ist. Im Gegensatz dazu wird zum Beispiel den Sperrhaaren bzw. Sperrblüten bei *Arum cylendracium* nicht nur eine Einsperrfunktion der bestäubenden Psychodidae, sondern auch eine Aussperrfunktion für größere Insekten zugeschrieben (pers. Komm. D. Bröderbauer). Dies wäre im Falle einer von Dynastinae bestäubten Infloreszenz nur schwer zu bewerkstelligen.

Zweitens könnte es durchaus Vorteile haben wenn viele kleine Besucher, den von Dynastinae herangebrachten Pollen weiter über die vielen weiblichen Blüten verteilen.

Einblicke mit dem Endoskop in die besuchte Infloreszenz in der Nacht des zweiten Tages, haben gezeigt, dass die kleinen Besucher sehr rege sind, während *Cyclocephala* spp. oft nur am selben Platz sitzen bleiben und Staminodien fressen. Die am Rande des Spadix sitzenden weiblichen Blüten sind oft von der Spatha in gewissem Maße verdeckt und es ist schwer vorstellbar wie ein Käfer dieser Größe sich in den dort relativ starren Zwischenraum hineindrücken kann. Trotzdem wurden an diesen Stellen stets gut entwickelte Früchte in den Infrukteszenzen gefunden.

Drittens kann im Falle eines von Maia *et al.*, (2012) postulierten Bestäuberwechsels, im Laufe der Evolution einzelner Arten aus dem Tribus Spathicarpeae, das Vorhandensein von bereits an die Pflanze gebundenen Besuchern durchaus von Vorteil sein. Das Wegfallen des legitimen Bestäubers durch Klimawechsel oder Artensterben könnte so einfacher von anderen Gruppen übernommen werden und eine Anpassung an diese stattfinden.

Der Grund warum manchmal sehr viele und ein anderes Mal so gut wie keine Blütenbesucher in den Infloreszenzen zu finden sind, liegt einerseits am Wetter (Regen zur falschen Zeit bedeutet keine Besucher), und andererseits an der intraspezifischen Konkurrenz der einzelnen Infloreszenzen untereinander. Wie Young (1986) und García-Robledo *et al.*, (2004) gezeigt haben, bewegen sich Dynastinae Käfer meist von einer Infloreszenz im männlichen Stadium zur nächstgelegenen, im weiblichen Stadium befindlichen. Dies bedeutet, dass es darauf ankommt wie viele Infloreszenzen in unmittelbarer Nähe im selben Stadium sind, ob viele oder weniger Besucher anfliegen. Gleichzeitig könnte die Duftintensität der einzelnen Infloreszenzen auch eine Rolle spielen. Diese schlägt sich allerdings nur auf den Besuch der Tiere nieder, die vom Duft angelockt werden. Bei der Duftkontrolle von über 30 Infloreszenzen mit der Nase war durchaus ein Unterschied in der Intensität zu erkennen. Ebenfalls der Zeitpunkt des Duftausstoßes, der sich oftmals um 15-30 Minuten unterscheidet, kann wahrscheinlich die Anlockung beeinflussen.

In Infloreszenzen von *Philodendron grandipes*, dessen Blühphenologie mit der von *D. aurantiaca* überlappt, wurden mehrere Individuen von *C. gravis* festgestellt. Auch Young (1986) fand *C. gravis* in *P. grandipes* und in 6 weiteren *Dieffenbachia* Arten in La Selva (Costa Rica). Dies bedeutet, dass das vorliegende Bestäubungssystem nicht artspezifisch ist (Young, 1986). Die Spezifität von Systemen in denen Dynastinae eine Rolle spielen scheint generell nicht artspezifisch zu sein. *C. amblyopsis* zum Beispiel wurde in *Xanthosoma* und in mehreren *Dieffenbachia* Arten nachgewiesen. *C. celata* bestäubt *Taccarum ulei* (Maia *et al.*, 2012), *Philodendron acutatum* (Maia *et al.*, 2010) und *Caladium bicolor* (Maia & Schlindwein, 2006). Das macht diese Käferart zum Bestäuber von mindestens 3 Gattungen von Araceae (Maia *et al.*, 2012). Dieses Verhalten bringt sympatrisch blühende Arten in eine Konkurrenz um den Bestäuber. Leider gibt es keine detaillierten Studien über den Wechsel einzelner Käferindividuen von einer Pflanzenart zur anderen. In einem einzigen Fall berichtet Young (1986) von einem Wiederfang zwei individuell markierter Käfer in *Xanthosoma undipes*, nachdem sie in der Nacht davor in *D. nitidipetiolata* gesichtet wurden. Wie weit dieses Phänomen verbreitet ist, ist nicht

bekannt. Es könnte jedoch durchaus sein, dass einzelne Käferindividuen den Duft bestimmter Araceae Arten lernen und danach stets diesen Geruch anfliegen. Eine gewisse Blütenstetigkeit ist also nicht auszuschließen. Die Lebenserwartung einzelner Individuen von *Cyclocephala gravis* oder *C. amblyopsis* ist nicht bekannt und es wäre möglich, dass im Falle eines kurzen Lebens generell nur sehr wenige Infloreszenzen besucht werden. Somit ist es sehr wahrscheinlich, dass die Art, die gerade in ihrer Hauptblütephase steht, vermehrt besucht wird. Bei weiblichen Käfern ist anzunehmen, dass sie nach erfolgreicher Paarung gar keine Infloreszenzen mehr aufsuchen sondern zum Eiablageplatz fliegen und danach sterben. Dazu müsste man wissen wie oft sich diese Käfer paaren, bevor sie die Eiablage antreten.

*Dieffenbachia aurantiaca* dürfte sehr dominant in der Anlockung sein, da die meisten Individuen von *Neella floridula* im Vergleich zu *D. oerstedii* und *P. grandipes* darauf festgestellt wurden. Außerdem bildet *D. aurantiaca* große dichte Bestände. Dazu im Gegensatz kommt *P. grandipes* nur weit verstreut im Wald vor. Ein von *Philodendron* produziertes Harz, welches gemeinsam mit dem Pollen am männlichen Spadixbereich produziert wird, dient vermutlich der besseren Anhaftung des Pollens an den Käfer. Eine mögliche Hypothese wäre, dass dieses Harz bei *P. grandipes* und weiteren *Philodendron*- und *Xanthosoma* Arten bereits eine Anpassung an Pollenkonkurrenz ist. Dabei hätte die Art, die den meisten Pollen an den Körper des Käfers heftet, einen Vorteil gegenüber *Dieffenbachia*, die kein Harz produziert. Genauere Studien der im Gebiet vorkommenden Arten und individuelles markieren von Käfern könnten Antworten auf diese Fragestellung liefern.

Im Konkreten können für das Untersuchungsgebiet folgende weiterführende Untersuchungen vorgeschlagen werden:

- a. Individuelles Markieren aller Käfer in Infloreszenzen von *D. aurantiaca*, *D. oerstedii* und *Philodendron grandipes* und eine tägliche Kontrolle aller vorgefundenen Infloreszenzen um den Grad des Wechsels zwischen den Pflanzenarten zu untersuchen.
- b. Lichtfänge mit Hauptaugenmerk auf Dynastinae um das vorkommende Artenspektrum zu einer gewissen Zeit zu erfassen.
- c. Duftanalyse der Infloreszenzdüfte der genannten Araceae Arten und Biotests mit eluierten Düften um herauszufinden welche Käfer von welchem Duft vermehrt angelockt werden.
- d. Bestäubungsexperimente mit *D. aurantiaca* um das Bestäubungssystem zu kennen und eventuelle Hybridisierungsversuche mit *D. oerstedii*.

### **Fruchtentnahme:**

Beobachtungen zur Fruchtentnahme zeigen, dass nur bestimmte Tierarten die Früchte entnehmen und regelmäßig anzutreffen sind. Intensivere Beobachtungen mit mehr Kameras und über den ganzen Tag würden möglicherweise noch weitere Tiere bei der Fruchtentnahme zeigen. Solche Zufallsbeobachtungen - wie im Fall des *Basilicus basilicus* - könnten neue Interaktionen aufdecken. Die Häufigkeit, mit der die einzelnen Arten Früchte entnommen haben und die Anzahl der entnommenen Früchte pro Besuch,

lassen Rückschlüsse auf die Effizienz der Fruchtverbreitung durch diese Arten zu. Wichtige Parameter für die Effizienz der Samenverbreitung sind Wanderverhalten und Nahrungsverwertung der einzelnen Arten. Um tatsächlich beweisen zu können, welche der gesichteten Tiere die Samen unverdaut wieder abgeben, müssten Fraßversuche mit den einzelnen Tieren durchgeführt werden.

Im Falle von Manakins wurde bereits ein Fraßversuch mit Samen einer unbestimmten *Dieffenbachia* Art durchgeführt (Douglas, 1987). Dabei wurde gezeigt, dass 2 Manakinarten die einzigen von 10 untersuchten Vogelarten war, die die Früchte als Ganzes verschluckten, und sie wenig später wieder regurgitierten. Diese Tatsache macht *M. aurantiacus* zu einem tatsächlichen Fruchtverbreiter. Im Falle des Männchens, welches sich in relativ kleinen Revieren aufhält ist allerdings der Verbreitungsradius nicht sehr groß. Dieses Faktum und die Tatsache dass *D. aurantiaca* eine klonale Vermehrung durch unterirdische Ausläufer betreibt, ist wohl der Grund für das Ausbilden lokal auftretender dichter Bestände. Trotzdem ist für eine schnellere Verbreitung innerhalb kleiner Gebiete *M. aurantiacus* bereits effizient. Die weiblichen Individuen von *M. aurantiacus* haben vermutlich größere Wanderstrecken, da sie zwischen den Revieren der männlichen Tiere wechseln. Juvenile Männchen müssen neue Reviere erschließen und wandern womöglich noch weitere Strecken bevor sie den Samen wieder hervorwürgen.

Die Beobachtung von *B. basiliscus* bei der Fruchtentnahme läßt vermuten, dass dies kein Einzelfall war. Erstens wurde bei mehreren Infruktessenzen ein plötzliches Verschwinden aller Früchte bemerkt und zweitens ist das Habitat von *D. aurantiaca* auch ein beliebter Aufenthaltsort dieses Reptils. Es hält sich mit Vorliebe an sonnigen offenen Standorten in Wassernähe auf und konnte auch mehrmals in der Nacht beim Schlafen auf Blättern von *D. aurantiaca* entdeckt werden. Da *B. basiliscus* ein guter Schwimmer ist, und auch über Wasser laufen kann, ist es für ihn kein Problem größere Wasserflächen zu überwinden, was der Pflanze bei der Samenverbreitung und der Besiedelung neuer Standorte dienlich sein kann. Ob das Reptil die Samen allerdings keimfähig wieder ausscheidet muss noch bewiesen werden. Dazu sind Fraßversuche unabdinglich.

In der vorliegenden Studie konnten weitere Einblicke in die Bestäubungsökologie einer durch Dynastinae bestäubten Araceae aus dem Tribus Spaticarpeae gewonnen werden. Diese Erkenntnisse tragen zum Verständnis des Dynastinae-Bestäubungssyndromes bei und ermöglichen weiterführende Untersuchungen in einem für Araceae-Bestäubung bis jetzt unerforschten Gebiets Mittelamerikas. Die Ergebnisse zur Fruchtverbreitung einer neotropischen Araceae sind die ersten ihrer Art und bringen erste Informationen zur Spezifität die solche Interaktionen innerhalb dieser Familie vorweisen. Der Nachweis von Saurochorie ist der erste in der Familie Araceae (Mayo *et al.* 1997).

## **Danksagung**

Ich danke David Bröderbauer und Anton Weber dafür, dass sie mich in die faszinierende Welt der Araceae eingeführt haben. Anton Weber und Andreas Berger haben mich auf nächtelangen Streifzügen durch den Esquinas Regenwald begleitet und mir bei den



Untersuchungen tatkräftig beigestanden. Für Finanzierung meiner Forschungsreise und für die Betreuung während der Ausarbeitung danke ich meinem Diplomarbeitsbetreuer Jürg Schönenberger. Bei der Bestimmung der Vogelarten geholfen haben Christian Schulze, Werner Huber und Anna Pollin. Für Hilfe bei der Bestimmung der Insekten danke ich Andreas Berger. Daniel Schaber danke ich für die Hilfe bei der Antragstellung von Forschungs- und Exportgenehmigungen. Das Equipment für die Untersuchungen wurde teilweise vom FWF sowie vom Department für strukturelle Botanik finanziert. Besonderer Dank gilt José Luis Sánchez Jiménez für das Auffinden zahlreicher Pflanzen und seinem besonderen Geschick mit seiner Machete Wege durch dichten Dschungel zu schlagen.

## Literatur

- Beath D. (1999): Dynastinae scarab beetle pollination in *Dieffenbachia longispatha* (Araceae) on Barro Colorado Island (Panama) compared with La Salva Biological Station (Costa Rica). *Aroideana* 22:63-71.
- Bernhardt P. (2000): Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222: 293-320
- Bown D. (2000): *Aroids. Plants of the arum family*. Timber Press, Portland, OR, pp 392.
- Chouteau M. *et al.* (2007): Thermogenesis in *Syngonium* (Araceae). *Can. J. Bot.* 85: 184-190
- Coté G.G. (2009): Diversity and distribution of idioblasts producing calcium oxalate crystals in *Dieffenbachia seguine* (Araceae). *American Journal of Botany* 96(7):1245-54
- Croat B.C. (2004): Revision of *Dieffenbachia* (Araceae) of Mexico, Central America and the West Indies. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91: 668-772.
- Cusimano N. *et al.* (2011): Relationships within the Araceae: comparison of morphological patterns with molecular phylogenies. *American Journal of Botany* 98: 654-668
- Diaz A. & Kite G. C. (2006): Why be a rewarding trap? The evolution of floral rewards in *Arum* (Araceae), a genus characterized by saphrophilous pollination systems. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2006, 88, 257–268
- Douglas J. L. (1987): Seed Size and Fruit-Handling Techniques of Avian Frugivores. *The American Naturalist*, Vol. 129, No. 4 (Apr., 1987), pp. 471-485
- Egger J. (2005): Diversität und ökologische Einnischung von *Araceen* im Bosque Esquinas („Regenwald der Österreicher“), Costa Rica. *Diplomarbeit Univ. Salzburg*
- Endress P. K. (1994): *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press. ISBN 0521 420881, 420 pages
- Faegri K. & van der Pijl L. (1979): *The Principles of Pollination Ecology*. 3<sup>rd</sup> edn. Pergamon Press, New York.
- García-Robledo C. *et al.* (2004): Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 20: 459-469.

- García-Robledo C. *et al.* (2005): Geographic Variation and Succession of Arthropod Communities in Inflorescences and Infructescences of *Xanthosoma* (Araceae). *Biotropica* 37(4):650-656
- Garrigues R. & Dean R. (2007): *The Birds of Costa Rica: A Field Guide*. (Zona Tropical Publication), Cornell University Press, 387 pp.
- Gaume L. *et al.* (2004): How do plant waxes cause flies to slide? Experimental tests of wax-based trapping mechanisms in three pitfall carnivorous plants. *Arthropod Struct Dev.* 2004 Jan;33(1):103-11.
- Gibernau M. (2003): Pollinators and Visitors of Aroid Inflorescences. *Aroideana* 26 11 Mp 73 File 11em
- Gibernau M. (2011): Pollinators and visitors of aroid inflorescences: an addendum. *Aroideana* 34: 70-83.
- Gibernau M. *et al.* (1999): Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *International Journal of Plant Sciences* 160: 1135-1143.
- Gibernau M. *et al.* (2000): Flowering and pollination of *Philodendron melononii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biology* 2: 330-333.
- Gibernau M. *et al.* (2003): Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 19: 103-107.
- Goldwasser L. (2000): Scarab beetles, elephant ear (*Xanthosoma robustum*) and their associates. Pp. 268-271 in Nadkarni, N. M. & Wheelwright, N. T. (eds). *Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest*. Oxford University Press, Oxford.
- Gottsberger G. & I. Silberbauer-Gottsberger (1991): Olfactory and Visual Attraction of *Eriostelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the Inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). *Biotropica* 23(1): 23-28.
- Gottsberger G. & Amaral A. (1984): Pollination Strategies in Brazilian *Philodendron* Species. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* Bd.97 (1984), S.391-410.
- Gottsberger G. (1986): Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. *Plant Systematics and Evolution* 152: 29-45.
- Gottsberger G. *et al.*, (2013): Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae), *Plant Systematics and Evolution*, 299, 793–809 (2013)
- Lamprecht I. *et al.* (2013): Calorimetric investigations of the pollination biology of the thermogenic inflorescences of the dragon lily (*Dracunculus vulgaris*) and its pollinator (*Protaetia cretica*) on Crete. *Thermochimica acta* 551: 84-91-
- Maia A. C. D. & C. Schlindwein (2006): *Caladium bicolor* (Araceae) and *Cyclocephala celata* (Coleoptera, Dynastinae): a Well-Established Pollination System in the Northern Atlantic Rainforest of Pernambuco, Brazil. *Plant Biol.* 8 (2006):529-534
- Maia A. C. D. *et al.* (2010): Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic forest of northeastern Brazil: a single scarab beetle species guarantees high fruit set. *Intern J Plant Sci* 171: 740-748
- Maia A. C. D. *et al.* (2012): The cowl does not make the monk: scarab beetle pollination of the Neotropical aroid *Taccarum ulei* (Araceae: Spathicarpeae). *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 22-34

- Maia A. C. D. *et al.* (2013): The floral scent of *Taccarum ulei* (Araceae): Attraction of scarab beetle pollinators to an unusual aliphatic acyloin. *Phytochemistry* 93:71-8
- Mayo S. *et al.* (1997): *The genera of Araceae*. Royal Bot Gard, Kew
- Pellmyr O. (1985): Cyclocephala: visitor and probable pollinator of *Caladium bicolor* (Araceae). *Acta Amazonica* 15, 269-272
- Peter C. I. & Johnson S. D. (2009): Pollination by flower chafer beetles in *Eulophia ensata* and *Eulophia welwitschii*. *South African Journal of Botany* 75(4):762-770
- Quéro Garcia J. *et al.*, (2008): Morphological variation and reproductive characteristics of wild giant taro (*Alocasia macrorrhizos*, Araceae) populations in Vanuatu. *New Zealand journal of botany abstracts*, 46 (2): 189-203.
- Ratcliffe B.C. (2003): The Dynastine Scarab Beetles of Costa Rica and Panama- *Bulletine of the University of Nebraska State Museum*, 16.
- Reid F. A. *et al.* (2010): *The Wildlife of Costa Rica: A Field Guide* (Zona Tropical Publications), Cornell University Press, 267 pp.
- Schatz G.E. (1990): Some aspects of pollination biology in Central American forests. In: Bawa KS, Hadley M (eds) *Reproductive ecology of tropical plants*. Unesco, Paris, Parthenon Publ Group, Carnforth, pp 69-84.
- Schiestl & Dötterl (2012): The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? *Evolution*: 66(7):2042-55
- Seymour R.S. (1999): Patterns of respiration by intact inflorescences of the thermogenic arum lily *Philodendron selloum*. *J. Exp. Bot.* 50: 845-852.
- Snow B. & Snow D. (1988): *Birds and Berries, A study of an ecological interaction*. Martins the Printers, Berwick upon Tweed, 268 pp.
- Valerio C.E. (1984): Insect Visitors to the Inflorescences of the Aroid *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae) in Costa Rica. *Brenesia* 22: 139-146.
- Wagner A.M. *et al.* (2008): Regulation of thermogenesis in flowering Araceae: The role of the alternative oxidase. *Biochimica et Biophysica Acta* 1777 (2008) 993–1000.
- Weissenhofer A. *et al.* (2000): Bosque Esquinas: der "Regenwald der Österreicher", in: *Linzer biol. Beitr.* 32/2(2000), S. 722-723
- Weissenhofer A. & W. Huber (2008): The Climate of the Esquinas rainforest. In: Weissenhofer *et al.*: *Natural and Cultural History of the Golfo dulce region, Costa Rica*. – *Stapfia* 88: 768 pp.
- Young H.J. (1986): Beetle Pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany* 73(6).

# **Bestäubungsmutualismus zwischen *Alocasia sarawakensis* (Araceae) und einer unbeschriebenen *Colocasiomyia* Art (Diptera: Drosophilidae) in Sabah, Borneo**

Florian Etl

Department für Strukturelle und Funktionelle Botanik, Universität Wien, Rennweg 14, 1100 Wien, Österreich

## **Abstract:**

*Alocasia sarawakensis* (Araceae) ist eine endemische Unterwuchspflanze in den Tieflandregenwäldern Borneos. Nichts ist bekannt über die Bestäubungsbiologie dieser Pflanze. Diese Untersuchung, im „Danum Valley Field Centre“, Sabah, Borneo, Malaysia, lieferte die ersten Daten zur Thermogenese dieser Art und auch die ersten Beobachtungen der Bestäuber, einer taxonomisch unbeschriebene Fliegenart (Diptera: Drosophilidae: *Colocasiomyia*). Beschrieben werden auch für die Gattung *Alocasia* einzigartige Spathabewegungen, die das Verhalten der Bestäuber manipulieren und dazu dienen, weitere Blütenbesucher (Hymenoptera: Apidae, Diptera: Muscidae) auszuschließen. Fliegen-Ausschlussexperimente führten zu keiner Bestäubung und verdeutlichen eine intime Beziehung zwischen der Pflanze und ihren Bestäubern: Es handelt sich um einen Fall von Brutplatz-Mutualismus. *Colocasiomyia* Individuen werden von einem starken Duft, der mit einer Erwärmung der Infloreszenz einhergeht, am frühen Morgen der weiblichen Phase angelockt. Paarung, Eiablage und Larvalentwicklung der Fliegen finden in Infloreszenzen von *A. sarawakensis* statt. Am nächsten Morgen kommt es zu einer weiteren Phase der Wärmeentwicklung in der Infloreszenz, währenddessen die Fliegen den Kessel wieder verlassen. Dabei werden sie durch das teilweise Verschließen der Spatha so gelenkt, dass sie den Kessel nur durch ein kleines Loch, welches sie an den männlichen Blüten vorbeiführt, verlassen können. Man kann hier von einer Halbfalle sprechen, bei der die Insekten zwar nicht über einen gewissen Zeitraum, wie bei einer echten Kesselfalle, gänzlich am Verlassen gehindert werden, jedoch gezielt in ihrem Verhalten manipuliert werden. *A. sarawakensis* wurde in den beiden Beobachtungsjahren ausschließlich von einer einzigen *Colocasiomyia* Art bestäubt und ist vermutlich von dieser abhängig, was dieses Bestäubungssystem hochspezialisiert macht.

## **Einleitung:**

Die Gattung *Alocasia* (Schott) G. Don (Araceae) besteht aus über 113 Arten, die in Südostasien, der malesischen Region und mit einer einzigen heimischen Art in Australien vorkommen. Borneo spielte eine zentrale Rolle als Zentrum der Ausbreitung dieser Gattung (Nauheimer *et al.*, 2012).

Infloreszenzen von *Alocasia* gehören zum Kesselblumentyp bei dem ein Kolben, an dem die monözischen Blüten sitzen (Spadix), von einem modifizierten Hochblatt (Spatha) umschlungen ist. Die Blüten sind am Spadix so angeordnet, dass sich im unteren Bereich

weibliche und im oberen Bereich männliche Blüten befinden. Diese beiden Bereiche sind durch einen Ring aus sterilen Blüten voneinander getrennt. Die Spatha ist ebenfalls in zwei Bereiche unterteilt, die von einer Einschnürung getrennt werden. Während der weiblichen Phase der Anthese, öffnet sich der obere Teil der Spatha bis zu dieser Einschnürung und der untere Teil bleibt so weit verschlossen, dass ein Kessel gebildet wird. Dabei lockert sich die Einschnürung ungefähr auf der Höhe des sterilen Bereichs des Spadix um einen Besuch von Insekten zu ermöglichen. Das Ende der weiblichen Phase und der Beginn der männlichen Phase ist durch ein Wiederverschließen der Spatha gekennzeichnet wobei sich die eben erwähnte Einschnürung wieder eng um den Spadix legt (Boyce, 2008).

Bisher untersuchte *Alocasia* Arten zeigen einen spezialisierten Bestäubungs-Mutualismus mit Fliegen der Gattung *Colocasiomyia* de Meijere, 1914 (Diptera: Drosophilidae). Die bestäubenden *Colocasiomyia* Fliegen legen ihre Eier in den Infloreszenzen ab und die Larven vollziehen dort ihre Entwicklung. Die Fliegen werden am frühen Morgen von einem starken Duft angelockt und halten sich bis zum nächsten Morgen im Kessel der Infloreszenz auf, wo auch die Eier abgelegt werden. Beim Verlassen der Infloreszenz werden sie mit Pollen eingestaubt und fliegen zur nächsten duftenden Infloreszenz (Yafuso, 1993; Takenaka Takano *et al.*, 2012). Im Zuge der Anthese kommt es zu einer Erwärmung der Infloreszenz die mit den verschiedenen Phasen der Anthese und mit dem Duftausstoß gekoppelt ist (Ivancic *et al.*, 2005; Yafuso, 1993). Das Bestäubungssystem von *Alocasia* kann man als Brutplatz-Mutualismus bezeichnen. Dieser ist dadurch charakterisiert, dass die bestäubenden Insekten die Infloreszenz als Brutplatz verwenden. Zusätzlich werden sie durch das Vorhandensein eines Unterschlupfes (Kessel) und der Abgabe von Wärme (Thermogenese) dazu gebracht, lange genug in der Infloreszenz zu verweilen, um sowohl mit weiblichen als auch mit männlichen Blüten, zu deren zeitversetzter Anthese, in Berührung zu kommen. Weitere verwandte Gattungen bei denen ein Bestäubungssystem mit Brutplatz-Mutualismus durch *Colocasiomyia* Fliegen beschrieben wurde sind *Stuednera* (Takenaka *et al.*, 2006), *Colocasia* (Ivancic *et al.*, 2008) und *Furtadoa* (Mori & Okada, 2001).

In vielen Fällen wurden neben den als legitime Bestäuber geltenden *Colocasiomyia* Fliegen noch weitere Blütenbesucher aus teilweise anderen Insektenordnungen (Coleoptera, Hymenoptera, Diptera) gesichtet (Takenaka Takano *et al.*, 2012; Mori & Okada, 2001). Diese Besucher konnten jedoch durch ihr Verhalten oder den Zeitpunkt des Besuches als Bestäuber ausgeschlossen werden (Takenaka Takano *et al.*, 2012; Mori & Okada, 2001). Im Fall von *Homalomena* jedoch erwies sich diese Meinung als umstritten bzw. nicht bei allen Arten einheitlich (Kumano & Yamaoka, 2006; Hoe *et al.*, 2011a). In früheren Studien ging man davon aus, dass die in den Infloreszenzen brütenden *Colocasiomyia* Fliegen, gleichzeitig die Bestäuber von *Homalomena* sind (Yafuso & Okada, 1990; Sultana *et al.*, 2002). Dies konnte allerdings in jüngeren Untersuchungen zumindest für einige Arten (z.B.: *H. debilicrista*, *H. giamensis*, *H. matangae*) widerlegt werden (Tung *et al.*, 2010; Hoe *et al.*, 2011a, 2011b). Hier sind die Bestäuber mit großer Wahrscheinlichkeit Käfer der Gattung *Parastasia* aus der Familie der Scarabaeidae, die zusammen mit *Colocasiomyia* Fliegen die Infloreszenz besuchen. Dies ist ein Beispiel

dafür, dass Verallgemeinerungen einzelner Studien auf gesamte Gattungen irreführend sein können und interessante Interaktionen dadurch verborgen bleiben (Gibernau, 2003).

Die vorliegende Studie befasst sich mit *Alocasia sarawakensis* (Hotta), zu der bis jetzt noch keine Untersuchungen zur Bestäubungsökologie existieren. Um die Korrelation zwischen Thermogenese, Duftproduktion und Verhalten der Besucher zu verstehen wurden folgende Punkte näher untersucht:

- a) Antheseverlauf, Bewegungen der Spatha und zeitlicher Verlauf der Duftproduktion
- b) Verhalten der Besucher und die Dauer ihres Aufenthaltes
- c) Fortpflanzungssystem und Import von Pollen
- d) Temperaturentwicklung über den gesamten Antheseverlauf

## **Material und Methoden:**

### **Ort der Untersuchung:**

Die Untersuchung wurde im „Danum Valley Field Centre“, in Südost Sabah, Malaysia, Borneo (4°58'N und 117°35'E - 117°48'E, Seehöhe ca. 170m), während 3 Wochen im Oktober 2010 und 4 Wochen im Oktober 2011, durchgeführt. Im Untersuchungsgebiet herrscht äquatoriales Klima mit einer Durchschnittstemperatur von 26,8°C und einem durchschnittlichen Jahresniederschlag von 2825mm (1985-2006).

### **Pflanzen:**

*Alocasia sarawakensis* ist im Untersuchungsgebiet heimisch und endemisch auf Borneo. Sie wächst terrestrisch in gestörten Habitaten wie Waldlichtungen, Kahlschlägen, entlang von Bächen und an Wasserfällen. Im Oktober trägt *A. sarawakensis* sowohl Blütenstände als auch reife Früchte. Die untersuchten Pflanzen wuchsen hauptsächlich in Entwässerungsgräben entlang einer Forststraße und in feuchten Talschlüssen. Im Jahr 2010 wurden 15 Infloreszenzen von 3 Individuen, und im Jahr 2011, 41 Infloreszenzen von 14 Individuen untersucht. Alle untersuchten Pflanzenindividuen und Infloreszenzen wurden individuell nummeriert.

### **Infloreszenz - Morphologie:**

Bei 11 Infloreszenzen wurde die Länge der verschiedenen Bereiche am Spadix (männl., weibl., steriler Bereich und Appendix), gemessen und die Anzahl der männlichen, weiblichen, und sterilen Blüten gezählt. Es wurde zusätzlich erhoben, wie viel vom männlichen Bereich aus dem Kessel herausragt und wie viel sich innerhalb des Kessels befindet. Mittelwerte aus allen vermessenen Infloreszenzen wurden berechnet.

### **Blühverlauf:**

Alle Infloreszenzen wurden viermal täglich, immer zu denselben Zeiten kontrolliert: Früher Morgen (zwischen 5:00 und 7:00), später Morgen (zwischen 9:00 und 12:00), nachmittags (zwischen 16:00 und 19:00) und nachts (zwischen 23:00 und 2:00). Dabei wurden Öffnungs- und Schließzeiten, Spathabewegungen und Pollenproduktion notiert,

und fotografisch festgehalten. Duftproduktion wurde durch riechen an verschiedenen Teilen der Infloreszenz getestet. Stigmarezektivität wurde mit Peroxidasestreifen nachgewiesen, die sich bei Berührung mit den Narben blau färben, wenn diese rezeptiv sind (McInnis *et al.*, 2006).

### **Thermogenese:**

Bei 3 Infloreszenzen von 2 verschiedenen Individuen wurde zwischen 13.10.2010 und 25.10.2010 die Temperatur gemessen. Dazu wurde ein „Thermofox“ Daten Logger verwendet, welcher an ein multisensorisches Thermoelement mit vier externen Temperaturfühlern angeschlossen war. Der Daten Logger speichert die Temperaturen in fünf Minuten Intervallen. Während des Nachmittages der ersten sichtbaren Öffnung der Spatha, wurden drei Sensoren vorsichtig in den Spadix inseriert. Der erste in den Appendix, der zweite in den oberen Teil des männlichen Bereichs und der dritte in den unteren Teil des männlichen Bereichs. Der vierte Sensor misst die Umgebungstemperatur und wurde ungefähr 15 Zentimeter neben der Infloreszenz angebracht. Die Bereiche der Temperaturmessungen und der Infloreszenzaufbau von *Alocasia sarawakensis* werden in Abb. 1 gezeigt. Die Temperatur wurde immer 3 Tage lang (72 Std.) gemessen, um die gesamte Anthesezeit abzudecken. Zusätzlich wurde bei einer 4. Infloreszenz eine Messung während des 3. Tages der Anthese durchgeführt, bei der steriler und weiblicher Bereich, welche sich im Inneren des Kessels befinden, gemessen wurden. Dadurch sollte vor allem eine etwaige Erwärmung des weiblichen Bereiches getestet werden. Die mitgelieferte „Thermofox“ Software wurde verwendet um die gemessenen Daten von dem Daten Logger auf den Computer zu überspielen. In Microsoft Excel wurden die Daten schließlich ausgewertet. Aus den drei ersten Messungen wurden Mittelwerte berechnet und Grafiken erstellt. Abweichungen von der gleichzeitig gemessenen Umgebungstemperatur deuten auf eine Wärmeentwicklung durch Thermogenese der Pflanze hin.

### **Fruchtentwicklung:**

Die Entwicklung der Früchte innerhalb der Infrukteszenz und etwaige Veränderungen des äußeren Erscheinungsbildes der Infrukteszenz wurden über die gesamte Untersuchungszeit beobachtet. Da im Untersuchungszeitraum sowohl blühende als auch bereits fruchtende Individuen zu finden waren, konnten Infrukteszenzen in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht werden. Dabei wurden diese auch teilweise abgeschnitten und im Labor geöffnet um das innere Milieu zu studieren.

### **Blütenbesucher:**

Zu allen Beobachtungszeiten wurde kontrolliert ob sich Tiere auf und in der Infloreszenz befinden. Dabei wurden Ankunftszeit, Aufenthaltsdauer und Verhalten beim Blütenbesuch genau dokumentiert und fotografisch festgehalten. Um das Verhalten der Tiere während der Nacht nicht zu beeinflussen wurde stets eine Rotlichtlampe verwendet. Hauptaugenmerk wurde auf den Transport von Pollen bei Ankunft und Verlassen der Infloreszenz und den Kontakt mit weiblichen und männlichen Blüten zu deren aktiven Zeiten gelegt. Anhand von vergrößerten Makrofotos konnten einzelne Pollenkörner auf

den Tieren erkannt werden. Besucher wurden teilweise mit einem Exhaustor von der Infloreszenz entnommen, unter einer binokularen Lupe hinsichtlich auf Pollenkörner am Körper untersucht und in 70% Alkohol konserviert. Die Tiere wurden später auf Artniveau oder zumindest auf Familien- bzw. Gattungsniveau bestimmt.

Um das Verhalten im Kessel genau beobachten zu können, wurde entweder ein kleines, wiederverschließbares Fenster (1x1cm) mit einem Skalpell in die Spatha geschnitten, oder Teile der Spatha der Länge nach aufgeschnitten und zur Gänze entfernt. In einigen Fällen wurde eine Videokamera auf einem Stativ neben der Infloreszenz aufgestellt und das Verhalten der Besucher über mehrere Stunden gefilmt. In einem Fall wurde einige Zeit nach Eintreffen der meisten Besucher ein Gazebeutel über die Infloreszenz gestülpt, um alle Besucher beim Verlassen wieder einzufangen. Die Tiere im Gazebeutel wurden anschließend im Gefrierfach abgetötet, gezählt und zur weiteren Bestimmung getrocknet aufbewahrt.

6 Infloreszenzen wurden jeweils 1 Tag (n=2), 4 Tage (n=2) und 8 Tage (n=2) nach der Anthese abgeschnitten, und im Labor geöffnet. Dabei wurden diese hinsichtlich auf darin befindliche Eier, Larven oder Puppen untersucht.

### **Fortpflanzungssystem:**

Um festzustellen ob *Alocasia sarawakensis* fremd- oder selbstbestäubt ist, wurden 10 Infloreszenzen vor Anthesebeginn mit einem feinmaschigen Gazebeutel so eingepackt, dass keine Besucher Zugang hatten. Nach Ende der Anthese wurden die Gazebeutel wieder entfernt. 21 Tage nach Eintreten der weiblichen Phase wurden diese Infloreszenzen auf Fruchtansatz geprüft, indem sie abgeschnitten und im Labor geöffnet wurden. So sollte festgestellt werden ob spontane Selbstbestäubung möglich ist. 16 Infloreszenzen wurden als Kontrolle für Besucher frei zugänglich belassen (Fremdbestäubung), und ebenfalls 13-27 Tage später auf Fruchtansatz kontrolliert.

Beim Öffnen der Infruktenszenzen im Labor wurden diese auch hinsichtlich auf Larven bzw. Puppen untersucht und es wurde die Zusammensetzung des Milieus innerhalb der Infruktenszenz geprüft.

### **Experiment zu Pollenimport und Eiablage:**

Um den Zusammenhang zwischen Pollenimport und Eiablageverhalten der besuchenden Fliegen zu testen wurde ein Experiment durchgeführt. Dabei wurden 4 Infloreszenzen am Tag der Duftproduktion abgeschnitten, bevor Besucher eintrafen (5:45), und 5 Infloreszenzen wurden abgeschnitten nachdem die Besucher etwa 3 Stunden lang freien Zugang zur Infloreszenz hatten (9:30). Die abgeschnittenen Infloreszenzen wurden jeweils umgehend im Labor unter einer binokularen Lupe auf folgende Parameter untersucht:

1) Befindet sich Pollen auf den Narben? (Dabei wurden die Narben als solche mit mehr als 5, weniger als 5 und 0 Pollenkörnern unterschieden.)



2) Wurden Eier abgelegt? (Alle vorhandenen Eier wurden gezählt, ihr Ablageort notiert und anhand ihrer Größe und Morphologie den verschiedenen Blütenbesuchern zugeordnet.)

## **Resultate:**

### **Morphologie:**

Der Spadix von *A. sarawakensis* ist im Schnitt 16cm lang (n=11) und in mehrere Bereiche unterteilt, die mit dem freien Auge leicht unterschieden werden können (Abb. 1c). Im untersten Bereich befinden sich weibliche Blüten ohne Perianth, mit einem ovalen Fruchtknoten, einem kurzen nur wenige mm langen Griffel und einer prominenten ovalen Narbe. Die Karpelle sind nebeneinander am Spadix angeordnet und berühren sich, die Griffel und Narben berühren sich allerdings nicht. Dieser weibliche Bereich hat eine durchschnittliche Länge von 2,5cm (n=11) und trägt im Durchschnitt 231 Blüten (n=11).

An den weiblichen Bereich angeschlossen folgt ein steriler Bereich, welcher dicht mit staminodialen Blüten besetzt ist. Durchschnittliche Länge: 1,4 cm (n=11); durchschnittliche Anzahl an Staminodien: 74 (n=9). Es folgt der im Schnitt mit 394 männlichen Blüten (n=9) besetzte, männliche Bereich, welcher eine durchschnittliche Länge von 3,9cm (n=11) aufweist. Davon liegen durchschnittlich 2,2cm (n=11) innerhalb und 1,7cm (n=11) außerhalb der von der Spatha am 3.Tag gebildeten Einschnürung.

Der männliche Bereich geht in den durchschnittlich 8,2cm langen hellgelb gefärbten, spitz zulaufenden Appendix über. Der längste gemessene Appendix hatte 9,9 cm und war Teil eines 19cm langen, und damit des längsten vermessenen Spadix. Die Spatha überragt den Spadix jeweils um mehrere cm und läuft gegen Ende spitz zu. Der obere Teil der Spatha ist grünweiß gefärbt und der untere Teil reinweiß mit rötlichen Querbinden. Alle gemessenen Längen, gezählten Blüten und die daraus berechneten Mittelwerte, werden in Tab.1 zusammengefasst.

Tab. 1: Die Länge der verschiedenen Bereiche am Spadix von 11 Infloreszenzen in cm, die Anzahl der weiblichen-, männlichen- und sterilen Blüten und die daraus berechneten Mittelwerte.

weibl. Bereich cm	steriler Bereich cm	männl. Bereich innen cm	männl. Bereich außen cm	männl. Bereich total cm	Appendix cm	Spadix total cm	weibl. Blüten Anzahl	männl. Blüten Anzahl	sterile Blüten Anzahl	Mittelwert
2,5	1,5	1,9	2	3,9	6,5	14,4	212	431	92	
2,5	1	3	1,5	4,5	7,8	15,8	176	324	85	
3	1,2	2,5	1,7	4,2	9,4	17,8	272	408	75	
3	1,7	2,5	1,9	4,4	9,9	19	274	384	81	
2	1,5	2,5	1,2	3,7	7,4	14,6	223	424	52	
2,3	1,5	1,7	1,5	3,2	6,4	13,4	219	365	82	
2	1,7	1,7	1,5	3,2	7,3	14,2	215	/	/	
2,8	1,6	2,2	2,5	4,7	9,7	18,8	284	/	/	
2	1,4	2,5	0,9	3,4	7,9	14,7	209	369	75	
2,5	1	2	1,7	3,7	7,7	14,9	232	420	55	
3,3	1,4	2	2	4	9,7	18,4	225	417	69	
2,5	1,4	2,2	1,7	3,9	8,2	16	231	393,5	74	



Abb. 2. Infloreszenz von *A. sarawakensis* 1a. Die 3 Bereiche in die Temperaturfühler inseriert wurden: 1) Appendix, 2) oberer-, 3) unterer männl. Bereich. 1b. Aufbau einer Infloreszenz im geöffneten Zustand. 1c. Aufgeschnittene Infloreszenz und Vergrößerung der vier Bereiche.

### Blühverlauf:

Die Anthese von *Alocasia sarawakensis* dauert ungefähr 48 Std. (Abb. 2). Die Spatha beginnt sich etwa ab 16:00 des 1. Tages zu öffnen. Der Öffnungsprozess dauert fast die ganze Nacht. Vor Sonnenaufgang von Tag 2 hat die Infloreszenz bereits ihre volle Öffnung erreicht, wobei der Appendix und ein Teil des männlichen Bereichs freigelegt sind, jedoch der sterile und weibliche Bereich weiterhin von der Spatha so umschlungen sind, dass diese einen Kessel bildet. Der Abstand zwischen Spathawand und männlichen Blüten beträgt im Eingangsbereich in den Kessel zu diesem Zeitpunkt im Schnitt 3mm (n=3).

Zwischen 4:15 – 5:00 des 2.Tages ist erstmals ein leichter Duft zu spüren, dessen Intensität sich zwischen 5:00 und 6:00 verstärkt (n=16) und intensiv duftet (nach Waschmittel mit fruchtiger Note), sodass er über mehrere Meter wahrgenommen werden kann. Es hat den Anschein, als würde der hauptsächlich vom Appendix ausgehende Duft, in Schüben abgegeben werden. Zu dieser Zeit der Anthese sind die Narben der weiblichen Blüten deutlich mit einem feuchten Sekret überzogen und Stigmarezeptivität konnte durch Tests mit Peroxidasestreifen nachgewiesen werden. Die Duftproduktion endet gegen 7:30 und der obere Teil der Spatha, welcher nicht Teil des Kessels ist, beginnt sich im Laufe des Vormittages nach Hinten zusammenzurollen oder um 180° nach Hinten zu biegen sodass die Spitze nach unten zeigt und der einst obere Teil nun außen am Kessel anliegt. Bis zum Einbruch der Dunkelheit und während der folgenden Nacht kommt es zu keinen weiteren Spathabewegungen.

Noch vor Sonnenaufgang, zwischen 5:00 und 5:30 (n=21) des 3.Tages, schnürt sich der Eingang zum Kessel innerhalb kürzester Zeit bis auf ein oder zwei ca. 1mm große, runde Öffnungen ein (Abb. 3). Diese Öffnungen werden durch die am Rand leicht eingerollte Spatha gebildet und formen schließlich den einzigen Ausgang aus dem Kessel (Abb. 3c). Manchmal formt sich dabei auch ein kleiner Spalt von ca. 1mm Breite. Gleichzeitig beginnt der Pollenausritt an den männlichen Blüten. Die echinaten Pollenkörner werden aus den Theken herausgedrückt und rieseln am Spadix nach unten, sodass sie auf dem Ring, den die Spatha bei der Einschnürung bildet, liegen bleiben. Ein relativ großer Teil der Pollenkörner wird allerdings im Inneren des Kessels abgegeben, da der männliche Bereich sowohl außerhalb als auch innerhalb der Spathaeinschnürung liegt (Abb. 3d). Dieses Ereignis beendet die Anthese und die Einschnürung der Spatha bleibt von nun an wie sie ist.

Der zurückgerollte bzw. zurückgeklappte obere Teil der Spatha verwelkt rasch und fällt nach wenigen Tagen ab. Der Appendix färbt sich in der Nacht von 2. auf 3.Tag dunkelorange, und fällt ebenfalls einige Tage bis Wochen später, zusammen mit dem, über der Spathaeinschnürung befindlichen, männlichen Teil ab.

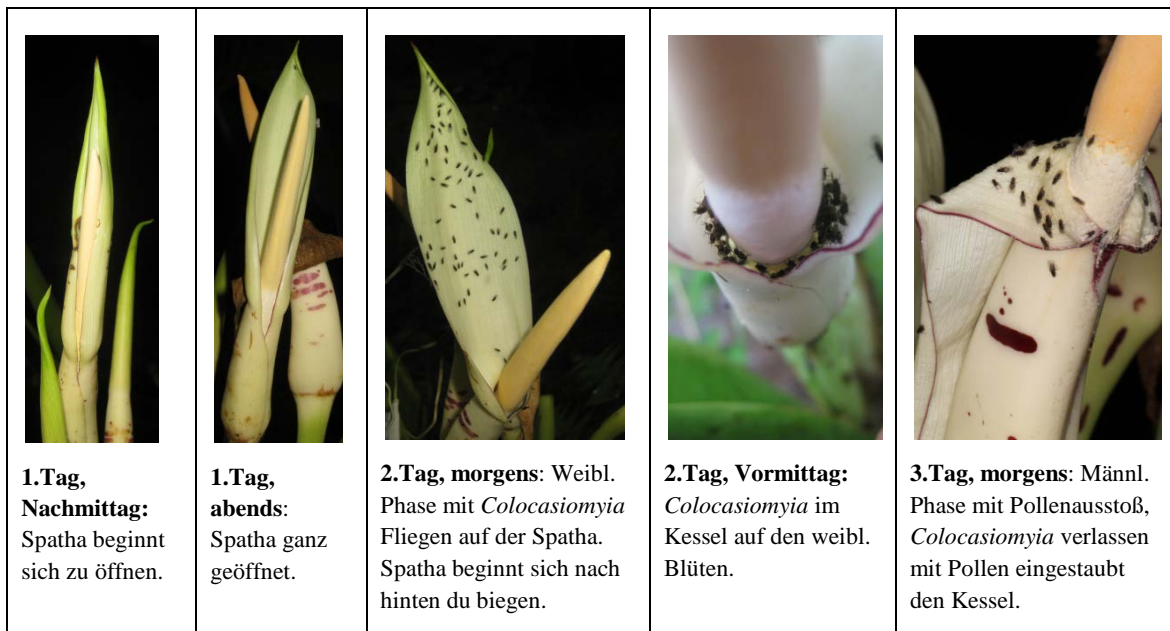


Abb. 2. Die dreitägige Anthese mit den Hauptereignissen der einzelnen Tage.

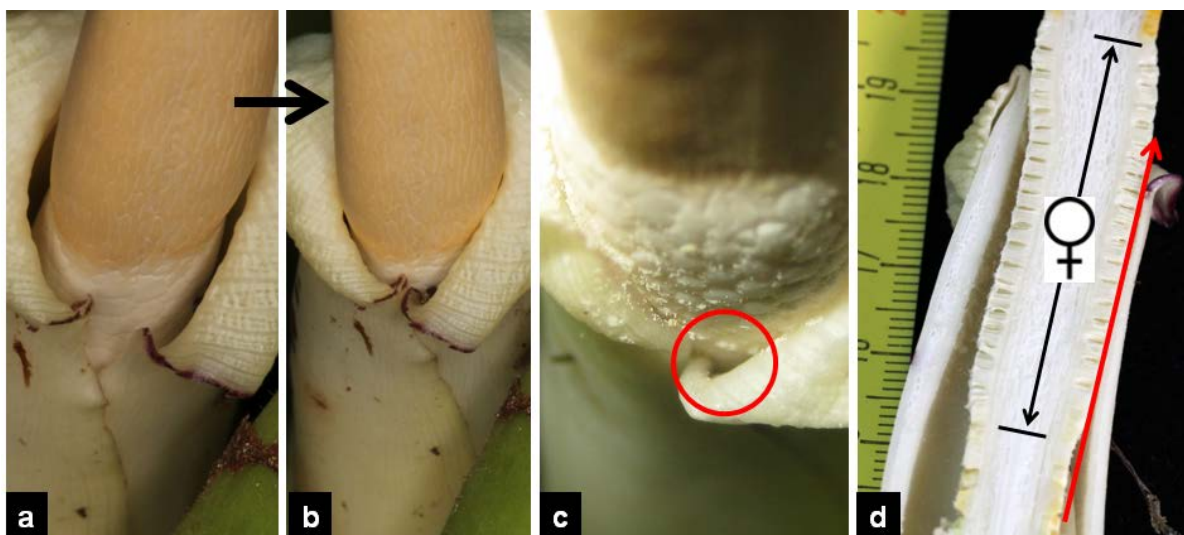


Abb. 3. Vorgang der Spathaeinschnürung bei *Alocasia sarawakensis* am Morgen von Tag 3 der Anthese zwischen 5:00 (3a.) und 6:00 (3b.). 3c. Die Spatha formt dabei ein bis zwei kleine Löcher oder einen engen Spalt. 3d. Um den Kessel zu verlassen, müssen die Fliegen entlang des gesamten männlichen Bereichs klettern und kommen dabei mit Pollen in Berührung.

### Thermogenese:

In allen gemessenen Infloreszenzen konnte eine Erwärmung festgestellt werden. Die Dauer dieser durch Thermogenese bedingten Erwärmung beträgt ca. 35 Std. (Abb. 5 und Abb. 6). Der Spadix beginnt sich in der Nacht nach der Spathaöffnung bis 6:00 auf etwa 30C° aufzuheizen. Dabei erwärmen sich der gesamte männliche Bereich und der Appendix. Dann erwärmt sich der Appendix sehr schnell bis 6:45 auf etwa 43C° (Umgebungstemperatur 22C°; Differenz rund 21C°. Die Temperatur des männlichen Bereichs zu dieser Zeit beträgt 38C° im oberen und 33C° im unteren Teil. Nach dieser

Temperaturspitze sinkt die gesamte Spadixtemperatur bis 11:00 auf 31C°, was immer noch 4C° mehr als die Umgebungstemperatur ist, und hält diese Temperatur bis in die folgende Nacht hinein. Ab 0:00 gibt es einen weiteren Temperaturanstieg bis 6:45 auf 36C° (Umgebungstemperatur 23C°), wobei sich diesmal nur der männliche Teil erwärmt, jedoch nicht der Appendix. Ab 10:00 erreichen alle gemessenen Bereiche wieder Umgebungstemperatur und in der darauffolgenden Nacht kommt es zu keiner weiteren Erwärmung. Die Spitzenwerte der einzelnen Bereiche von den drei gemessenen Infloreszenzen werden in Tab. 2 zusammengefasst.

**Tab.2. Die Spitzenwerte der einzelnen Bereiche der drei gemessenen Infloreszenzen in C° an beiden Tagen thermogenetischer Aktivität als totaler Temperaturwert und als Differenz zur Umgebungstemperatur, sowie die daraus berechneten Mittelwerte.**

Infloreszenz	Tag	Uhrzeit	Umgebung	Appendix	männl. Bereich oben	männl. Bereich unten	Diff. Appendix	Diff. männl. Bereich oben	Diff. männl. Bereich unten
Nr.1	2.Tag	06:35	22,7	44,2	39,8	33,5	21,5	17,1	10,8
	3.Tag	06:35	22,5	24	31,7	35,3	1,5	9,2	12,8
Nr.2	2.Tag	06:50	22,9	43,3	40,2	33,9	20,4	17,3	11
	3.Tag	06:50	23,2	24,5	32,7	36,3	1,3	9,5	13,1
Nr.3	2.Tag	06:45	22	43,1	34,9	33,2	21,1	12,9	11,2
	3.Tag	06:45	23	24,5	34,5	35,7	1,5	11,5	12,7
Mittelwert	2.Tag	06:43	22,5	43,5	38,3	33,5	21	15,7	11
	3.Tag	06:43	22,9	24,3	32,9	35,7	1,4	10	12,8

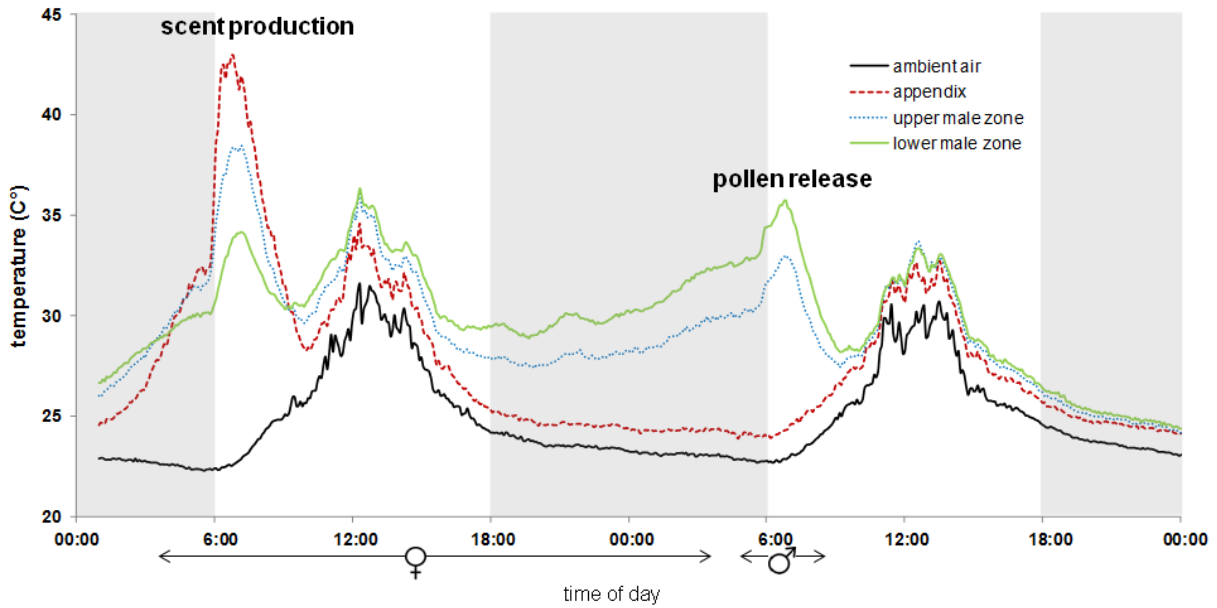


Abb. 4. Temperaturkurven der 3 Messpunkte (oberer- und unterer männl. Bereich, Appendix), zusammen mit der Umgebungstemperatur während der dreitägigen Anthese. Die Kurven wurden aus den Mittelwerten von 3 gemessenen Antheseverläufen berechnet. Die grau unterlegten Bereiche kennzeichnen die Nächte. Bei dem durch Thermogenese bedingten Temperaturanstieg am Morgen der Duftproduktion (Tag 2 / weibl. Phase), erwärmen sich vor allem der Appendix und der obere männl. Bereich. Am Morgen der Pollenproduktion (Tag 3 / männl. Phase) erwärmt sich nur der männl. Bereich. Die ungefähre Dauer der weiblichen bzw. männlichen Phase der Infloreszenz wird unter der X-Achse angedeutet.

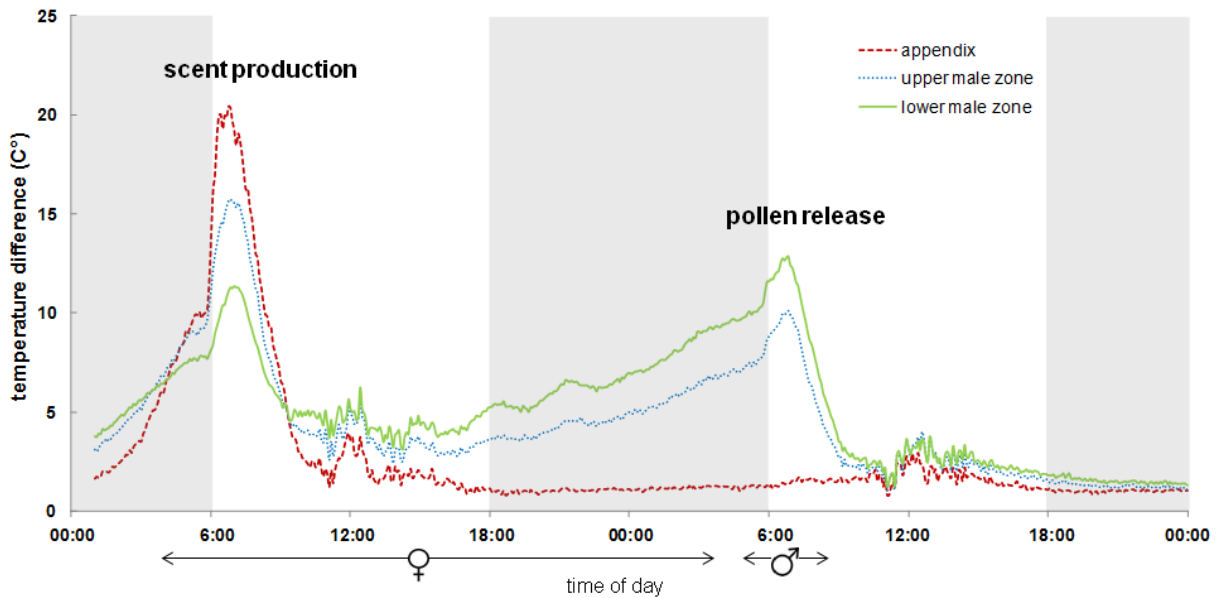


Abb. 5. Temperaturkurven der 3 Messpunkte (oberer- und unterer männl. Bereich, Appendix), als Differenz zur Umgebungstemperatur während der dreitägigen Anthese. Die Kurven wurden aus den Mittelwerten von 3 gemessenen Antheseverläufen berechnet. Die grau unterlegten Bereiche kennzeichnen die Nächte. Bei dem durch Thermogenese bedingten Temperaturanstieg am Morgen der Duftproduktion (Tag 2 / weibl. Phase), erwärmen sich vor allem der Appendix und der obere männl. Bereich. Am Morgen der Pollenproduktion (Tag 3 / männl. Phase) erwärmt sich nur der männl. Bereich. Die ungefähre Dauer der weiblichen bzw. männlichen Phase der Infloreszenz wird unter der X-Achse angedeutet.

Die Temperaturmessung des weiblichen und des sterilen Bereiches in der 2. Nacht zeigt, dass sich der sterile Bereich wie der männliche Bereich um etwa 10°C erwärmt, jedoch der weibliche nur maximal 2,5°C wärmer als die Umgebungstemperatur wird (Abb.6).

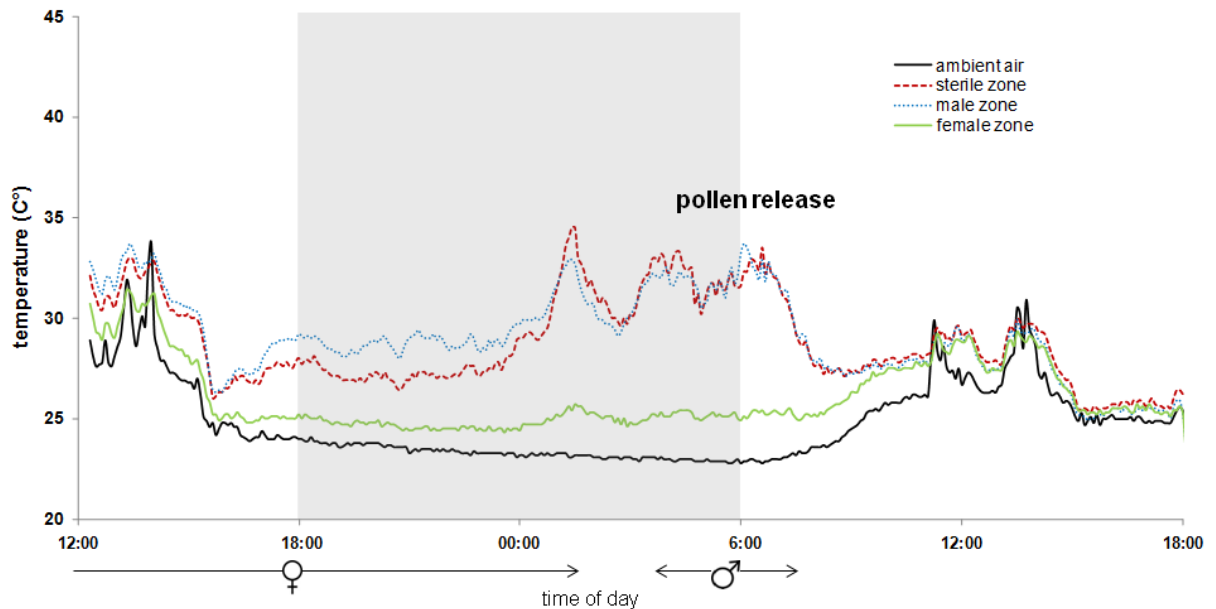


Abb. 6. Temperaturkurven der 3 Messpunkte einer Infloreszenz (männl., steriler- und weiblicher Bereich), zusammen mit der Umgebungstemperatur während der Nacht vor- und am Morgen der Pollenproduktion. Der grau unterlegte Bereich kennzeichnet die Nacht. Während der Nacht und am Morgen der Pollenproduktion (Tag 3 / männl. Phase), erwärmen sich der männl.- und der sterile Bereich deutlich auf über 30°C, wobei der weibliche Bereich nur eine sehr schwache Thermogenese von ca. 2,5°C erfährt. Die ungefähre Dauer der weiblichen bzw. männlichen Phase der Infloreszenz wird unter der X-Achse angedeutet.

### Fruchtentwicklung:

Die Spatha umhüllt bis zur Fruchtreife den gesamten weiblichen Teil und behält die weiße Farbe mit rötlichen Querbinden bei (Abb.7a). Bereits einen Tag nach der Anthese beginnt jegliches Blütengewebe mit Ausnahme der Karpelle zu mazerieren und es entsteht binnen weniger Tage ein wässriges, übel riechendes Milieu im Inneren der Infrukteszenz. Der obere männliche Teil und der Appendix fallen bereits nach einigen Tagen bis Wochen ab. Dabei entsteht theoretisch ein Eingangsbereich, welcher aber durch die Reste des weichen männlichen Spadixteils verschlossen bleibt. Während der Fruchtentwicklung, welche vermutlich mehrere Monate in Anspruch nimmt, wird dieses Milieu immer trockener und sauberer, wobei auch der Gestank immer mehr verschwindet. Ab einem gewissen Zeitpunkt öffnet sich die mittlerweile prall angeschwollene Infrukteszenz indem sich die Spatha entlang drei bis vier Längsrissen nach unten aufrollt (Abb.7b). Dieser Vorgang läuft über mehrere Tage kontinuierlich ab und legt jeden Tag weitere orange Früchte frei. Die etwa 1cm langen und 5mm breiten orangen Beeren sind fleischig, enthalten mehrere Samen und sind durch den Kontrast zur weißen Spatha sehr gut zu erkennen (Abb.7c). Der Spadix, an dem die Früchte sitzen, bleibt während und nach der Fruchtentnahme in einer aufrechten Position. Die leere Infrukteszenz bleibt noch

mehrere Tage bis Wochen nach der Fruchtentnahme an der Pflanze stehen bis sie schließlich abfällt (Abb. 7e).

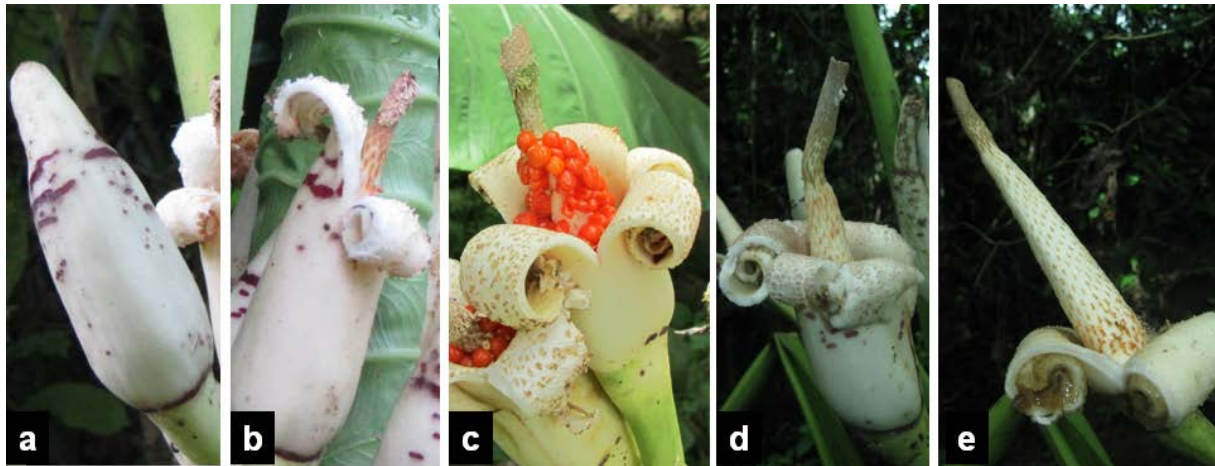


Abb. 7. Öffnungsprozess der Infrukteszenzen von *Alocasia sarawakensis*. 7a. Vor Öffnung, 7b. Beginn der Öffnung, 7c. Früchte werden sichtbar. Man beachte den Farbkontrast der orangenen Beeren auf dem weißen Hintergrund der Spatha. 7d. + 7e. Nach kurzer Zeit wurden alle Früchte entnommen und die Infloreszenz bleibt im leeren Zustand mehrere Tage bis Wochen an der Pflanze stehen.

### **Blütenbesucher:**

Es konnten verschiedene Blütenbesucher aus unterschiedlichen Insektenordnungen beobachtet werden (Diptera, Hymenoptera, Orthoptera). Sie erscheinen alle zu ganz bestimmten Zeiten im Blühverlauf und verweilen unterschiedlich lange auf oder in den Infloreszenzen. Durch spezifisches Verhalten während der Besuche und unterschiedliche Körpergröße kommen nicht alle Besucher mit weiblichen und männlichen Blüten zur richtigen Zeit in Kontakt, um als Bestäuber fungieren zu können. Im Folgenden werden die einzelnen Blütenbesucher und deren Verhalten, gekoppelt mit den Ereignissen der Anthese beschrieben und in Tab.3 zusammengefasst.

Tab. 3: Die 3 Tage der Anthese von *Alocasia sarawakensis* mit den Hauptereignissen und den Blütenbesuchern der einzelnen Tage aufgeteilt in 3 Zeitperioden (Morgen, Vormittag, Abend).

Zeit	1.Tag	2.Tag	3.Tag
5 - 7	Spatha geschlossen	Spatha geöffnet, Duftausstoß, Ankunft von <i>Colocasiomyia</i> und cf. <i>Atherigona</i> , Narben rezeptiv	Pollenausstoß, kein Duft, Spatha schließt sich bis auf 1-2 kleine Löcher, <i>Colocasiomyia</i> fliegen weg, Ankunft von cf. <i>Atherigona</i> und Bienen
8 - 12	Spatha geschlossen	<i>Colocasiomyia</i> im Kessel und auf Spatha, Duftausstoß beendet	<i>Colocasiomyia</i> fliegen weg, kleine Löcher bleiben geöffnet
16 - 2	Spatha öffnet sich	Obere Spatha rollt sich ein, <i>Colocasiomyia</i> im Kessel, Kessel noch geöffnet	Obere Spatha verwelkt, Appendix verändert seine Farbe, keine Besucher mehr da



Diptera: Die ersten Besucher sind Dipteren aus 2 verschiedenen Familien:

1. Taufliegen (Drosophilidae, Colocasiomyia):

Sie erscheinen im Morgengrauen um ca. 6:00 des 2.Tages der Anthese. Zu diesem Zeitpunkt duftet der Appendix bereits sehr stark. Die Fliegen sind mit einer Breite von 0,5mm und einer Länge von 2mm die kleinsten Fliegen, die *A. sarawakensis* besuchen. Es handelt sich dabei um die noch unbeschriebene Art *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica*. Die Fliegen wurden stets in einer sehr hohen Individuendichte vorgefunden. Aus 2 Infloreszenzen gezählte Fliegen ergaben 123 bzw. 178 Individuen. Es wurden Pollenkörner an ankommenden Fliegen festgestellt.

Sie landen erst am oberen Teil der weißen Spatha und beginnen dort mit ihrem Rüssel die Oberfläche abzutupfen (Abb. 8a, Abb. 2). Mit dem bloßen Auge, konnte jedoch keine von der Spatha abgegebene Flüssigkeit festgestellt werden. Kurz darauf klettern sie entlang der Spatha in den Kessel, wobei sich bis 8:00 durchaus noch viele Individuen auf dem oberen Teil der Spatha aufhalten können. Im Kessel lecken die Tiere an den feuchten Narben, vermutlich um Stigmasekret aufzunehmen und klettern zwischen den Blüten, auf den Narben und an der inneren Spathawand umher (Abb. 8c). Dabei kommt der an ihnen anhaftende Pollen mit den rezeptiven Narben in Berührung.

Es konnten mehrfach sowohl Kopulationen als auch Eiablageverhalten beobachtet werden (Abb. 8b, 8d). Die weißen, länglichen Eier werden zwischen die Karpelle einzeln oder zu mehreren nebeneinander abgelegt (Abb. 8e). Die Eier werden ausschließlich im weiblichen Bereich des Spadix abgelegt. Die Fliegen halten sich den restlichen Tag und die darauffolgende Nacht ausschließlich im Kessel auf. Kein einziges Individuum wurde dabei beobachtet, dass es den Kessel in dieser Zeitspanne wieder verlassen hätte.

Im Morgengrauen des 3.Tages (5:30 – 6:30) beginnen die Fliegen einzeln den Kessel zu verlassen. Dabei müssen sie sich durch die, von der Spathaeinschnürung gebildete, Öffnung zwängen (Abb. 3d) (Die Bildung dieser Öffnung wird weiter oben im Text genauer beschrieben). Die Einschnürung setzt sich auch noch weiter nach unten fort und so werden die Fliegen beim Verlassen des Kessels an die männlichen Blüten gedrückt, die gerade mit dem Pollenausstoß begonnen haben (Abb. 3d). Wenn sie schließlich bei der Öffnung hinauskommen, sind sie komplett mit Pollen eingestaubt (Abb. 8g). Je nach Lichtintensität zum Zeitpunkt des Verlassens, fliegen sie sofort weg, oder sie sammeln sich im Ausgangsbereich und am herausragenden männlichen Teil des Spadix, bis es hell genug ist um wegzufiegen. Dabei rieselt noch mehr Pollen von oben auf ihren Körper und sie treten auf die Pollenkörner, die auf der Spatha liegen. Der häufigere beobachtete Fall ist jedoch, dass die Fliegen sofort wegfliegen. Ein Grund dafür sind verschiedene stachellose- und Honigbienen, die im Ausgangsbereich Pollen sammeln, und die Fliegen verschrecken (Abb. 10). Dabei kann man beobachten, wie die Fliegen aus der Öffnung herausschauen um auf eine Gelegenheit zu warten, bei der keine Biene den Ausgang versperrt (Abb. 10d, e). Bei

Vorhandensein von nahe gelegenen Infloreszenzen die sich gerade am 2.Tag der Anthese befanden, konnte beobachtet werden, dass die frisch mit Pollen eingestaubten Fliegen diese zielgerichtet angefliegen sind (Abb. 8a).

Die Larven von *Colocasiomyia* schlüpfen bereits 1-2 Tage nach der Eiablage und ernähren sich vom mazerierenden Blütengewebe und vom übriggebliebenen Pollen (Abb. 8f). Wann und wo sich die Larven verpuppen, konnte im Rahmen der Untersuchung nicht festgestellt werden. Es deutet jedoch alles darauf hin, dass die Larven vor der Verpuppung die Infrukteszenz verlassen, da in keiner aufgeschnittenen Infrukteszenz, egal in welchem Entwicklungsstadium, Puppen gefunden wurden.

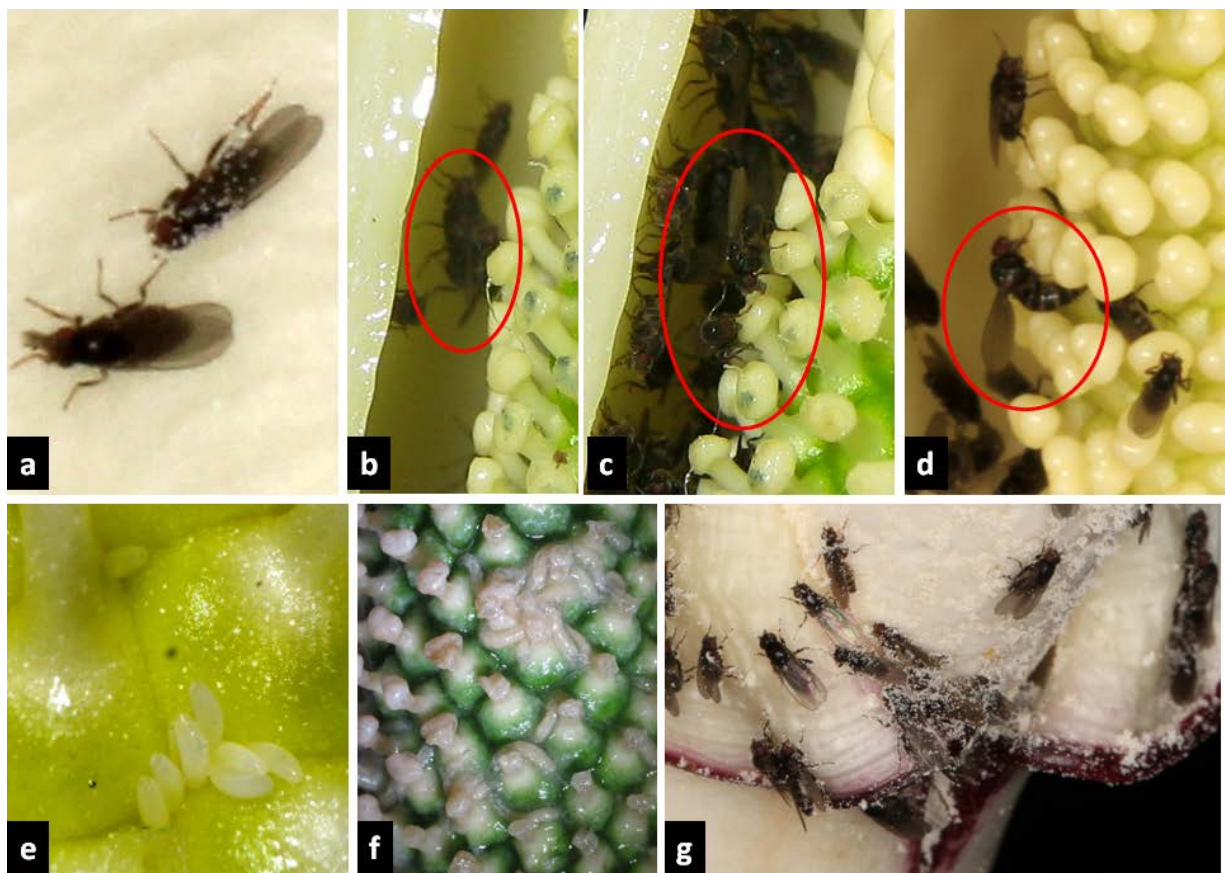


Abb. 8. *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* bei der Ankunft an *Alocasia sarawakensis* mit Pollen beladen (8a.), bei der Paarung im Kessel (8b.), bei der Aufnahme von Stigmasekret (8c.) und bei der Eiablage zwischen die weiblichen Blüten (8d.). 8e. Frisch abgelegte Eier. 8f. Geschlüpfte Larven bei der Nahrungsaufnahme im weiblichen Bereich des Spadix. 8g. Mit Pollen eingestaubte *Colocasiomyia* beim Verlassen des Kessels durch die einzige noch vorhandene Öffnung.

## 2. „Shoot-Flies“ (Muscidae, cf. *Atherigona*):

Diese 1,5mm breiten und 4mm langen Fliegen (Abb. 9) wurden auch schon am 1.Tag der Anthese, an der noch geschlossenen Infloreszenz beobachtet. Es scheint also, als würden sie nicht vom Duft angelockt werden, sondern generell von der weißen Spatha. Sie erscheinen auch am Morgen des 2.Tages etwas später als *Colocasiomyia* und in geringerer Anzahl. Meistens waren es 2-5 Individuen, die

an allen Teilen des Spadix und der Spatha schnell umhergelaufen sind (Abb. 9a). Sie kommen zwar ebenfalls teilweise mit den weiblichen Blüten in Berührung, allerdings wurden keine Pollenkörner auf ihrem Körper gefunden.

Auch cf. *Atherigona* nutzt den Spadix von *Alocasia sarawakensis* als Eiablageplatz, allerdings werden die Eier dieser Fliegenart zwischen die sterilen Blüten abgelegt oder am Rand des sterilen Bereichs aber niemals zwischen weibliche Blüten (Abb. 9b, c). Dabei inseriert die Fliege ihren Legeapparat relativ weit in die Spalten zwischen den sterilen Blüten, sodass die Eier darin stecken bleiben (Abb. 9b). Die Eier sind etwas größer als die von *Colocasiomyia* und stark der Länge nach gefurcht (Abb. 9c). Man kann die Eier der beiden Arten gut voneinander unterscheiden (Abb. 8e, Abb. 9c).

Cf. *Atherigona* hält sich nicht lange auf den Infloreszenzen auf und wurde weder bei der Paarung noch bei der Aufnahme von Stigmasekret beobachtet. Am Nachmittag und in der Nacht wurden in keinem Fall *Atherigona* Fliegen im Kessel oder auf der Spatha gefunden. Am Morgen von Tag 3 der Anthese erscheinen die Fliegen wieder an der Infloreszenz, jedoch sind sie zu groß um in den bereits geschlossenen Kessel zu gelangen (Abb. 9d, e, f). Teilweise wurden sie bei der Aufnahme von Pollen beobachtet. Die Larven von cf. *Atherigona* schlüpfen ebenfalls nach 1-2 Tagen aus den Eiern und fressen hauptsächlich die männlichen Blüten im oberen Bereich des Spadix. Es wurden zwei leere Puppenhüllen in einer Infrukteszenz gefunden. Ob die Art sich generell in der Infrukteszenz verpuppt oder auch außerhalb ist noch unklar.

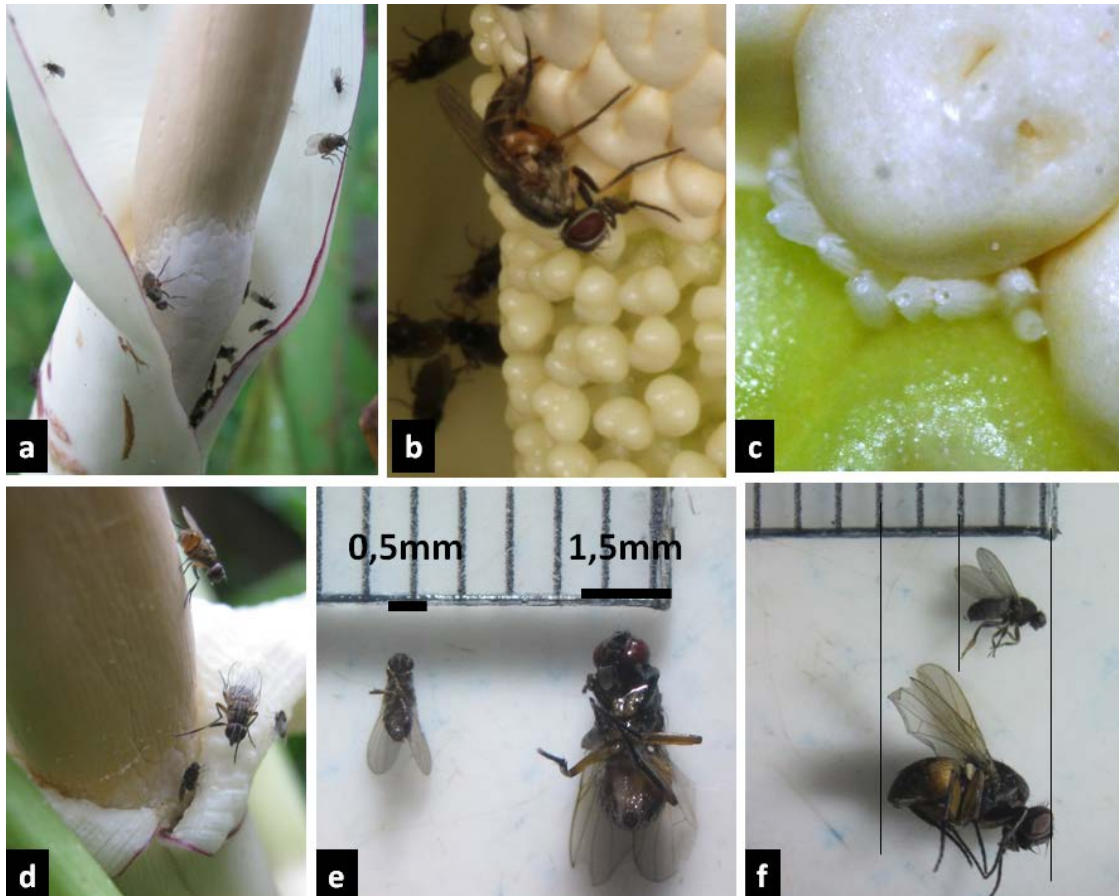


Abb. 9. 9a. Cf. *Atherigona* bei der Ankunft an *Alocasia sarawakensis*. 9b. Eiablage zwischen die sterilen Blüten. 9c. frisch abgelegte Eier mit starker Furchung. 9d. *Colocasiomyia* beim Verlassen des Kessels durch die 1mm breite Öffnung (kleine Fliege) und cf. *Atherigona* die nicht mehr in den Kessel gelangen kann. 9e., 9f. Größenvergleich zwischen *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* und cf. *Atherigona*.

### Hymenoptera:

#### 1. Bienen (Apidae; Apini + Meliponini):

Am Morgen des 3.Tages der Anthese, an dem der Pollen produziert wird, erscheinen sehr häufig verschiedene Arten sozialer Bienen (stachellose- und Honigbienen) an den Infloreszenzen (Abb. 10). Es wurden zwei Honigbienenarten (Apini: *Apis koschevnikovi*, *A. cerana*) (Abb. 10b, e) und drei stachellose Bienenarten (Meliponini: *Tetragonilla collina*, *Tetragonula melina*, *Tetrigona binghami*) (Abb. 10a, c, d) beobachtet. Diese sammeln den Pollen, der an dem männlichen Teil gebildet wird, der über der Einschnürung liegt, und somit frei zugänglich bleibt. Dabei versuchen sie immer wieder erfolglos das Eingangsloch aufzubeißen oder sich hineinzuzwängen um an den Pollen im Inneren des Kessels zu gelangen (Abb. 10c, d). Sie sind so erpicht darauf, an den Pollen zu gelangen, dass sie sogar versuchen den herauskommenden *Colocasiomyia* Fliegen den Pollen vom Körper zu putzen. Aus diesem Grund vermutlich, vermeiden die Fliegen wenn möglich, jeden Kontakt mit den Bienen (Abb. 10d, e).

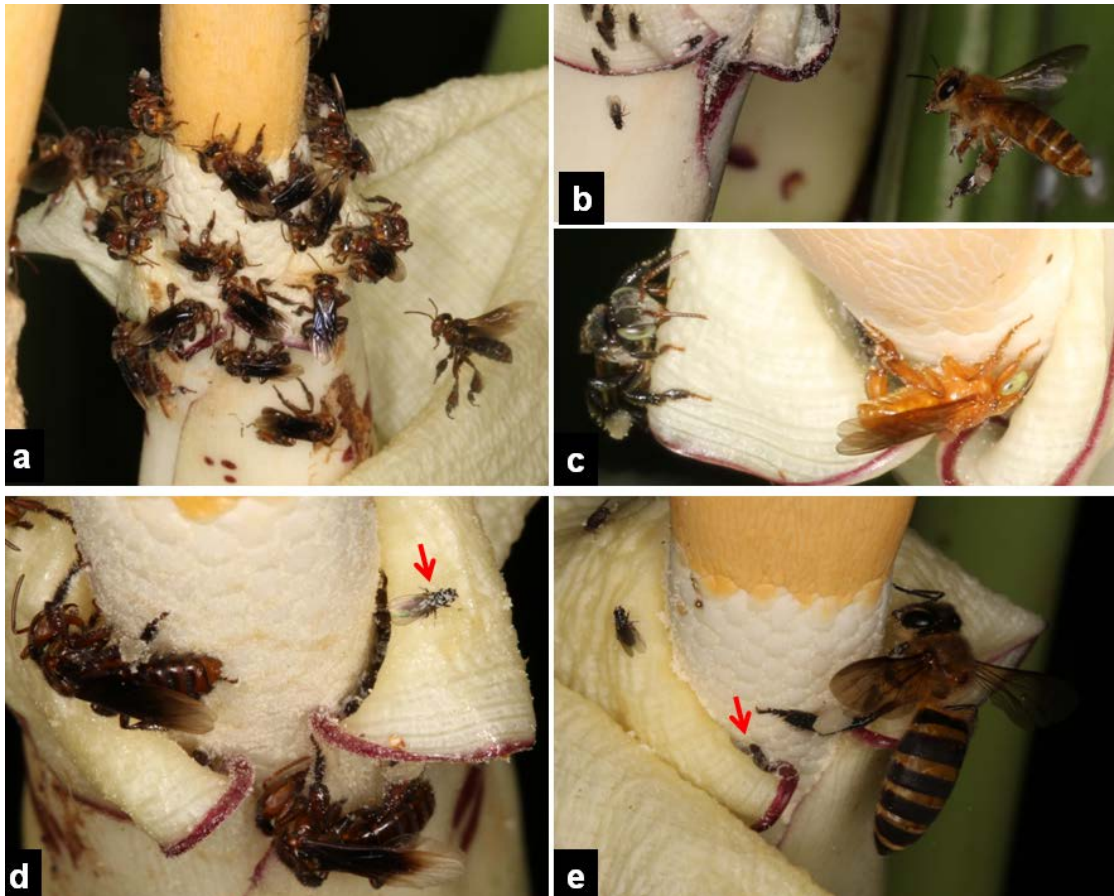


Abb. 10. Infloreszenzen von *Alocasia sarawakensis* am Morgen von Tag 3 der Anthese mit zahlreichem Besuch von *Tetrigona binghami* (10a.). 10b. Anflug von *Apis koschevnikovi*. 10c. *Tetragonilla collina* (links) und *Tetragonula melina* (rechts) beim Versuch in den Kessel einzudringen. 10d. Mit Pollen eingestaubtes Individuum von *Colocasiomyia* beim Verlassen des Kessels (roter Pfeil) durch einen ca. 1mm breiten Spalt, in einem Moment wo *Tetrigona binghami* gerade kurz den Ausgang freigibt. 10e. *Apis cerana* beim Pollensammeln mit bereits vollem Pollenhöschen und *Colocasiomyia* die gerade aus dem Kessel herauskommt (roter Pfeil).

## 2. Ameisen (Formicidae):

In der Nacht von 2. auf 3.Tag der Anthese wurden gelegentlich unbestimmte Ameisen dabei beobachtet, wie sie *Colocasiomyia* Fliegen aus dem Kessel herustragen. Dabei kam es vor, dass die Fliegen aus dem Kessel flüchteten und entlang des Appendix die Nacht verbrachten. Dadurch waren die Fliegen zur Zeit der Pollenproduktion nicht mehr im Kessel und kamen nicht in Kontakt mit Pollen.

## Orthoptera:

### Heuschrecken:

Verschiedene Heuschrecken wurden in der Nacht beim Fressen des Appendix beobachtet. In keinem Fall wurden die Tiere im Kessel oder am frühen Morgen dabei gesehen.

### Fortpflanzungssystem:

Von den zehn Infloreszenzen, bei denen Bestäuber durch Gazebeutel ausgeschlossen wurden, entwickelte sich keine einzige weiter. Drei gingen verloren nachdem sie vermutlich von Sambar Hirschen (*Rusa unicolor*) abgefressen wurden (Dieses Verhalten wurde mehrmals während der Nacht beobachtet). Von den 7 verbliebenen, waren nach 21 Tagen 3 bereits in einem verrottenden Zustand und 4 hatten keine entwickelten Karpelle. Das innere Milieu war nass und übel riechend. In keiner der 7 Infrukteszenzen waren Fliegenlarven oder Puppen zu finden.

Von den 16 während der Anthese für Bestäuber frei zugänglichen Infloreszenzen, hatten alle, entwickelte Karpelle und waren in einem guten Zustand. Außerdem waren in 15 davon Fliegenlarven vorhanden und das innere Milieu war ebenfalls nass und übelriechend. In keinem Fall konnten Fliegenpuppen gefunden werden. Eine Infrukteszenz war bereits trocken und es waren weder Fliegenlarven noch Puppen von *Colocasiomyia* vorhanden. In dieser Infrukteszenz wurden an der Spitze zwei Puppenhüllen von cf. *Atherigona* gefunden.

### Experiment zu Pollenimport und Eiablage:

In keiner der vier Infloreszenzen, die abgeschnitten wurden bevor Besucher eintrafen, wurden Pollenkörner auf den Narben, oder abgelegte Eier gefunden (Abb. 11, Abb. 12a).

In den fünf frei zugänglichen Infloreszenzen befanden sich auf 99,1% der Narben Pollenkörner. Davon befanden sich auf 82,7% mehr als 5 Pollenkörner (Abb. 12c). Sobald die echinaten Pollenkörner (Abb. 12b) auf die Narbe gelangen, verändern sie ihre Oberflächenstruktur, wobei es scheint als würden sich die Stacheln mehr oder weniger auflösen (Abb.12d). Zwischen den Blüten wurden zahlreiche Eier abgelegt. Davon wurden durchschnittlich 242,2 Eier von *Colocasiomyia*, zwischen den weiblichen Blüten, und 54,8 Eier von cf. *Atherigona*, zwischen den Staminodien, gefunden. Die Ergebnisse des Experiments werden in Abb. 11 graphisch dargestellt.

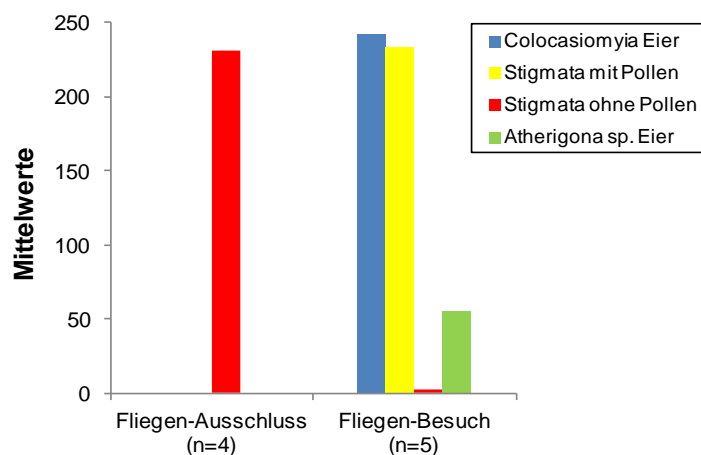


Abb. 11. Ergebnisse des Pollen - Import Experiments, bei dem 4 Infloreszenzen, vor (Fliegen-Ausschluss), und 5 Infloreszenzen nach einem Besuch (Fliegen-Besuch) durch *Colocasiomyia* und cf. *Atherigona*, auf Pollenkörner auf den Narben und auf die Anzahl von Fliegeiern untersucht wurden.

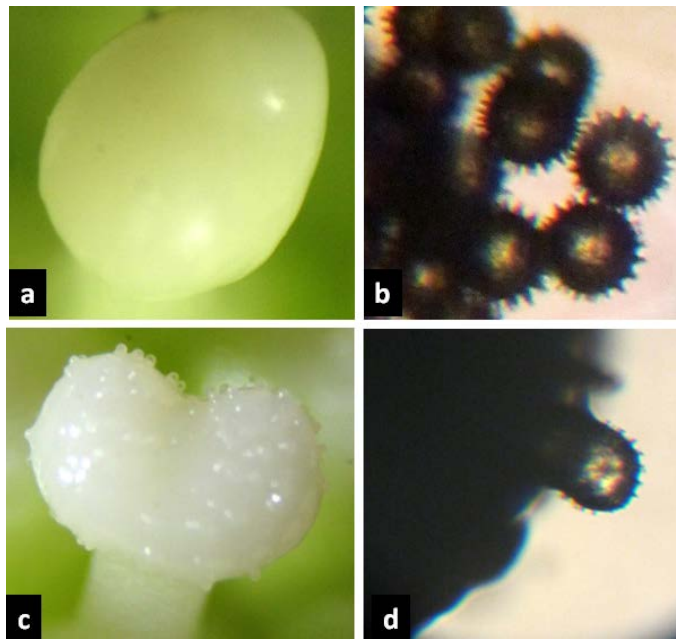


Abb. 12. 12a. Rezeptive Narbe von *Alocasia sarawakensis* ohne Pollenkörner (Fliegen-Ausschluss). 12b. Pollenkörner von *A. sarawakensis* unter dem Durchlichtmikroskop, man beachte die echinate Oberfläche. 12c. Narbe von *A. sarawakensis* mit Pollenkörnern auf der Oberfläche (Fliegen-Besuch). 12d. Pollenkorn auf der Narbe im Durchlichtmikroskop, kurze Zeit nachdem es auf die Narbe gelangt ist; man beachte das Verschwinden bzw. Auflösen der echinaten Oberfläche.

## Diskussion:

### Blühverlauf:

Die Anthese von *Alocasia sarawakensis* ist ein drei tägiger Vorgang wobei der 1.Tag lediglich die Öffnung der Spatha beinhaltet. Die Duftproduktion und die damit einhergehende Anlockung der Bestäuber finden am Morgen des 2.Tages statt. Die Anthese wird mit dem Ausstoß des Pollens, am Morgen des 3.Tages beendet und die Bestäuber verlassen die Infloreszenz um weitere Infloreszenzen, welche sich am Tag 2 der Anthese befinden, aufzusuchen.

Eine ähnliche Abfolge findet sich auch bei *Alocasia macrorrhizos*, jedoch öffnet sich hier die Spatha erst am frühen Morgen und beginnt sofort mit der Duftproduktion (Takenaka Takano *et al.*, 2012). Auch bei *A. odora* öffnet sich die Spatha erst am Morgen der Duftproduktion (Yafuso, 1993). Bei beiden Arten kommt es wie bei *A. sarawakensis* zum Pollenausstoß am nächsten Morgen, jedoch verlassen die Fliegen bei *A. odora* nicht wie bei *A. macrorrhizos* und *A. sarawakensis* zügig die Infloreszenz, sondern bleiben bis zu drei weitere Tage am männlichen Spadixbereich sitzen (Yafuso, 1993). Eine weitere Besonderheit von *A. odora*, im Gegensatz zu *A. sarawakensis* ist, dass *A. odora* weiterhin über mehrere Tage Duft produziert und Fliegen auch noch in der männlichen Phase angelockt werden (Yafuso, 1993). Weitere Arten aus den nahe verwandten Gattungen *Stuednera* und *Furtadoa* werden ebenfalls am frühen Morgen von Fliegen besucht (Mori & Okada, 2001; Takenaka *et al.*, 2006). Dies zeigt, dass die Anlockung am frühen

Morgen wahrscheinlich eine generelle Anpassung an Bestäubung durch *Colocasiomyia* Fliegen ist.

### **Morphologie:**

Ein bemerkenswertes morphologisches Merkmal von *A. sarawakensis* ist die Einschnürung der Spatha. Dabei ist die Höhe am Spadix, der Zeitpunkt sowie die Art und Weise der Einschnürung genauer zu betrachten. Bei *A. macrorrhizos* und *A. odora* befindet sich der gesamte männliche Bereich des Spadix oberhalb der Einschnürung. Versteckt bleiben bei diesen Arten nur ein Großteil des sterilen und der gesamte weibliche Bereich (Yafuso, 1993; Takenaka Takano *et al.*, 2012). Im Gegensatz dazu ragt bei *A. sarawakensis* nur ein kleiner Teil des männlichen Bereichs aus dem Kessel heraus. Bei der Schwesterart von *A. sarawakensis*, *A. melo* (Nauheimer *et al.*, 2012), ist sogar der ganze männliche Bereich im Kessel versteckt (Hay *et al.*, 1997). Eine mögliche Hypothese für diese Entwicklung wäre ein Absenken des männlichen Bereichs um den Diebstahl von Pollen durch Bienen in einer kritischen Phase der Bestäubung zu minimieren. Dieses Verhalten von Bienen konnte bei Eintreten der männlichen Phase bei *A. sarawakensis* beobachtet werden, und wird auch bei *A. macrorrhizos* beschrieben (Takenaka Takano *et al.*, 2012). Da bei *A. macrorrhizos* der gesamte männliche Bereich über der Einschnürung liegt, und die Fliegen erst beim Verschließen des Kessels diesen verlassen, kann der Pollen nur von oben auf die Fliegen fallen. Takenaka Takano *et al.* (2012) beschreiben diesen Vorgang als „Pollendusche“. Wenn nun Bienen, die bereits im Morgengrauen die Infloreszenz besuchen, den gesamten Pollen absammeln noch bevor alle Fliegen den Kessel verlassen haben, ist die Wahrscheinlichkeit kleiner, dass auch wirklich alle Fliegen mit Pollen eingestaubt werden. Im Falle von *A. sarawakensis* kommen definitiv alle Fliegen, bereits im Kessel bzw. bei ihrem Weg aus dem Kessel, mit Pollen in Kontakt, unabhängig davon wie schnell die Bienen den Pollen außerhalb des Kessels absammeln.

Um diesen theoretischen Schutzmechanismus zu ermöglichen, sind offensichtlich weitere Modifikationen der Spathaeinschnürung notwendig. Bei *A. sarawakensis* schnürt sich die Spatha bereits bevor es hell wird, zwischen 5:00 und 5:30, ein und bildet einen bzw. manchmal zwei 1mm breite Ausgänge. Ohne diese Ausgänge wären die Fliegen eingesperrt, da sie vor Sonnenaufgang nicht aus dem Kessel klettern. Außerdem läuft die Einschnürung relativ rasch ab, was für ein Verlassen des Kessels möglicherweise zu kurz wäre. Sobald es hell wird, klettern die Fliegen innerhalb des Kessels diesem Ausgang entgegen. Dabei müssen sie sich an den männlichen Blüten vorbeizwängen und werden völlig mit Pollen beschmiert. Eine ähnliche Strategie der Applikation von Pollen ist für *Cypripedium* und *Coryanthes* (Orchidaceae) beschrieben worden (Darwin, 1877; Gerlach, 2011; Edens - Meier *et al.*, 2011). Man kann den Mechanismus bei *A. sarawakensis* durchaus als Halbfalle bezeichnen, bei der die Fliegen zwar nicht komplett eingesperrt werden, jedoch durch spezialisierte Spathabewegungen in ihrem Verhalten so manipuliert werden, dass sie einen gerichteten Weg gehen müssen, der zwangsläufig dazu führt maximal mit Pollen in Berührung zu kommen.



Ein weiterer Effekt, den der enge Ausgang aus dem Kessel hat, ist der Ausschluss anderer Insekten am 3.Tag der Anthese. Dabei handelt es sich um die schon erwähnten Bienen, aber auch um eine weitere Fliegenart aus der Gattung cf. *Atherigona*. Während die Bienen erfolgreich daran gehindert werden in den Kessel einzudringen um Pollen zu sammeln, werden die genannten Fliegen am 3.Tag der Anthese daran gehindert weitere Eier abzulegen. Da diese Fliegen am 2.Tag (Morgen der Duftproduktion) gleichzeitig mit *Colocasiomyia* Fliegen in den Kessel herabsteigen um Eier abzulegen, ist anzunehmen, dass sie dies auch am Tag der Pollenproduktion tun würden. Eine Zunahme an Eiern und damit in weiterer Folge an Larven dieser Fliegenart, führt möglicherweise zu einer verstärkten Konkurrenz mit *Colocasiomyia* Larven um Nahrungsressourcen und beeinträchtigt in weiterer Folge die Entwicklung der legitimen Bestäuber (*Colocasiomyia*) negativ. Ein Übernachten im Kessel durch cf. *Atherigona* ist ebenfalls nicht möglich, da diese aufgrund ihrer Größe den Kessel nach Sonnenaufgang nicht mehr verlassen könnten und wahrscheinlich deshalb schon vor Einbruch der Dunkelheit bzw. bereits kurz nach dem Ablegen der Eier die Infloreszenz verlassen. Eine ähnliche Aufgabe wird auch den Sperrblüten bei diversen *Arum* Arten zugeschrieben (pers. Komm., D. Bröderbauer), die zwar Fliegen aus der Familie *Psychodidae* ein Eintreten ermöglichen, jedoch größere Insekten effizient aussperren. Die Tatsache, dass sich bei *A. sarawakensis* die Spatha erst kurz vor Sonnenaufgang plötzlich schließt und nicht schon vorher, könnte daran liegen, dass die Sauerstoffkonzentration innerhalb des Kessels negativ beeinträchtigt würde, wenn sich der Kessel bereits am Abend bzw. während der Nacht schließen würde. Es hätte allerdings auch gewisse Vorteile in manchen Fällen, wo Ameisen dabei beobachtet wurden, wie sie nachts in den Kessel eindringen um *Colocasiomyia* Fliegen zu erbeuten. Die meisten Fliegen flüchteten daraufhin an die Spitze des Spadix und verweilten dort bis zum Sonnenaufgang. Dadurch kamen sie beim Verlassen der Infloreszenz nicht mehr in Kontakt mit den Pollenkörnern, was einen erfolgreichen Pollenexport verhindert.

### **Fruchtentwicklung:**

Wie auch bei *Alocasia macrorrhizos* beschrieben, entsteht während der Entwicklung der Früchte in den Infrukteszenzen von *A. sarawakensis* ein wässriges Milieu, welches zum Zeitpunkt der Fruchtreife wieder austrocknet (Takenaka Takano *et al.*, 2012). Diese Austrocknung wird von Takenaka Takano *et al.* (2012) als möglicher Auslöser zur Verpuppung von *Colocasiomyia* Fliegen angesehen. Da bei *A. sarawakensis* trotz intensiver Suche keine Puppen von *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* gefunden wurden, kann dieses Verhalten nicht bestätigt werden. Interessanterweise wurden Puppen von *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* in Infrukteszenzen von *A. scabriscula* in Sabah, Borneo gefunden (pers. Komm. K. Takenaka Takano). Diese Beobachtung wirft die Frage auf, ob ein und dieselbe Fliegenart in verschiedenen Futterpflanzen ein unterschiedliches Puppationsverhalten vorweisen kann. Eine andere Hypothese wäre, dass zur Blühzeit der in dieser Studie geöffneten Infrukteszenzen von *A. sarawakensis* die Individuendichte von *Colocasiomyia* Fliegen geringer war bzw. dass die Larven sich aus anderen Gründen (Predation, Krankheiten) nicht bis zum Puppenstadium entwickeln konnten (pers. Komm. M. Toda). Eine weitere Hypothese bezieht sich auf einen Ausgang aus der Infrukteszenz,

der beim Abfallen des männlichen Spadixteils entsteht. Die Larven könnten die Infrukteszenz verlassen und sich anderswo verpuppen. Dies wurde auch bei *Colocasiomyia steudnerae* in Infrukteszenzen von deren Futterpflanze *Steudnera colocasiifolia* gezeigt (Takenaka *et al.*, 2006). Im Gegensatz dazu verpuppen sich bei *A. macrorrhizos* beide bestäubenden *Colocasiomyia* Fliegen innerhalb der Infrukteszenz. Dies mag unter anderem daran liegen, dass bei *A. macrorrhizos* keine Öffnung durch den abfallenden männlichen Teil des Spadix entsteht (Takenaka Takano *et al.*, 2012). Ein Grund für die Bildung eines Ausganges bzw. keines Ausganges könnte hier ebenfalls die Position der Spathaverengung sein. Wenn der männliche Teil auch innerhalb der Spathaeinschnürung liegt, entsteht bei dessen Verfaulen zwangsläufig eine weiche Stelle, durch die die Fliegen schließlich hinaus können.

Das Verlassen der Infrukteszenz und die Verpuppung außerhalb, bringen gewisse Vor- und Nachteile mit sich. Einerseits ist es riskanter sich aus der geschützten Umgebung der Infrukteszenz zu entfernen (Prädatorendruck), andererseits ist es jedoch vielleicht sogar riskanter das Öffnen der Spatha zur Fruchtreife abzuwarten. Dies dauert erstens länger, und zweitens werden die reifen Früchte sofort von diversen Vögeln gefressen sobald sie sichtbar sind (Etl & Redmond unpubl. Daten). Diverse Nektarvögel entnehmen dabei die Früchte bereits bevor sich die Spatha zur Gänze öffnet und könnten dabei die Puppen versehentlich auch fressen. Die Fliegen hätten in diesem Fall keine Zeit das Pupparium rechtzeitig zu verlassen bzw. fehlt ihnen möglicherweise dazu sogar der Auslöser (Licht, Sauerstoffkonzentration). Auch das Abfressen der Infrukteszenzen durch Sambar Hirsche (*Rusa unicolor*), zeigt deutlich, dass es auch riskant sein kann sich zu lange in den Infrukteszenzen aufzuhalten.

### **Blütenbesucher:**

Bei allen bisher näher untersuchten Araceae die von *Colocasiomyia* bestäubt werden, finden sich noch weitere Besucher aus verschiedenen Insektenordnungen (Takenaka Takano *et al.*, 2012; Yafuso, 1993; Mori & Okada, 2001; Takenaka *et al.*, 2006). Das Vorkommen und Reproduzieren innerhalb der Infloreszenzen durch *Colocasiomyia* bedeutet nicht automatisch, dass diese auch die einzigen Bestäuber sind (Tung *et al.*, 2010; Hoe *et al.*, 2011a, 2011b). Dies ist bei einigen *Homalomena* Arten der Fall, die von Scarabaeidae Käfern der Gattung *Parastasia* bestäubt werden, obwohl sich auch *Colocasiomyia* Fliegen in den Infloreszenzen reproduzieren (Tung *et al.*, 2010; Hoe *et al.*, 2011a, 2011b). Allerdings ist dies bisher nur bei *Homalomena* in Verbindung mit *Parastasia* beschrieben worden. In keiner bisherigen Untersuchung wurden Bienen (Hymenoptera) oder weitere Fliegengattungen bzw. Familien, bei Araceae die von *Colocasiomyia* (früher *Drosophillela*) Fliegen besucht werden, als Bestäuber deklariert. Durch Ausschlussexperimente bei *Alocasia macrorrhizos* wurde experimentell nachgewiesen, dass der Ausschluss von pollensammelnden Bienen keinen negativen Effekt auf die Befruchtungsrate der Pflanzen hat (Takenaka Takano *et al.*, 2012). Auch die Fliegen der Gattung cf. *Atherigona* wurden aufgrund ihres Verhaltens in der eben genannten Studie als Bestäuber ausgeschlossen. Ihr Auftreten an den Infloreszenzen ist

nicht gekoppelt mit dem Ablauf der Anthese, wie dies bei *Colocasiomyia* jedoch stets der Fall ist.

Auch bei *Alocasia sarawakensis* wurden im Zuge der vorliegenden Studie diverse Bienen beim Blütenbesuch beobachtet. Allerdings kamen diese nur zu Infloreszenzen die am 3.Tag der Anthese waren um den Pollen abzusammeln. Vereinzelt konnten stachellose Bienen dabei beobachtet werden, wie sie eine Infloreszenz am 2.Tag der Anthese, während der Duftproduktion besuchten. Da hier jedoch kein Pollen zu finden war, kamen keine rekrutierten Bienen nach und die Biene machte relativ schnell wieder kehrt. Bei der Inspektion einer Infloreszenz von *A. sarawakensis*, durch eine stachellose Biene, am 2. Tag der Anthese, kletterte diese zwar tatsächlich in den Kessel, flog aber Sekunden später wieder raus. Somit kann auch bei *A. sarawakensis* eine mögliche Bestäubung durch Bienen ausgeschlossen werden.

Betrachtet man das Verhalten von cf. *Atherigona* am 2.Tag der Anthese, so könnte man annehmen, dass diese Art ebenfalls zu den Bestäubern zählt, da sie ein ähnlich intimes Verhältnis zur Pflanze pflegt wie *Colocasiomyia*. Sie erscheint bereits am frühen Morgen und legt ihre Eier im Kessel ab, genau wie *Colocasiomyia* dies tut. Allerdings waren nie mehr als fünf Fliegen an einem Besuch beteiligt und das Eiablageverhalten unterscheidet sich im Ort der Eiablage. Während *Colocasiomyia* ihre Eier zwischen den weiblichen Blüten ablegen und zwangsläufig mit den Narben in Berührung kommen, legen cf. *Atherigona* Fliegen ihre Eier zwischen die sterilen Blüten weiter oben im Kessel ab und dabei kommen sie nicht mit den Narben in Berührung. Trotzdem kommt es immer wieder vor, dass cf. *Atherigona* im Kessel umherläuft und dabei auf den weiblichen Blüten auf und ab klettert.

Betrachtet man nun zusätzlich das Verhalten am 3.Tag der Anthese wird nochmal klarer warum cf. *Atherigona* als legitimer Bestäuber ausscheidet: Da die Fliegen an diesem Morgen nicht mehr in den Kessel gelangen um Eier abzulegen, könnte man annehmen, dass sie diese Phase der Anthese überhaupt nicht mehr besuchen. Dennoch erscheinen immer wieder cf. *Atherigona* Fliegen, zusammen mit pollensammelnden Bienen an der für sie verschlossenen Infloreszenz. Möglicherweise sind sie ebenfalls an dem Pollen interessiert, da sie gelegentlich dabei beobachtet wurden wie sie diesen mit ihrem Rüssel abtasteten. Dieses Verhalten ist vor allem bei Schwebfliegen bekannt, die mit ihrem Rüssel Pollenkörner zusammen mit Nektar aufnehmen können (Willmer, 2011). Aufgrund ihres Auftretens an den Infloreszenzen am 3.Tag und der Berührung mit Pollen wäre es theoretisch möglich, dass so eine Fliege anschließend zu einer Infloreszenz fliegt, die sich gerade in ihrer weiblichen Phase befindet, um dort Eier abzulegen. Dabei würde sie den Pollen, der auf ihren Füßen haften bliebe, auf den weiblichen Blüten im Kessel der zweiten Infloreszenz verteilen und wäre dadurch ein Bestäuber. Auch wenn dieses Szenario theoretisch möglich ist, zeigen doch die Bewegungen der Spatha, dass versucht wird, diese Fliegen eher daran zu hindern mit Pollen in Berührung zu kommen. Somit scheidet cf. *Atherigona* als legitimer Bestäuber auch bei *A. sarawakensis* aus. Ob diese Fliege wie *Colocasiomyia* vom Blütenduft angelockt wird, oder die Farbe der Spatha dazu nutzt ihre Wirtspflanze zu finden ist bisher nicht bekannt.

*Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* zeigt ein an den Verlauf der Anthese hoch angepasstes Verhalten. Die Fliegen erscheinen kurz nach Beginn der Duftproduktion in großen Zahlen und verlassen die Infloreszenz erst einen Tag später mit Eintreten des Pollenausstoßes. Gleichzeitig verbindet die Pflanze und die Fliegenart eine intime Beziehung, da die Fliege auch ihre Paarung, Eiablage und Larvalentwicklung innerhalb der Infloreszenzen von *A. sarawakensis* vollzieht. Dabei kommt sie mit weiblichen und männlichen Blüten der Pflanze zur richtigen Zeit der Anthese in Berührung. Diese Form von Mutualismus nennt sich Brutplatz-Mutualismus und ist außerhalb der Araceae auch bei *Yucca* sp. (Asparagaceae) durch Yuccamotten (Powell, 1992; Pellmyr *et al.*, 1996) und bei *Ficus* sp. (Moraceae) durch Feigenwespen (Janzen, 1979; Wiebes, 1979) beschrieben worden. Wie artspezifisch jedoch das Verhältnis von *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* und *A. sarawakensis* ist, kann bis jetzt noch nicht gesagt werden. Es wurde zwar über beide Untersuchungsperioden in zwei darauffolgenden Jahren keine anderen Fliegenarten aus der Gattung *Colocasiomyia* in Infloreszenzen von *A. sarawakensis* nachgewiesen, jedoch wurde die gleiche Fliegenart im Untersuchungsgebiet bei *Alocasia princeps* im Zuge weiterführender Untersuchungen (eigene Studie) und bei *A. scabriscula* (pers. Komm. K. Takenaka Takano) ebenfalls in Sabah, Borneo gefunden. Dies lässt die Vermutung zu, dass *A. sarawakensis* zwar auf *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* spezialisiert ist, die Fliegenart jedoch generalistisch in mehreren *Alocasia* Arten brütet. Weiterführende Untersuchungen zu *A. sarawakensis* in anderen Regionen Borneos können diese Annahme möglicherweise bestätigen. Ein Vergleich der Duftzusammensetzung von *A. princeps*, *A. scabriscula* und *A. sarawakensis* könnte eine ähnliche Duftkomponente zeigen, die attraktiv für *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* ist und würden nähere Einblicke in die Wahl der Futterpflanzen bieten. Untersuchungen zum Duft von *Alocasia odora* in Japan haben bereits gezeigt, dass der Duft für die Anlockung von *Colocasiomyia* Fliegen verantwortlich ist (Miyake & Yafuso, 2003).

Eine offene Frage bleibt, warum *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* beim Besuch von *A. sarawakensis* als erstes den oberen Teil der Spatha besiedelt und dort durch heftige Rüsselbewegungen eine Nahrungsaufnahme suggeriert. Genauere Untersuchungen der Spathaoberfläche könnten hier möglicherweise spezialisierte Drüsen feststellen, die eine Art Sekret abgeben. Bei *Homalomena matangae* wurde beobachtet, dass an der Außenseite des Kessels extraflorale Nektarien große Tropfen eines Sekretes sezernieren. Die Aufgabe dieser Nektarien wurde jedoch nicht geklärt und eine Anlockung von Ameisen als Schutz für die Pflanze wird vermutet (Hoe *et al.*, 2011a). Gleichzeitig könnte es sich bei den theoretischen Drüsen bei *A. sarawakensis* um Duftpapillen handeln die der zusätzlichen Duftproduktion dienen oder einen Wandel in ihrer Aufgabe hin zu Nektarproduktion durchlaufen haben (pers. Komm., D. Bröderbauer, S. Dötterl).

### **Fortpflanzungssystem:**

Die Ergebnisse der Bestäubungsexperimente zeigen sehr deutlich, dass *A. sarawakensis* sich nicht selbst bestäubt und Blütenbesucher für die Bestäubung notwendig sind. Um feststellen zu können, ob eine Selbst-Inkompatibilität vorliegt, müssten noch Handbestäubungen durchgeführt werden.

### **Pollentransfer + Eiablage:**

Es konnte gezeigt werden, dass der Besuch von *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* zu einer großen Anzahl an Pollenkörnern, die auf den Narben kleben bleiben, führt. Die beobachteten Veränderungen der Oberflächenstruktur nachdem die Pollenkörner auf der Narbe landen, werden zwar bereits vermutet aber wurden so noch nicht beschrieben (pers. Komm. M. Hesse). Die Anzahl der abgelegten Eier von *Colocasiomyia* sp.3 aff. *diconica* und die Anzahl an Narben mit Pollenkörnern korrelieren miteinander. Die Anzahl der abgelegten Eier ist mit durchschnittlich 242,2 Eiern pro Infloreszenz relativ groß, verglichen mit anderen Studien. Bei *Stuednera colocasiifolia* wurden nur zwischen 4 und 36 Eier pro Infloreszenz gefunden (Takenaka *et al.*, 2006). Bei so einer hohen Anzahl von Eiern, wie sie bei *A. sarawakensis* gefunden wurden, ist die Frage wie viele der Larven sich tatsächlich bis zum Adulttier entwickeln bzw. wie hoch die Sterberate bzw. der Kannibalismus oder die Konkurrenz mit cf. *Atherigona* Larven sind.

Es stellt sich die Frage wie weit *Colocasiomyia* Fliegen maximal zwischen Infloreszenzen wandern können. Aufgrund der relativ zeitgleichen weiblichen und männlichen Phase von *A. sarawakensis* ist anzunehmen, dass die Fliegen nur sehr kurze Strecken zurücklegen können um den Duft noch wahrnehmen zu können. Die Duftintensität geht zwischen 7:00 und 7:30 deutlich zurück und die meisten Fliegen sind bis dahin bereits angekommen. Das bedeutet die Fliegen haben ungefähr eine Stunde Zeit eine neue Infloreszenz aufzusuchen. Was die Fliegen allerdings tun wenn keine weitere blühende Infloreszenz in der Nähe ist bzw. wenn die Blühsaison der Futterpflanzen pausen haben, ist nicht bekannt (Takenaka Takano *et al.*, 2012). Durch Anlockversuche mit Duftproben und Verwendung von fluoreszierendem Pulver könnten Experimente gemacht werden, um herauszufinden, wie weit die Fliegen theoretisch wandern können bzw. ob sich Fliegen auch anlocken lassen wenn weit und breit keine Infloreszenz in der männlichen Phase ist, die als Ausgangspunkt der Fliegen genutzt werden kann. So könnte man eine Vorstellung davon bekommen, ob sich die Fliegen vermehrt an gewissen Stellen im Wald aufhalten oder nur in der Nähe von Futterpflanzen.

### **Thermogenese:**

Die gemessenen Spitzenwerte von bis zu 44,2°C bei *Alocasia sarawakensis* sind sehr hoch im Vergleich mit anderen Araceae (Seymour, 2010). Der Rekord wird von *Philodendron selloum* gehalten und liegt bei 45°C (Gottsberger, *et al.*, 2013).

Thermogenese bei *Alocasia* wurde bereits für *A. macrorrhizos* (Ivancic, 2009) und *A. odora* (Yafuso, 1993) nachgewiesen. In beiden Fällen weist der Appendix die höchste Erwärmung auf. Während bei *A. macrorrhizos* lediglich die weibliche Phase von einem erhöhten Anstieg der Appendixtemperatur (+ 20,2°C) gekennzeichnet ist (Ivancic, 2009), so erwärmt sich der Appendix bei *A. odora* an fünf Tagen (+3°C) (Yafuso, 1993). Diese Erwärmung des Appendix stimmt auch mit der Duftproduktion überein, die bei *A. macrorrhizos* nur am Morgen der weiblichen Phase (Takenaka Takano *et al.*, 2012) und bei *A. odora* über die gesamte, fünf Tage lang andauernde, Anthese gegeben ist (Yafuso, 1993). Interessant ist, dass sich bei *A. macrorrhizos* der Spadix auch zum Pollenausstoß erwärmt (Ivancic, 2009). Allerdings erwärmt sich dabei nicht der Appendix sondern

lediglich der männliche Bereich am Spadix (+9,1°C). An diesem Tag findet keine Duftproduktion statt und der Grund der Erwärmung ist deshalb nicht ganz klar. Eine mögliche Hypothese ist, dass die Wärme als direkte Belohnung für die Fliegen dient (Takenaka Takano *et al.*, 2012), wie es bereits für *Philodendron solimoense* (Araceae) und deren Bestäuber *Cyclocephala colasi* (Scarabaeidae) experimentell nachgewiesen wurde (Seymour *et al.*, 2003).

Die Thermogenese von *A. sarawakensis* ist mit der von *A. macrorrhizos* vergleichbar. Es kommt zu zwei Temperaturspitzen und zwar jeweils am Morgen der weiblichen, durch Duftproduktion gekennzeichneten, Phase (Tag 2) und am Morgen der männlichen, durch Pollenausstoß gekennzeichneten, Phase (Tag 3). Dabei erwärmen sich der Appendix (+21,5°C) und der obere Teil des männlichen Bereichs (+15,7°C) an Tag 2, während sich an Tag 3 nur der obere (+10°C) und untere (+12,8°C) männliche Bereich erwärmen.

Es zeigt sich also, wie bei *A. macrorrhizos*, eine Erwärmung ohne Duftproduktion am Morgen an dem die Fliegen die Infloreszenz wieder verlassen. Dient diese Erwärmung den Fliegen tatsächlich als direkte Belohnung bzw. bringt sie die Fliegen schneller auf Flugtemperatur, dann hat dies möglicherweise einen positiven Effekt auf den Pollenexport. Während einer Beobachtung von *A. sarawakensis*, am Tag des Pollenausstoßes, konnte ein interessantes Verhalten beobachtet werden, welches zu dieser Hypothese passen würde: Es kommt anscheinend gelegentlich vor, dass Fliegen den Kessel bereits verlassen bevor es noch ganz hell geworden ist. Diese Fliegen haben anscheinend das wenige Licht vor Sonnenaufgang war genommen und den Kessel bereits verlassen, können aber vermutlich aufgrund der geringen Lichtintensität noch nicht losfliegen. Es kam zu einer Ansammlung von Fliegen am Ring, der von der Spathaeinschnürung gebildet wird. Auffallend war, dass die Fliegen sich sogleich auf den männlichen Teil setzten, welcher aus dem Kessel herausragt. Dieser, mit Pollenkörnern übersäte Bereich, erwärmt sich zu dieser Zeit um 10°C. Anscheinend bevorzugen die Fliegen einen warmen Ort zu dieser Tageszeit, wo die Umgebungstemperatur bei ungefähr 22°C liegt. Wenn die Fliegen also im Normalfall den Spadix ordnungsgemäß bei Sonnenaufgang verlassen, und sofort wegfliegen können, liegt das vielleicht daran, dass sie am Weg durch den Ausgang, welcher wie schon beschrieben, direkt am männlichen Spadixbereich vorbeiführt, auf Flugtemperatur aufgeheizt werden.

Eine weitere Beobachtung bei *Stuednera colocasiifolia* bestätigt diese Annahme (Takenaka *et al.*, 2006). Bei dieser Pflanze gibt es keine Verengung und somit keinen Mechanismus, der die Fliegen zwingt die männlichen Blüten zu berühren. Trotzdem wird beschrieben, dass die Fliegen sich am Morgen des Pollenausstoßes am männlichen Spadixbereich versammeln und mehrere Stunden dort verharren. Es existieren zwar keine detaillierten Thermogenesemessungen zu dieser Art, jedoch wird beschrieben, dass sich die Umgebung um den männlichen Bereich um ungefähr 2,5°C erwärmt (Takenaka *et al.*, 2006). Diese Untersuchung wurde in China durchgeführt und es ist anzunehmen, dass die Außentemperatur in dieser Region am frühen Morgen zu kühl für die Fliegen ist, um die Infloreszenz verlassen zu können. Das würde erklären warum die Fliegen sich mehrere Stunden am männlichen Spadixbereich aufhalten bevor sie wegfliegen.

Diese Beobachtung, zusammen mit den Beobachtungen bei *Alocasia sarawakensis* deuten darauf hin, dass Wärmeentwicklung eine anziehende Wirkung für Fliegen hat und somit als direkte Belohnung anzusehen ist, die sowohl den Fliegen, als auch der Pflanze in weiterer Folge dienlich ist.

### **Danksagung:**

Ich möchte mich besonders bei David Bröderbauer bedanken, der mich in die faszinierende Welt der Bestäubung von Araceae eingeführt hat und durch dessen Zutun ich die Möglichkeit hatte ein zweites Mal nach Borneo zu fahren um diese Untersuchung durchzuführen. Conor Redmond hat mir bei den Untersuchungen im ersten Jahr sehr geholfen und war bei nächtlichen Beobachtungen ein treuer Freund. Mike Bernadus und Peter Boyce möchte ich großen Dank für die Unterstützung beim Bestimmen der Pflanzen aussprechen. Weiter bedanke ich mich bei der TBA „Tropical Biology Association“ für die Möglichkeit an deren Kursen in Borneo teilzunehmen und im Speziellen bei Rosie Trevelan, Vojtech Novotny, Caroline Gross und Trend Garner für die Betreuung meines Projekts sowie hilfreiche Hinweise und Ideen. Für die Bestimmung der Fliegen danke ich Prof. M. Toda und Kohei Takenaka Takano aus Japan und für Hilfe beim Bestimmen der stachellosen Bienen danke ich Sarah Leonhardt. Dem Team des „Danum Valley Field Centres“ möchte ich für die tolle Unterkunft und Verpflegung während meines Aufenthalts danken. Diese Untersuchung wurde teilweise gesponsert vom FWF (Österreich) und von der Royal Society (Großbritannien).

### **Literatur:**

Boyce P. (2008): A review of *Alocasia* (Araceae: Colocasieae) for Thailand including a novel species and new species records from South-West Thailand. *Thai Forest Bulletin (Botany)* 36: 1–17. 2008.

Darwin C. (1877): Die verschiedenen Einrichtungen durch welche Orchideen von Insecten befruchtet werden. In: *Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen*. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. Stuttgart. E. Schweizerbart´sche Verlagsbuchhandlung. Darwin. Gesammelte Werke. BD.9.

Edens-Meier R. *et al.* (2011): Pollination Ecology of *Cypripedium reginae* Walter (Orchidaceae): Size Matters. *Telopea* 13(1-2): 327-340

Gerlach G. (2011): The Genus *Coryanthes*: A Paradigm in Ecology. *Lankesteriana* 11(3): 253-265. 2011

Gibernau M. (2003): Pollinators and Visitors of Aroid Inflorescences. *Aroideana* 26 11 Mp 73 File 11em

Gottsberger G. *et al.* (2013): Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae), *Plant Systematics and Evolution*, 299, 793–809 (2013)

- Hay A. *et al.* (1997): Plate 315. *Alocasia melo*. *Curtis's Botanical Magazine* Volume 14, Issue 2, pages 82-86, May 1997
- Hoe Y. C. *et al.* (2011a): Homalomeneae of Borneo XI - *H. matangae* : A new species from Sarawak, Malaysian Borneo. *Webbia* 66(2): 143-148
- Hoe Y. C. *et al.* (2011b): Studies on Homalomeneae of Borneo VII - Homalomena debilicrista: A new species from Malaysian Borneo and observations on its pollination mechanics - [*Plant Diversity and Evolution* 129(1), 77-87]
- Ivancic A. *et al.* (2005): Thermogenic flowering of the giant taro (*Alocasia macrorrhizos*, Araceae) *Can. J. Bot.* 83: 647 – 655
- Ivancic A. *et al.* (2009): Topology of thermogenetic tissues of *Alocasia macrorrhizos* (Araceae) inflorescences. *Can. J. Bot.* 87: 1232 – 1241
- Ivancic A. *et al.* (2008): Thermogenesis and flowering biology of *Colocasia gigantea*, Araceae. *J. Plant Res.* 121(1): 73-82
- Janzen D.H. (1979): How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 13 - 51
- Kumano Y. & Yamaoka R. (2006): Synchronization between temporal variation in heat generation, floral scents and pollinator arrival in the beetle-pollinated tropical Araceae, *Homalomena propinqua*. *Plant Spec. Biol.* 21: 173-83
- McInnis S. M. *et al.* (2006): The role of stigma peroxidases in flowering plants: insights from further characterization of a stigma-specific peroxidase (SSP) from *Senecio squalidus* (Asteraceae) *J. Exp. Bot.* (2006) 57 (8): 1835-1846. doi: 10.1093/jxb/erj182
- Miyake T. & Yafuso M. (2003): Floral scents affect reproductive success in fly-pollinated *Alocasia odora* (Araceae). *Am. J. Bot.* 90: 370-376.
- Mori Y. & Okada H. (2001): Reproductive biology and pollen flow of rheophytic aroid, *Furtadoa sumatrensis* (Araceae) in the Malesian wet tropics. *Pl. Syst. Evol.* 227: 37-47.
- Nauheimer L. *et al.* (2012): Giant taro and its relatives: A phylogeny of the large genus *Alocasia* (Araceae) sheds light on Miocene floristic exchange in the Malesian region. *Mol. Phylogenetic. Evol.*
- Pellmyr O. *et al.* (1996): Evolution of pollination and mutualism in the yucca moth lineage. *American Naturalist*, 148, 827-847.
- Powell J.A. (1992): Interrelationships of yuccas and yucca moths. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 10-15.
- Seymour R. S. *et al.* (2003): Heat reward for insect pollinators. *Nature*, 426, 243-244
- Seymour R. S. (2010): Scaling of heat production by thermogenic flowers: limits to floral size and maximum rate of respiration. *Plant Cell Environ.* 2010 Sep; 33(9):1474-85
- Sultana F. *et al.* (2002): A new species-group of the genus *Colocasiomyia* de meijere (Diptera: Drosophilidae), with descriptions of two new species from eastern Malaysia and Vietnam. *Entomological Science*, 5, 305-315.



- Takenaka K. *et al.* (2006): Pollination mutualism between a new species of the genus *Colocasiomyia* de Meijere (Diptera: Drosophilidae) and *Steudnera colocasiifolia* (Araceae) in Yunnan, China. *Entomological Science*, 9, 79-91.
- Takenaka Takano K. *et al.* (2012): Pollination mutualism between *Alocasia macrorrhizos* (Araceae) and two taxonomically undescribed *Colocasiomyia* species (Diptera: Drosophilidae) in Sabah, Borneo. *Plant Biology*, 14(4): 555–564.
- Tung L. S. *et al.* (2010): Homalomeneae of Borneo VI - *Homalomena giamensis* , a new species from Sarawak, Borneo with observations on its pollination. *Aroideana* 33, 202-211
- Wiebes J. T. (1979): Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 1-12.
- Willmer P. (2011): *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press. 778 pp.
- Yafuso M. & Okada T. (1990): Complicated routes of the synhospitalic pairs of the genus *Colocasiomyia* in Java, with descriptions of two new species (Diptera, Drosophilidae). *Esakia, Special Issue 1*, 137-150.
- Yafuso M. (1993): Larval performance and niche separation between two synhospitalic species of *Colocasiomyia* (Diptera, Drosophilidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of Biology*, 16, 119-126.

## Allgemeine Diskussion:

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie beschreiben zwei weitere Beispiele insektenbestäubter Araceae. Die hier untersuchten bestäubungsbiologischen Systeme veranschaulichen sehr deutlich allgemeine Muster von Paarungsplatz- bzw. Brutplatz-Mutualismen. Weiter, ermöglichen diese Untersuchungen auch direkte Vergleiche mit allgemeinen Mustern von Käfer- und Fliegenbestäubung innerhalb der Angiospermen.

*Dieffenbachia aurantiaca* wird, wie andere bereits untersuchte Vertreter dieser Gattung, von relativ großen (ca. 2cm) Käfern aus der Familie Scarabaeidae, UF. Dynastinae bestäubt. Die Käfer werden durch Duft und Wärme angelockt und paaren sich im Kessel der Infloreszenzen. Während ihres Aufenthaltes werden sie durch zahlreiche sterile Blüten und Pollen mit Nahrung versorgt. Es werden von den Käfern keine Eier in der Infloreszenz abgelegt, und das bedeutet es handelt sich um einen Fall von Paarungsplatz-Mutualismus, der durch Paarung ohne Eiablage charakterisiert ist. Vergleicht man dieses Bestäubungssystem mit anderen Käfer-Blumen innerhalb der Angiospermen, so kann man einige Ähnlichkeiten feststellen. Käferblumen sind robust gebaut und die Form der Kesselblume ist eine von drei häufig beschriebenen Gestalttypen (Bernhard, 2000). Proterogynie, der starke Geruch, die Produktion von Wärme und eine Belohnung durch Futterkörper bzw. Pollen passen ebenfalls in das Käferblumen-Syndrom (Schatz, 1990). Auch die Paarung auf den Infloreszenzen (Rendezvous Plätze) ist häufig, bei Bestäubungssystemen wo Käfer eine wichtige Rolle spielen (Peter & Johnson, 2009). Einzig die helle, kontrastreiche Färbung (weißer Spadix und grüne Spatha) und die nächtliche Anthese passen nicht ganz in das typische Bild von Käferblumen. Aus diesem Grund wird die Bestäubung durch Dynastinae oft als eigenes Syndrom angesehen (Endress, 1994).

*Alocasia sarawakensis* wird ebenfalls, wie bereits untersuchte Vertreter der Gattung *Alocasia* (Takenaka Takano *et al.*, 2012; Yafuso, 1993), von kleinen (ca. 1-2mm) Fliegen aus der Familie Drosophilidae bestäubt. Die Fliegen werden durch Duft und Wärme angelockt und paaren sich im Kessel der Infloreszenzen. Während ihres Aufenthaltes werden sie durch Narbensekret und möglicherweise durch von der Spatha abgegebene Sekrete mit Nahrung versorgt. Da sich die Fliegen im Blütenstand sowohl paaren, als auch Eier ablegen, spricht man hier von einem Brutplatz-Mutualismus, welcher innerhalb der Araceae bereits mehrfach in Verbindung mit Fliegen beschrieben wurde (Takenaka Takano *et al.*, 2012). Wenn man diese Art der Fliegen-Bestäubung jedoch mit der allgemeinen Beschreibung von Fliegenblumen vergleicht (Endress, 1994; Proctor *et al.*, 1996; Leins & Erbar, 2008), so handelt es sich hierbei um einen Spezialfall. Das Fliegenblumen-Syndrom ist einerseits durch Belohnung mit Nektar oder Pollen und andererseits durch Täuschblumen, die einen Brutplatz zwar vortäuschen indem sich aber keine Larven entwickeln können, charakterisiert. Eine Ausnahme dieser Regel ist bereits aus der Gattung *Siparuna* (Monimiaceae) bekannt (Endress, 1994). Brutplatz-Mutualismus, wie er innerhalb der Gattung *Alocasia* und *Colocasia* beschrieben wird, stellt ebenfalls eine Ausnahme innerhalb des Fliegenblumen-Syndroms dar, da sich bei *Alocasia* und *Colocasia* die Larven entwickeln können. Vielmehr ist dieser spezielle Fall

mit der Interaktion von Yuccamotten bzw. Feigenwespen und ihren Wirtspflanzen zu vergleichen (Pellmyr, 1996; Wiebes, 1979), wo es sich um einen echten Brutplatz handelt. Zwar wird bei Yucca- und Feigen-Systemen gleichzeitig an den Samenanlagen parasitiert, aber sonst handelt es sich genauso um einen Fall von Brutplatz-Mutualismus. Es ist wahrscheinlich nur eine Frage der Zeit, bis der spezielle Fall von Fliegenbestäubung bei *Alocasia* und *Colocasia* als Teil des Fliegenblumen-Syndroms Einzug in die Lehrbücher findet bzw. bis dieses System neben dem Mutualismus von Yuccas und Yuccamotten sowie von Feigen und Feigenwespen als weiteres Paradebeispiel für Brutplatz-Mutualismus gilt. Es handelt sich ebenfalls um hochspezialisierte Symbiosen bei denen die interagierenden Partner in einem hohen Maße voneinander abhängig sind.

Ein weiteres wichtiges Merkmal innerhalb der Araceae ist die Anpassung des Antheseverlaufs an die Bestäuber. Dieses Merkmal kann anhand der beiden hier untersuchten Arten veranschaulicht werden und wird durch die Unterschiede dieser Anpassung an Fliegen- und Käferbestäubung verdeutlicht. Das wichtigste und offensichtlichste Merkmal ist der Zeitpunkt der Duftentwicklung bzw. der Thermogenese. *Dieffenbachia aurantiaca* ist auf nachtaktive Käfer spezialisiert und beginnt kurz vor Einbruch der Dunkelheit mit der Thermogenese, gefolgt von einem Duftausstoß sobald es dunkel wird. Dies ist ebenfalls der Beginn der weiblichen Phase, während der die Narben rezeptiv sind, um Pollen aufzunehmen. Nachdem die Bestäuber eingetroffen sind kommt es zu keiner weiteren Duftproduktion. Auch die männliche Phase, die etwa 24 Stunden später abläuft, ist auf die Aktivitätszeit der Käfer abgestimmt und so wird der Pollen kurz vor Einbruch der Dunkelheit ausgestoßen. Die Käfer verlassen die Infloreszenz sobald es dunkel ist und kommen dabei mit dem Pollen in Berührung, den sie schließlich zu einer weiteren Infloreszenz tragen, die sich gerade in der weiblichen Phase befindet.

Sehr ähnlich, aber um 12 Stunden zeitversetzt, läuft die Anthese bei *Alocasia sarawakensis* ab. Diese Art ist auf tagaktive Fliegen spezialisiert und beginnt mit der Duft- und Wärmeproduktion kurz vor Sonnenaufgang. Sobald es hell genug ist, um zu fliegen, erscheinen die Bestäuber an den sich in der weiblichen Phase befindenden Infloreszenzen. Die Duftproduktion stoppt ebenfalls kurze Zeit nachdem die Bestäuber eingetroffen sind. Am nächsten Morgen kommt es zum Pollenausstoß und die Fliegen kommen mit diesem beim Verlassen des Kessels in Berührung. Dabei werden die Fliegen durch spezielle Spathabewegungen, die vor Sonnenaufgang ablaufen, dazu gebracht möglichst viel Pollen aufzunehmen. Allerdings kommt es bei *Alocasia sarawakensis* auch zu diesem Zeitpunkt zu einer Wärmeentwicklung jedoch ohne Duftproduktion. Dieses Phänomen ist auch von anderen Araceae Arten bekannt und wird als Belohnung durch Wärme bezeichnet, da sie den Insekten als Energieschub dient (Seymour, 2003). Obwohl diese Art der Belohnung insbesondere bei käferbestäubten *Philodendron* Arten nachgewiesen wurde, ist dies bei *Dieffenbachia aurantiaca* nicht der Fall.

In wie weit käfer- oder fliegenbestäubte Araceae in verschiedenen Regionen der Erde sich ähneln, wurde meines Wissens noch nicht verglichen. Ein möglicher interessanter Vergleich wäre zwischen den Gattungen *Homalomena* und *Philodendron* möglich. Nach

neuestem Stand des Wissens werden beide Gattungen von unterschiedlichen Unterfamilien der Familie Scarabaeidae bestäubt (Tung *et al.*, 2010; Maia *et al.*, 2006) und haben ihr Verbreitungsgebiet entweder nur in den Neotropen (*Philodendron*) oder hauptsächlich in den Paläotropen (*Homalomena*). Zusätzlich gibt es innerhalb der Gattung *Homalomena* sowohl fliegen- als auch käferbestäubte Arten (Tung *et al.*, 2010), was die Gattung, zu einem interessanten Untersuchungsmodell für mögliche Bestäuberwechsel macht.

Die als untergeordnet geltende Rolle der weiteren, nicht als Bestäuber fungierenden, Blütenbesucher, erscheint in einem anderen Licht wenn man mögliche Bestäuberwechsel in Betracht zieht. Um aus pflanzlicher Sicht einen Wechsel von einem Bestäuber zu einem anderen vorzunehmen, bedarf es manchmal nur kleiner Änderungen in der Morphologie (Whittall & Hodges, 2007), dem Antheseverlauf (Fleming *et al.*, 2009) oder des Duftes (Vereecken *et al.*, 2010). Ein bereits breites Spektrum an Blütenbesuchern könnte dabei vielleicht ein Vorteil sein. Innerhalb der Araceae gelten in einigen Verwandtschaftsgruppen Käferblumen als ursprüngliches- und Fliegenblumen als abgeleitetes Merkmal (Bröderbauer *et al.*, 2012; A. Maia pers. Komm.).

Die Ergebnisse zu *Dieffenbachia aurantiaca*, wo Insekten aus verschiedenen Ordnungen zu verschiedenen Zeiten die Infloreszenz besuchen, und die Entwicklung einer Halbfalle bei *Alocasia sarawakensis* um bestimmte Besucher auszuschließen, bieten sich an, um über mögliche evolutive Szenarien zu hypothetisieren: Wenn nicht-bestäubende Fliegen bei *D. aurantiaca* bereits die Infloreszenz besuchen um Eier abzulegen, und dabei mit den weiblichen Blüten in Kontakt kommen, bedarf es möglicherweise nur kleiner Änderungen, um diese zum Bestäuber zu machen. Eine Verkleinerung des Einganges wie bei *A. sarawakensis* würde größere Besucher (Käfer) ausschließen, und Veränderungen in der Art und Weise des Pollenausstoßes würde diesen an die kleineren Fliegen anpassen. In weiterer Folge müsste sich der Zeitpunkt der Duftproduktion so verschieben, dass er dem Beginn der täglichen Aktivitätszeit der Fliegen möglichst genau entspricht. Schließlich wären die bereits vorhandenen Fliegen zu einem effektiven Bestäuber geworden, und das nur durch kleine Veränderungen in Morphologie und Anthesebeginn. Solche speziellen Anpassungen sind innerhalb der Araceae vermutlich keine Seltenheit gewesen und haben sogar mehrmals unabhängig im Stammbaum dazu geführt, Kesselfallen hervorzubringen (Bröderbauer *et al.*, 2012). Bei Kesselfallenblumen werden bestimmte Insekten sogar dazu gezwungen, in ihrem Verhalten den Bedingungen des Antheseverlaufs zu entsprechen, um z.B. den Kessel nicht vor der Pollenproduktion bereits zu verlassen.

Die Ergebnisse zur Fruchtverbreitung von *Dieffenbachia aurantiaca* aus dieser Studie, zusammen mit denen von *Alocasia sarawakensis* (Etl & Redmond, unpubl. Daten), bestätigen die Auffassung, dass Araceae-Früchte durch Tiere, und zwar vor allem durch Vögel verbreitet werden (Mayo *et al.*, 1997). Die rasche Entnahme der Früchte, nachdem sich die Infruktessenzen geöffnet haben, lassen vermuten, dass Araceae-Früchte eine beliebte Nahrungsressource darstellen. Durch die kontrastreiche Färbung von Früchten und Spatha sind die Früchte gut sichtbar und werden dadurch schnell gefunden. Die

Beobachtung eines Helmbasilisken (*Basiliscus basiliscus*), bei der Entnahme von 21 Früchten während eines einzigen Besuchs, zeigt, dass sich bei derartigen Studien noch weitere Interaktionen aufdecken lassen. Insgesamt hat das Thema Fruchtverbreitung von Araceae noch viel Forschungspotential.

Abschliessend lässt sich sagen, dass die hier präsentierten Studien zur Reproduktionsbiologie tropischer Araceae eine Fülle interessanter Ergebnisse und neue Erkenntnisse zu mutualistischen Interaktionen zwischen den untersuchten Pflanzen und ihren tierischen Besuchern aufgezeigt haben. Gleichzeitig ist durch diese Untersuchungen auch klar geworden, wie wenig wir über die Evolution und Ökologie der vielfältigen Beziehungen zwischen Angiospermen und ihren Bestäubern bzw. ihren Blütenbesuchern wissen.

## **Danksagung**

**(Spezielle Danksagungen zu den einzelnen Forschungsarbeiten werden am Ende jedes Kapitels erwähnt.)**

Für die Unterstützung und Hilfe während meiner gesamten Diplomarbeit möchte ich besonders meinen Betreuern Jürg Schönenberger und Anton Weber danken. Meine Faszination für tropische Regenwälder verdanke ich vor allem Werner Huber und Anton Weissenhofer, mit denen ich meine ersten Exkursionen in Costa Rica machen durfte. All meinen Freunden und Kollegen möchte ich für zahlreiche Diskussionen und Ideen während meiner Forschungsarbeiten danken. Diese Forschung wurde teilweise finanziert vom KWA (Universität Wien), FWF (Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung) und der Royal Society in Zusammenarbeit mit der TBA (Tropical Biology Association).

Ich danke besonders meiner Familie (Eltern, Großeltern, Geschwister) und meiner Freundin Anna für Unterstützung, Motivation und Geduld während meines gesamten Studiums, meiner Auslandsaufenthalte und meiner Diplomarbeit. Ohne sie wäre das nie möglich gewesen.

Meine absolute Wertschätzung und großen Dank richte ich an meinen Großvater Josef Etl, der mir durch viel Anerkennung und finanzielle Unterstützung die Möglichkeit gegeben hat in Regionen dieser Erde vorzudringen, die ich vielleicht ohne seine Hilfe nie besucht hätte. Leider ist er während meiner Diplomarbeit von uns gegangen und konnte dessen Fertigstellung nicht mehr miterleben. Ich weiß, dass er sich freuen würde diese Arbeit in den Händen zu halten.

## **Literatur**

**(Allgemeine Einleitung & Diskussion)**

Bernhardt P. (2000): Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222: 293-320

- Bröderbauer *et al.* (2012): Reconstructing the origin and elaboration of insect-trapping inflorescences in the Araceae. *Am. J. Bot.* 99(10):1666-1679
- Croat T. B. (1980): Flowering behaviour of the neotropical genus *Anthurium* (Araceae). *Am. J. Bot.* 67:888-904.
- Cusimano N. *et al.* (2011): Relationships within the Araceae: comparison of morphological patterns with molecular phylogenies. *American Journal of Botany* 98: 654-668
- Endress P. K. (1994): *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press. ISBN 0521 420881, 420 pages
- Fleming T. H. *et al.* (2009): The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Ann Bot.* 2009 Nov; 104(6):1017-43
- García-Robledo C. *et al.* (2004): Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 20: 459-469.
- Gibernau M. *et al.* (2010): Recent advances towards an evolutionary comprehension of Araceae pollination. In: *Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons*. Seberg, Petersen, Barfod and Davis. Aarhus University Press, Denmark, pp. 101-114.
- Gibernau M. (2003): Pollinators and Visitors of Aroid Inflorescences. *Aroideana* 26 11 Mp 73 File 11em
- Gibernau M. (2011): Pollinators and visitors of aroid inflorescences: an addendum. *Aroideana* 34: 70-83.
- Gottsberger G. *et al.* (2013): Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae), *Plant Systematics and Evolution*, 299, 793–809 (2013)
- Gottsberger G. (1984): Pollination Strategies in Brazilian *Philodendron* Species. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* Bd.97 (1984), S.391-410.
- Hentrich H. *et al.* (2010): Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant Biol.* 12(4): 587-596
- Ivancic A. *et al.* (2008): Thermogenesis and flowering biology of *Colocasia gigantea*, Araceae. *J. Plant Res.* 121(1): 73-82
- Krämer M. & Schmitt U. (1999): Possible pollination by hummingbirds in *Anthurium sanguineum* Engl. (Araceae). *Pl. Syst. & Evol.* 217:333-335
- Leins P. & Erbar C. (2008): *Blüte und Frucht*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 412pp.
- Maia A. C. D. *et al.* (2010): Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic forest of northeastern Brazil: a single scarab beetle species guarantees high fruit set. *Intern J Plant Sci* 171: 740-748

- Maia A. C. D. *et al.* (2013): The floral scent of *Taccarum ulei* (Araceae): Attraction of scarab beetle pollinators to an unusual aliphatic acyloin. *Phytochemistry* 93:71-8
- Mayo S. *et al.* (1997): *The genera of Araceae*. Royal Bot Gard, Kew
- Nauheimer L. *et al.* (2012): Giant taro and its relatives: A phylogeny of the large genus *Alocasia* (Araceae) sheds light on Miocene floristic exchange in the Malesian region. *Mol. Phylogenetic. Evol.*
- Pellmyr O. *et al.* (1996): Evolution of pollination and mutualism in the yucca moth lineage. *American Naturalist*, 148, 827-847.
- Peter C. I. & Johnson S. D. (2009): Pollination by flower chafer beetles in *Eulophia ensata* and *Eulophia welwitschii*. *South African Journal of Botany* 75(4):762-770
- Proctor M. *et al.* (1996): *The natural history of pollination*. HarperCollinsPublisher, 479pp.
- Schatz G.E. (1990): Some aspects of pollination biology in Central American forests. In: Bawa KS, Hadley M (eds) *Reproductive ecology of tropical plants*. Unesco, Paris, Parthenon Publ Group, Carnforth, pp 69-84.
- Seymour R. S. *et al.* (2003): Heat reward for insect pollinators. *Nature*, 426, 243-244
- Silva C. I. & H. M. T. Silingardi, (2009): Reproductive biology of tropical plants. In: *Tropical biology and conservation management*. Vol. X, 2009, UNESCO-EOLSS, www.eolss.net
- Takenaka Takano K. *et al.* (2012): Pollination mutualism between *Alocasia macrorrhizos* (Araceae) and two taxonomically undescribed *Colocasiomyia* species (Diptera: Drosophilidae) in Sabah, Borneo. *Plant Biology*, 14(4): 555–564.
- Tung L. S. *et al.* (2010): Homalomeneae of Borneo VI - *Homalomena giamensis*, a new species from Sarawak, Borneo with observations on its pollination. *Aroideana* 33, 202-211
- Vereecken N. J. *et al.* (2010): Hybrid floral scent novelty drives pollinator shift in sexually deceptive orchids. *BMC Evol Biol.* 2010 Apr 21; 10:103.
- Whittall J. B. & Hodges S. A. (2007): Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447, 706-709
- Wiebes J. T. (1979): Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 1-12.
- Wong S. *et al.*, (2013). Phylogeny of Asian *Homalomena* (Araceae) based on the ITS Region Combined with Morphological and Chemical Data. *Systematic Botany* 38(3):589-599
- Yafuso M. (1993): Larval performance and niche separation between two synhospitalic species of *Colocasiomyia* (Diptera, Drosophilidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of Biology*, 16, 119-126.

Young H.J. (1986): Beetle Pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany* 73(6).

## Anhang

### Zusammenfassung

Die Reproduktion tropischer Pflanzen ist zum größten Teil abhängig von Tieren als Bestäuber sowie als Frucht- bzw. Samenverbreiter.

Innerhalb der Araceae, einer hauptsächlich pantropisch verbreiteten Pflanzenfamilie, gilt Tierbestäubung, und zwar bis auf wenige Ausnahmen durch Insekten, als allgemeines Merkmal. Von den ca. 4000 Arten innerhalb der Familie sind bis jetzt nur ein Bruchteil untersucht worden. Daten über Bestäuber und Blütenbesucher existieren lediglich für 165 Arten.

Fleischige und farbige Früchte sind ein allgemeines Merkmal der Araceae und deuten auf Tierverbreitung hin. Trotz dessen sind Beobachtungen und Untersuchungen zur Fruchtverbreitung bei Araceae selten und es existieren nur sehr wenige Studien zu diesem Thema.

Für die vorliegende Arbeit wurden zwei Arten untersucht, bei denen bisher weder die Bestäubungsökologie noch die Fruchtausbreitung untersucht worden sind: *Dieffenbachia aurantiaca* und *Alocasia sarawakensis*.

*Dieffenbachia aurantiaca* ist eine, in der Golfo Dulce Region im Südwesten Costa Ricas und Westpanamas, endemische Art. Diese Studie beschreibt erstmals deren Bestäubungsbiologie, wobei Antheseverlauf, Thermogeneseentwicklung und Verhalten der einzelnen Blütenbesucher untersucht wurden. *D. aurantiaca* wird wie andere, nah verwandte Arten (*D. oerstedii*, *D. nitidipetiolata* und *D. longispatha*) von Käfern der Unterfamilie Dynastinae (Scarabeidae), in diesem Fall *Cyclocephala amblyopsis* und *C. gravis*, bestäubt. Neben den legitimen Bestäubern, beherbergt *D. aurantiaca* noch eine Vielzahl weiterer Besucher, die einen mehr oder weniger großen Teil ihres Lebens in dem von den Infloreszenzen gebildeten Kessel verbringen. Ebenso wird die Fruchtentnahme durch drei Vogelarten (*Manacus aurantiacus*, *Myiozetetes similis*, *Mionectes oleagineus*) und dem Helmbasilisk (*Basiliscus basiliscus*) über einen längeren Zeitraum dokumentiert. Dies ist die erste Untersuchung zur Fruchtverbreitung neotropischer Araceae und weist erstmals eine Verbreitung durch Reptilien (Saurochorie) in dieser Pflanzenfamilie nach.

*Alocasia sarawakensis* ist eine endemische Unterwuchspflanze in Tieflandregenwäldern Borneos. Die Untersuchung, die im „Danum Valley Field Centre“, Sabah, Borneo, Malaysia, durchgeführt wurde, zeigt die ersten Thermogenesemessungen und Beobachtungen der Bestäuber, einer taxonomisch unbeschriebene Fliegenart (Diptera: Drosophilidae: *Colocasiomyia*). Beschrieben werden auch für die Gattung *Alocasia* einzigartige Spathabewegungen, die das Verhalten der Bestäuber manipulieren und dazu dienen, weitere Blütenbesucher (Hymenoptera: Apidae, Diptera: Muscidae) auszuschließen. Fliegen-Ausschlussexperimente führten zu keiner Bestäubung und



verdeutlichen eine intime Beziehung zwischen der Pflanze und ihren Bestäubern: Es handelt sich um einen Fall von Brutplatz-Mutualismus. *Colocasiomyia* Individuen werden von einem starken Duft, der mit einer Erwärmung der Infloreszenz einhergeht, am frühen Morgen der weiblichen Phase angelockt. Paarung, Eiablage und Larvalentwicklung der Fliegen finden in Infloreszenzen von *A. sarawakensis* statt. Am nächsten Morgen kommt es zu einer weiteren Phase der Wärmeentwicklung in der Infloreszenz währenddessen die Fliegen den Kessel wieder verlassen. Dabei werden sie durch das teilweise Verschießen der Spatha so gelenkt, dass sie den Kessel nur durch ein kleines Loch, welches sie an den männlichen Blüten vorbeiführt, verlassen können. Man kann hier von einer Halbfalle sprechen, bei der die Insekten zwar nicht über einen gewissen Zeitraum, wie bei einer echten Kesselfalle, gänzlich am Verlassen gehindert werden, jedoch gezielt in ihrem Verhalten manipuliert werden. *A. sarawakensis* wurde in den beiden Beobachtungsjahren ausschließlich von einer einzigen *Colocasiomyia* Art bestäubt und ist vermutlich von dieser abhängig, was dieses Bestäubungssystem hochspezialisiert macht.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studien veranschaulichen sehr deutlich allgemeine Muster von Paarungsplatz-Mutualismus und Brutplatz-Mutualismus und liefern fundierte Beobachtungen zur Fruchtverbreitung einer häufigen Unterwuchspflanze im tropischen Regenwald. Insgesamt bringt diese Studie zur Reproduktionsbiologie tropischer Araceae interessante Ergebnisse und gute Beispiele mutualistischer Interaktionen innerhalb der Angiospermen und es werden weitere Fragen zur Evolution solcher Beziehungen aufgeworfen.



## Lebenslauf

Name: Florian Lucas Leopold Etl  
Geburtsdatum: 16.2.1982  
Geburtsort: Wien  
Familienstand: ledig  
Staatsbürgerschaft: österreichisch

Wohnadresse: Karmarschgasse 16 / 2 / 7  
1100 Wien  
Tel. +43 650 6667332  
E-Mail: [a0003423@unet.univie.ac.at](mailto:a0003423@unet.univie.ac.at)  
E-Mail: [florian.etl@gmail.com](mailto:florian.etl@gmail.com)

Ausbildung: 2006 - 2013  
Universität Wien - Biologie (Ökologie)

1992 - 2000  
Realgymnasium BRG Ettenreichgasse, 1100 Wien

1988 - 1992  
Volksschule Bernhardstalgasse, 1100 Wien

Berufliche Tätigkeiten: 2011  
Assistent beim TBA Feldkurs „Tropische Ökologie und Naturschutz“,  
Malaysia, Borneo, Danum Valley field centre

2011  
Projektmitarbeiter im FWF-Projekt "Evolution und Funktionalisierung  
der Kesselfallen in Araceae". Untersuchungen zu  
Bestäubungsökologie, Thermogenese und Fruchtverbreitung von  
Aronstabgewächsen (Araceae) in Borneo

2010  
Projektmitarbeiter im Forschungsprojekt "Magnetrezeption von  
Honigbienen" (IMP Vienna, Forschungsstation der medizinischen  
Universität Wien in Himberg). Konditionierung von Honigbienen um  
zwischen verschieden starken Magnetfeldern zu unterscheiden

2010 - 2013  
Selbstständiger Naturpädagoge im Naturpark - Neusiedlersee  
Leithagebirge

2009 - 2013

National Park Neusiedlersee-Seewinkel: Nationalpark Ranger

2009

Projektmitarbeiter im Forschungsprojekt "Magnetrezeption von Honigbienen" (IMP Vienna, „Oxford University field station“).  
Konditionierung von Honigbienen um zwischen verschiedenen starken Magnetfeldern zu unterscheiden

2006 - 2013

Abenteuerspielplatz „Robinsoninsel“ der Wiener Kinderfreunde /  
Waldschule Ottakring zusammen mit der Wiener Forstamt-MA49 –  
Umweltpädagogik und Konzepterstellung

2006

Medianet – Telefon „Outbound Marketing“

2005 - 2006

Hotel Astoria – Kellner

2005 - 2006

GVO – Personal GmbH – Event Service und Kellner

2004 - 2005

Stadt Wien - MA 42 – Stadtgartenamt – Gärtnerei und Gartenarbeit

2003 - 2004

Manpower GmbH – Zeitarbeit / Leiharbeiter

2002 - 2003

Herold GmbH – Telefon „Outbound Marketing“

2000 - 2001

Arbeiter-Samariter-Bund – Rettungssanitäter (Zivildienst)

1999

Praktikum in einer Tierarztpraxis (Voluntariat)

1998

Ferienjob bei der österreichischen Post AG

#### Zusatzausbildungen/Seminare:

TBA Feldkurs „Tropische Ökologie und Naturschutz“ in Malaysia,  
Borneo (2010, 2011)

Ausbildung zum zertifizierten Naturpädagogen und Nationalpark  
Ranger – beim National Park Neusiedlersee-Seewinkel (2009)

Tropen-Biologie Kurse in Costa Rica in der Tropenstation La Gamba  
der Universität Wien – Botanik, Zoologie, Limnologie (2009, 2010)

Ausbildung zum Imker und Bienenzüchter – Wiener Imkerschule (2008)

Ausbildungskurs zur Königinnenzucht für Honigbienen – Wiener Imkerschule (2008)

Spezial - Erste Hilfe Kurs für Notfälle mit Kindern – Arbeiter Samariter Bund Österreichs (2007)

Ausbildung zum Freizeitpädagogen – Wiener Kinderfreunde (2006)

Ausbildung zum Fünf-Sterne Event Kellner – GVO Personal GmbH (2005)

Ausbildung zum Rettungssanitäter – Arbeiter Samariter Bund Österreichs (2000)

Sprachen: Deutsch, Englisch, Italienisch, Spanisch

Führerschein: A+B

Kompetenzen: Gute Computerkenntnisse

Pflanzen- und Tierbestimmung

Erfahrung und Kompetenzen in Natur- und Umweltpädagogik

Erfahrung und Kompetenzen in der Leitung von mehrtägigen Exkursionen

Erfahrung und Kompetenzen im professionellen Umgang und der Betreuung von Kleinkindern, Kindern und Jugendlichen

Erfahrung und Kompetenzen in professioneller Gartenarbeit

Erfahrung und Kompetenzen in der Imkerei und Bienenzucht

Erfahrung und Kompetenzen in Produktion und Vertrieb von Honig und Bienenprodukten

Hobbies/Interessen: Naturbeobachtung  
Angewandter Naturschutz (Konstruktion von Nisthilfen für diverse Tiere)  
Imkerei und Bienenzucht  
Fotographie  
Filmtechnik und Videoschnitt  
Sport (Schwimmen, Yoga, Basketball, Tischtennis)  
Tanz (Afrikanischer Tanz)  
Musik (Trommel, Gesang)  
Lesen  
Wandern, Segeln und Camping  
Zeichnen und Malen